

BIOLOGIA

SCHEMI E TAVOLE DI SINTESI. DISEGNI ESPLICATIVI

Per memorizzare rapidamente i concetti-guida della biologia. Studiare in sintesi le basi chimiche della vita. La cellula. I caratteri ereditari e l'evoluzione. Le piante. Gli animali e il loro comportamento. Gli organismi e l'ambiente. Le nuove frontiere della scienza.

TUTTO

Studio • Riepilogo • Sintesi

DeAGOSTINI

LO STUDIO

DALLA BIOCHIMICA ALL'ECOLOGIA - LE BASI CHIMICHE DELLA VITA, LA CELLULA, GENETICA, EVOLUZIONE DEI VIVENTI - ORGANIZZAZIONE E FUNZIONE DEGLI ORGANISMI - IL COMPORTAMENTO ANIMALE, ORGANISMI E AMBIENTE

LA SINTESI

INTRODUZIONE AD OGNI CAPITOLO PER INQUADRARE GLI ARGOMENTI - GLOSSARI DEI TERMINI E DEI CONCETTI DA RICORDARE - TABELLE E SCHEMI RIASSUNTIVI - TEST PER L'AUTOVERIFICA DEI LIVELLI DI APPRENDIMENTO

TUTTO

Studio • Riepilogo • Sintesi

BIOLOGIA

SCHEMI E TAVOLE DI SINTESI. DISEGNI ESPLICATIVI



DeAGOSTINI

SETTORE DIZIONARI E OPERE DI BASE

Testi: Marina Mansi, Bianca Venturi, Ettore Ughi

Editing e impaginazione: Studio 3, Milano

Copertina: Marco Santini

ISBN 978-88-418-6926-0

© 1998 Istituto Geografico DeAgostini - Novara

Redazione: corso della Vittoria 91, 28100 Novara

Sito internet: www.deagostini.it

terza edizione, maggio 2010

prima edizione elettronica, marzo 2011

Tutti i diritti sono riservati. Nessuna parte di questo volume può essere riprodotta, memorizzata o trasmessa in alcuna forma e con alcun mezzo, elettronico, meccanico o in fotocopia, in disco o in altro modo, compresi cinema, radio, televisione, senza autorizzazione scritta dell'Editore.

Le copie per uso personale del lettore possono essere effettuate nei limiti del 15% dietro pagamento alla SIAE del compenso previsto all'art. 68, commi 4 e 5, della legge 22 aprile 1941, n. 633. Le riproduzioni per finalità di carattere professionale, economico o commerciale, o comunque per uso diverso da quello personale possono essere effettuate a seguito di specifica autorizzazione rilasciata da AIDRO, corso di Porta Romana 108, 20122 Milano, e-mail segreteria@aidro.org, sito web www.aidro.org

***L**a biologia cerca di decifrare, secondo i criteri del metodo sperimentale, il significato, pur sempre elusivo, della vita e di interpretare la complessità che caratterizza la mirabile organizzazione della materia vivente. Essa ha così non solo inquadrato secondo la prospettiva dell'evoluzione la straordinaria diversificazione di forme del sistema vivente, ma in anni recenti ha compiuto progressi enormi nella comprensione di alcuni meccanismi essenziali genetico-molecolari del funzionamento dei processi vitali. Parallelamente a questo sviluppo nelle conoscenze, tuttora in pieno svolgimento, dall'originario tronco della biologia si sono ramificati i numerosi indirizzi scientifici che, pur ricollegandosi a una comune matrice di "scienze biologiche", si sono costituiti come discipline autonome. Solo per citare le principali: zoologia, botanica, microbiologia, embriologia, biochimica, fisiologia dei vegetali e degli animali (inclusa la fisiologia umana), biologia e genetica molecolari, ecologia, etologia. Tutto Biologia si prefigge l'obiettivo di esporre in una panoramica sintetica i temi essenziali che costituiscono il bagaglio di conoscenze di base della biologia nel suo insieme. I principali argomenti trattati includono: le basi chimiche della vita (legami chimici, chimica del carbonio, i composti organici); la struttura e le funzioni della cellula (morfologia, costituenti cellulari, metabolismo, modalità di utilizzazione dell'energia, riproduzione cellulare); i principi dell'eredità biologica (codice genetico, espressione e regolazione dei geni, leggi di Mendel, genetica molecolare e biotecnologia); l'origine della vita e i meccanismi dell'evoluzione; la classificazione dei viventi; la fisiologia vegetale e animale; l'anatomia e la fisiologia dell'uomo; principi di etologia e di ecologia.*

Guida alla consultazione

Sintesi introduttiva al capitolo

11 Introduzione ai viventi: principi di classificazione

L'enorme diversità di specie animali e vegetali che si sono evolute sulla Terra in milioni di anni ha reso necessario ideare un **sistema logico per identificare ogni organismo** e assegnarlo a un'opportuna categoria secondo un **criterio di classificazione**; ciò anche in relazione alla probabilità di confrontare più facilmente i diversi organismi per individuarne, tra l'altro, le diverse correlazioni evolutive.

11.1 La classificazione degli organismi

Viene chiamata **sistemica**, o **tassonomia** (dal greco *táxis*: ordinamento), la scienza che studia i criteri di classificazione degli organismi viventi secondo uno schema basato su una serie di categorie sistematiche, o *táxa* (singolare *táxon*), disposte a livelli gerarchici.

Le sette categorie principali sono, in ordine gerarchico crescente: regno, *phylum* (per gli animali) o divisione (per le piante e i funghi), classe, ordine, famiglia, genere e specie. Ciascuna categoria sistematica superiore comprende tutte quelle inferiori (come se fossero "scatole cinesi"): così, il regno comprende numerosissimi *phyla*, ogni *phylum* più classi, ogni classe più ordini ecc., fino ad arrivare alle singole specie.

■ La nomenclatura binomia

Un organismo è identificato quando viene indicato a quale specie, genere, famiglia, ordine, classe, *phylum* (o divisione) esso appartiene. In pratica, però, per l'identificazione di un organismo si ricorre alle due categorie inferiori: il genere e la specie. Il nome scientifico di un organismo è infatti indicato per mezzo della nomenclatura binomia ideata nel '700 da Linneo. Questa nomenclatura è costituita da due nomi latini: il primo designa il genere, scritto in maiuscolo, il cane *Canis* (genere) *familiaris* (specie), il lupo è *Canis* (genere) *lupus* (specie), il cane *Canis* (genere) *familiaris* (specie), l'uomo *Homo* (genere) *sapiens* (specie).

Il nome di un nuovo genere o di una nuova specie viene assegnato nel corso di congressi scientifici internazionali, secondo diversi criteri: può essere il nome classico, tramandato dagli antichi greci e latini; può derivare dal nome dello sco-

La gerarchia della classificazione

Designazione di genere e specie

Come si assegnano i nomi

121

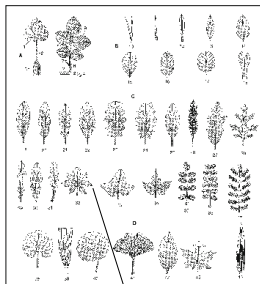
15 - La struttura delle piante superiori

Dopo la germinazione le foglie compaiono come abbozzi ai lati dell'apice del germoglio; quindi si sviluppano in una parte appiattita, **lamina** o **fembo**, attaccata al fusto o al ramo mediante il **picciolo**, in cui passano i tessuti conduttori (**fasci cribro-vascolari**) provenienti dal ramo. Nella lamina i fasci cribro-vascolari si ramificano formando le **nervature**. Il picciolo può essere provvisto di espansioni (**stipole**) o allungarsi ad avvolgere il fusto (**guaina**) o mancare del tutto e allora le foglie si dicono sessili.

In sezione la foglia è formata dai seguenti tessuti:
 • **epidermide superiore**;
 • **mesofillo**, un tessuto parenchimatico diviso in uno strato superiore, detto a palizzata, per le cellule allungate e parallele; e uno inferiore, detto lacunoso, per la presenza di numerosi spazi intercellulari;
 • **epidermide inferiore**, dove sono numerose aperture (**stomi**) che consentono lo scambio di vapor d'acqua e di gas (CO_2 e O_2) tra l'interno della foglia e l'ambiente esterno.

Struttura della foglia

Figura 15.5
 Parti della foglia (A) e tipi di foglia in base alla forma della lamina (B), alla forma del margine della lamina (C) e al picciolo (D). 1, lamina; 2, picciolo; 3, guaina; 4, foglia composta di rami; 5, fusto; 6, 7, stipole; 8, rachide; 9, fogliolina; 10, agnello; 11, trifolium; 12, lineare; 13, lanceolata; 14, ovale; 15, obovato; 16, ellittica; 17, rotonda; 18, spatolata; 19, foglia intera a margine liscio; 20, a margine ondulato; 21, ondulato-dentato; 22, dentato; 23, disegnamiento dentato; 24, dentato-spinoso; 25, angustato; 26, bipinnato; 27, lobato; 28, fessato; 29, setoloso; 30, crenato; 31, runcinato; 32, palmato-partito; 33, palmato-dentato; 34, palmato; 35, impaginato; 36, pinnato; 37, bipinnato; 38, riccio; 39, sessile; 40, petiolato; 41, a nervatura dicotoma; 42, nervatura parallela.



171

Testo con le parole e i concetti chiave evidenziati in **nero**

Note a margine per la rapida individuazione e memorizzazione dei temi principali

Disegno esplicativo

Il testo è articolato in modo da favorire la memorizzazione rapida delle strutture portanti della biologia e delle sue discipline. I singoli **capitoli** sono aperti da un **cappello introduttivo**, che fornisce un breve quadro d'insieme degli argomenti trattati. Numerosi **disegni esplicativi** e **tabelle** e **schemi riassuntivi** aiutano la piena comprensione del testo e la ricapitolazione della materia. I capitoli sono conclusi da **glossari** delle parole e dei concetti da ricordare. I **test di verifica** consentono, mediante il confronto delle risposte al loro piede, di controllare

Indice

Che cos'è la biologia	9	4.3	La fotosintesi	56
LE BASI CHIMICHE DELLA VITA		4.4	La liberazione dell'energia	58
1 Dagli atomi alle biomolecole	12	5 Il linguaggio della cellula	64	
1.1 Atomi e molecole	12	5.1	La struttura del DNA e dell'RNA	64
1.2 I legami chimici	14	5.2	Il codice genetico	67
1.3 Composti organici e composti inorganici	16	5.3	La sintesi proteica	68
1.4 L'acqua	16	5.4	La replicazione del DNA	70
1.5 La chimica del carbonio	18	6 La riproduzione della cellula	72	
1.6 I composti organici	18	6.1	Il ciclo cellulare	72
1.7 Glucidi o zuccheri	19	6.2	Interfase e divisione cellulare	73
1.8 Lipidi	20	6.3	La riproduzione sessuale	75
1.9 Proteine	21	6.4	La meiosi	75
1.10 Acidi nucleici	24	6.5	La variabilità genetica	77
1.11 Vitamine	25	L'EREDITÀ DELLE CARATTERISTICHE BIOLOGICHE		
2 Reazioni chimiche e scambi di energia	29	7 L'eredità dei caratteri	80	
2.1 Le trasformazioni chimiche	29	7.1	Che cos'è la genetica	80
2.2 L'energia e i principi della termodinamica	30	7.2	Gli incroci di Mendel	81
2.3 Il metabolismo	32	7.3	Le tre leggi di Mendel	82
2.4 Gli enzimi	33	7.4	Le eccezioni alle leggi di Mendel	85
2.5 L'ATP e la fosforilazione	35	7.5	La determinazione del sesso	86
LA CELLULA		8 Le basi molecolari dell'eredità	88	
3 La struttura della cellula	40	8.1	La teoria cromosomica dell'eredità	88
3.1 Caratteristiche generali della cellula	40	8.2	La natura dei geni	89
3.2 La membrana plasmatica	42	8.3	I geni influenzano le caratteristiche di un organismo	90
3.3 Il nucleo	45	8.4	La regolazione dei geni	91
3.4 Il citoplasma	46	8.5	La ricombinazione genetica	93
3.5 La cellula vegetale	48	8.6	Genetica umana	95
3.6 Il differenziamento delle cellule negli organismi pluricellulari	49	EVOLUZIONE E DIVERSITÀ DEI VIVENTI		
4 L'attività della cellula	52	9 L'evoluzione degli organismi	100	
4.1 Il trasporto dei materiali attraverso la membrana plasmatica	52			
4.2 Le vie metaboliche	55			

9.1	Il concetto di evoluzione	100	14.10	Artropodi	155
9.2	La teoria dell'evoluzione di Darwin-Wallace	101	14.11	Molluschi	156
9.3	Le prove dell'evoluzione	103	14.12	Echinodermi	158
9.4	La teoria moderna dell'evoluzione	105	14.13	Cordati	158
9.5	I fattori dell'evoluzione	105			
9.6	Il concetto di specie e la speciazione	107		ORGANIZZAZIONE E FUNZIONI DEGLI ORGANISMI	
9.7	Microevoluzione e macroevoluzione	110			
10	La storia della vita sulla Terra	112	15	La struttura delle piante superiori	162
10.1	Dall'evoluzione prebiotica alle prime cellule	112	15.1	Dalle cellule ai tessuti	162
10.2	Dalla cellula procariote alla cellula eucariote	113	15.2	I tessuti delle cormofite	163
10.3	L'evoluzione nel mare	115	15.3	Radice	165
10.4	Il passaggio sulla terraferma	115	15.4	Fusto	168
10.5	L'evoluzione dell'uomo	117	15.5	Foglia	170
11	Introduzione ai viventi: principi di classificazione	121	15.6	Fiore	172
11.1	La classificazione degli organismi	121	16	Le funzioni delle piante superiori	175
11.2	La tassonomia moderna	122	16.1	Sostegno	175
11.3	I cicli vitali	123	16.2	Movimenti e spostamenti	175
11.4	I virus	125	16.3	Nutrizione	176
12	Le monere e i protisti	129	16.4	Il trasporto delle soluzioni	178
12.1	Il regno delle monere	129	16.5	La riproduzione	180
12.2	Evoluzione ed ecologia dei batteri	131	16.6	Lo sviluppo e il ciclo vitale di una pianta	187
12.3	Il regno dei protisti	133	16.7	I fitormoni	189
13	Le piante e i funghi	138	17	I tessuti e gli organi degli animali	192
13.1	Il regno delle piante	138	17.1	Il differenziamento cellulare e i tessuti negli animali	192
13.2	Il regno dei funghi	143	17.2	Gli organi degli animali	195
14	Il regno degli animali	148	18	Gli apparati di sostegno e movimento	197
14.1	Tendenze evolutive degli animali	148	18.1	I tipi di scheletro negli animali	197
14.2	Poriferi	150	18.2	Lo scheletro dei vertebrati	198
14.3	Cnidari o celenterati	151	18.3	Le articolazioni e i legamenti	200
14.4	Ctenofori	152	18.4	I muscoli	201
14.5	Tentacolati	152	19	Circolazione e respirazione	206
14.6	Platelminti	153	19.1	Il trasporto dei materiali nutritivi e di scarto negli animali	206
14.7	Nemertini	154			
14.8	Aschelminți	154			
14.9	Anellidi	154			

19.2	L'apparato circolatorio dei vertebrati	207	22.4	Apparato riproduttore umano	252
19.3	L'apparato circolatorio nell'uomo	208	22.5	Sviluppo dell'embrione e organogenesi	256
19.4	Il sangue	212	23 Il sistema immunitario		259
19.5	Il sistema linfatico	213	23.1	I sistemi di difesa dell'organismo	259
19.6	L'apparato respiratorio	214	23.2	Le difese interne non specifiche	260
19.7	L'apparato respiratorio nell'uomo	216	23.3	La risposta immunitaria specifica: l'immunità acquisita	263
20 Digestione ed escrezione		221	23.4	Risposte immunitarie difettose	267
20.1	La digestione e l'apparato digerente	221	IL COMPORTAMENTO ANIMALE		
20.2	La digestione nell'uomo	223	24 Principi di etologia		272
20.3	L'escrezione	227	24.1	Il comportamento animale	272
20.4	L'apparato escretore	228	24.2	Comportamenti innati	272
21 Percezione, coordinamento e controllo		232	24.3	Comportamenti appresi	274
21.1	Neuroni e sinapsi	232	25 Il comportamento sociale		278
21.2	La trasmissione dell'impulso nervoso	234	25.1	La comunicazione animale	278
21.3	Il sistema nervoso negli animali	235	25.2	Alcuni esempi di comunicazione sociale	279
21.4	Il sistema nervoso dell'uomo	236	25.3	Le società animali	280
21.5	La percezione degli stimoli	239	ORGANISMI E AMBIENTE		
21.6	La percezione delle informazioni somatiche	239	26 Fondamenti di ecologia		284
21.7	La percezione delle informazioni visive: l'occhio	240	26.1	L'ecologia	284
21.8	La percezione delle informazioni uditive e vestibolari: l'orecchio	242	26.2	L'ambiente e i fattori ecologici	284
21.9	La percezione delle informazioni gustative: la lingua	243	26.3	L'ecosistema	286
21.10	La percezione delle informazioni olfattive: il naso	244	26.4	Struttura e dinamica delle popolazioni	291
21.11	Il sistema endocrino	244	26.5	Relazioni tra le popolazioni	292
22 Riproduzione e sviluppo embrionale negli animali		250	26.6	La successione ecologica	294
22.1	Strategie riproduttive	250	27 La biosfera e i biomi		299
22.2	I gameti	251	27.1	La biosfera	299
22.3	Fecondazione	252	27.2	I biomi	300
			27.3	Le interazioni uomo-ambiente	306

Che cos'è la biologia

La **biologia** è la scienza che studia tutti gli organismi viventi, descrivendo e classificando la loro forma, indagando sui fenomeni che si verificano al loro interno e mettendoli in relazione tra loro. Si occupa inoltre di capire il perché dei diversi modelli di vita dei vari organismi, confrontandoli e cercando di evidenziare le caratteristiche comuni a tutti i viventi, per poter dare una definizione di “vita”.

La biologia segue criteri e principi ben definiti, propri di ogni disciplina scientifica, basati sul metodo sperimentale. In quanto scienza sperimentale, la **biologia** si prefigge di **riprodurre i fenomeni osservati per poter comprendere i meccanismi** che ne sono alla base e per verificarne il carattere di universalità. In particolare, un presupposto della biologia moderna è che **gli esseri viventi sono soggetti alle stesse leggi fisiche e chimiche** che permettono di spiegare il comportamento **della materia inanimata**.

Si può parlare di biologia nel senso moderno, come scienza autonoma rispetto alla medicina, solo a partire dalla fine del XVII secolo, quando vengono messi a punto lenti e microscopi capaci di osservare l'estremamente piccolo. Nel XIX secolo sono formulate nuove importanti teorie, come la costituzione cellulare degli organismi, la teoria evolutiva e le leggi della genetica, che danno grande impulso alle discipline biologiche. Nel XX secolo gli interessi dei biologi si rivolgono prevalentemente allo studio dei componenti chimici della materia vivente e il campo di osservazione è ulteriormente ampliato dall'uso dei microscopi elettronici.

Oggi la biologia è una scienza in grande espansione, che comprende settori sempre più specifici, come la biologia molecolare o l'esobiologia (v. tab. 1), e allo stesso tempo in stretta relazione interdisciplinare con la medicina, l'agricoltura, la veterinaria e anche con scienze umane, come l'antropologia e la psicologia.

La biologia
come scienza
sperimentale

La nascita
della biologia

Una scienza
in grande
espansione

Caratteristiche della vita

Nonostante i grandi risultati ottenuti dalle indagini biologiche, è **praticamente impossibile dare una definizione scientifica complessiva del concetto di “vita”**, che si manifesta in fenomeni unici e irripetibili; si possono tuttavia indicare come “viventi” gli esseri che hanno in comune alcune caratteristiche:

Le caratteristiche
degli esseri viventi

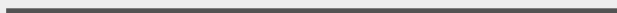
Tab. 1 I principali settori disciplinari della biologia

SETTORE DISCIPLINARE	AMBITO DI RICERCA
botanica	regno vegetale
zoologia	regno animale
sistemica	descrizione e classificazione degli esseri viventi, con attenzione alla loro storia evolutiva
anatomia	struttura degli organismi
fisiologia	funzionamento degli organismi
biochimica	fenomeni chimici e chimico-fisici degli esseri viventi
etologia	comportamento degli animali
genetica	ereditarietà dei caratteri
ecologia	interazioni tra organismi e ambiente
embriologia	sviluppo degli organismi
biologia molecolare	struttura e funzioni delle biomolecole
citologia	struttura e funzione delle cellule
microbiologia	microrganismi
batteriologia	batteri
parassitologia	interazioni fra parassita e ospite
idrobiologia	ambiente acquatico
biologia della conservazione	consistenza attuale delle specie viventi e metodi per assicurare la loro sopravvivenza nel tempo
biofisica - bioenergetica	funzioni degli esseri viventi dal punto di vista fisico (scambi energetici)
esobiologia	presenza della vita sugli altri pianeti

- elevato grado di **organizzazione interna**;
- utilizzo delle stesse **molecole organiche fondamentali** (proteine, carboidrati, lipidi, acidi nucleici) con compiti specifici;
- capacità di **omeostasi**, cioè di mantenersi a condizioni costanti di temperatura, pH, pressione, concentrazione di acqua e altri elementi;
- capacità di **assumere e trasformare l'energia**, allo scopo di mantenere una struttura complessa e ordinata;
- capacità di **rispondere agli stimoli**;
- **riproduzione** e mantenimento della propria identità, mediante un patrimonio di acidi nucleici e proteine;
- capacità di **adattarsi all'ambiente** circostante;
- capacità di **evolversi nel tempo**.

LE BASI CHIMICHE DELLA VITA

- 1 Dagli atomi
alle biomolecole
- 2 Reazioni chimiche
e scambi di energia



1 Dagli atomi alle biomolecole

*Anche se gli esseri viventi sono assai diversi nel loro aspetto, hanno tutti una costituzione di base simile, essendo formata dagli stessi componenti elementari diffusi anche nel regno minerale; si tratta di poco più di una ventina di elementi chimici, che vengono indicati genericamente come **elementi biogeni** o **bioelementi**. I bioelementi più comuni sono idrogeno, ossigeno, carbonio e azoto: come per la materia non vivente, gli atomi di questi elementi sono uniti in molecole, ma nei viventi queste sono organizzate in genere in strutture molto più complesse (**biomolecole**).*

1.1 Atomi e molecole

Tutte le varie forme di materia esistenti sono costituite da sostanze semplici, o elementi, e da sostanze composte, o composti, risultanti dalla combinazione di due o più elementi differenti.

Elementi

Un **elemento** è una sostanza che non può essere scomposta in sostanze più semplici per mezzo di reazioni chimiche. La più piccola parte di un elemento che ne conserva tutte le caratteristiche chimiche e fisiche è detta **atomo**: ciascuno dei 92 elementi naturali è formato da un differente tipo di atomi. Due o più atomi di uno stesso elemento possono combinarsi tra loro formando aggregati detti **molecole elementari**.

Composti

Un **composto** è una sostanza formata da atomi di due o più elementi differenti, combinati secondo determinati rapporti fissi. Tali combinazioni sono dette molecole composte. Una **molecola** (elementare o composta) è la più piccola parte di un elemento o di un composto che ne conserva tutte le caratteristiche chimiche e fisiche.

■ Struttura dell'atomo

Le particelle atomiche

L'atomo è formato da tre tipi fondamentali di particelle: **protoni** (che portano una carica elettrica positiva), **neutroni** (elettricamente neutri) ed **elettroni** (che portano una carica elettrica negativa). Protoni e neutroni sono riuniti nel **nucleo**, intorno al quale si muovono gli elettroni; in un atomo elettricamente neutro il numero degli elettroni è uguale a quello dei protoni.

Il nucleo

La quasi totalità della massa dell'atomo si concentra nel **nucleo**: infatti, la massa dell'elettrone è poco meno di 2000 volte inferiore a quelle del protone o del neutrone.

I diversi elementi sono caratterizzati dal diverso numero di protoni nel nucleo, detto **numero atomico Z**. La somma del numero di protoni e di neutroni è definito **numero di massa A**. L'unità di misura della massa atomica è fissata in 1/12 della massa del carbonio-12 (detto così perché costituito da 6 protoni e 6 neutroni).

Quasi tutti gli elementi possiedono **atomi che**, pur avendo uguale numero atomico, **hanno diversa massa atomica**, dovuta alla presenza nel nucleo di un **diversito numero di neutroni**: tali atomi sono detti **isotopi** e alcuni sono instabili (isotopi radioattivi). È per la presenza degli isotopi che il numero di massa di un elemento non è un numero intero, in quanto risulta dalla media pesata dei numeri di massa dei vari isotopi.

Gli isotopi

■ La distribuzione degli elettroni nell'atomo

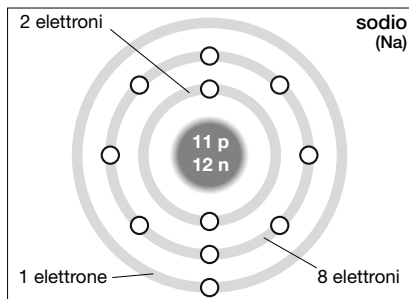
Gli elettroni si muovono intorno al nucleo in regioni dello spazio dette **orbitali** raggruppati in strati a distanze crescenti dal nucleo. Gli elettroni **negli orbitali più vicini al nucleo hanno energia minore** e quelli negli orbitali più lontani dal nucleo hanno energia via via maggiore. Passando da uno strato a quello successivo l'energia non varia in modo continuo, ma secondo quantità ben definite, cioè in modo discreto (l'energia risulta cioè quantizzata). Per tale motivo **i gruppi di orbitali appartenenti a ciascuno strato sono anche chiamati livelli di energia** (e ciascun orbitale è detto sottolivello di energia).

Livelli di energia

Nel primo livello di energia, quello più vicino al nucleo, è presente un solo orbitale, che può accogliere 2 elettroni. Al secondo livello di energia corrispondono quattro orbitali in cui possono sistemarsi fino a 8 elettroni. Al terzo livello di energia corrispondono nove orbitali che possono ospitare fino a 18 elettroni e così via.

Figura 1.1

La distribuzione degli elettroni nei vari strati o livelli di energia (p =protoni; n =neutroni). Nell'esempio è rappresentato l'atomo di sodio (Na).



Il numero degli elettroni del livello più esterno (detti elettroni di valenza) determina il comportamento chimico di un elemento (v. fig. 1.1).

Ioni **Gli elettroni possono essere in parte perduti o acquistati da un atomo nel corso di una reazione chimica: se sono ceduti si forma uno ione positivo, o catione; se sono acquistati si forma uno ione negativo, o anione. L'individualità chimica dell'atomo rimane comunque inalterata.**

1.2 I legami chimici

Ottetto elettronico Si è osservato che gli atomi con otto elettroni nel livello più esterno, o **ottetto elettronico**, sono estremamente stabili e manifestano quindi una scarsa tendenza a partecipare a reazioni chimiche. Questa configurazione corrisponde a quella dei gas nobili della tavola periodica, che infatti hanno scarsissima tendenza a combinarsi con altri elementi. **Gli atomi degli altri elementi che non hanno questa configurazione tendono a "stabilizzarsi", cioè a conseguire la configurazione elettronica più stabile dell'ottetto**, uguale a quella del gas nobile più vicino nella tavola periodica; tendono quindi ad acquistare, perdere o mettere in comune gli elettroni del livello esterno interagendo con altri atomi e formando con questi legami chimici.

Legame chimico **Il legame chimico è la forza attrattiva che si stabilisce tra due o più atomi**, uguali o diversi, che consente loro di unirsi formando molecole o aggregati cristallini.

Valenza **La valenza di un elemento è il numero di legami che può formare** scambiando o compartecipando gli elettroni dello strato più esterno (elettroni di valenza).

Elettronegatività Il tipo di legame che si viene a stabilire tra atomi dipende sostanzialmente dalla **elettronegatività** degli atomi, cioè dalla **misura della loro capacità di attrarre gli elettroni di legame**.

I due tipi fondamentali di legame chimico sono il legame ionico e il legame covalente.

Legame ionico **Il legame ionico si forma tra gli atomi di due elementi differenti tra i quali è avvenuto uno scambio di elettroni**: un atomo cede uno o più elettroni e diventa uno ione positivo, l'altro acquista elettroni e diventa uno ione negativo. Il legame ionico è un'attrazione di natura elettrostatica che si stabilisce tra i due ioni di carica opposta.

Il legame ionico si forma tra elementi che presentano valori molto diversi di elettronegatività. I composti caratterizzati da legami ionici hanno struttura cristallina (tipica dei sali, quali il cloruro di sodio).

Il **legame covalente** si forma tra atomi di uno stesso elemento o di elementi differenti che mettono in comune uno o più coppie di elettroni: queste entrano così a far parte delle nubi elettroniche di entrambi gli atomi. A seconda del numero di coppie di elettroni condivise, si formano legami covalenti singoli (come nella molecola di idrogeno $H-H$), doppi (come nella molecola di ossigeno $O=O$) o tripli (come nella molecola di azoto $N \equiv N$).

Il legame covalente che si stabilisce tra atomi dello stesso elemento è detto **legame covalente puro** od **omopolare**.

Il **legame covalente** che si stabilisce tra atomi di elementi differenti è detto **legame covalente polare**. Infatti, a causa della differenza di elettronegatività, gli elettroni di legame sono più attratti dall'atomo più elettronegativo, che acquista una frazione di carica elettrica negativa, mentre l'atomo meno elettronegativo acquista una frazione di carica elettrica positiva. Le molecole risultanti, pur essendo elettricamente neutre nel loro insieme, sono sede di una **polarità elettrica**. Le **molecole polari** si comportano come un **dipolo elettrico**, cioè un corpo che possiede una frazione di cariche elettriche di segno opposto concentrate alle estremità, per cui si riconoscono un "polo positivo" e un "polo negativo". Una tipica molecola polare è la molecola dell'acqua.

Legame covalente

Legame covalente polare

Molecole polari

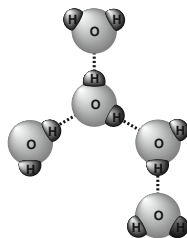
■ Legami deboli

Tra le molecole si esercitano forze attrattive che, pur non avendo la stessa intensità dei legami chimici, rivestono molta importanza perché da esse dipende la possibilità che le molecole si aggregino formando sostanze liquide e solide. Queste interazioni tra molecole o forze intermolecolari sono dette **legami deboli** e sono genericamente indicate come **forze di Van der Waals**.

Esse comprendono i **legami dipolo-dipolo**, che si stabiliscono tra molecole polari: tali legami derivano dalle attrazioni che si creano tra le estremità aventi carica opposta della molecola.

Un particolare tipo di interazione dipolo-dipolo è il **legame a idrogeno**, che riveste molta importanza perché si manifesta tra le molecole d'acqua (v. fig. 1.2). Queste ultime, infatti, hanno una frazione di carica negativa localizzata sull'atomo di ossigeno e una frazione di carica positiva localizzata sui due atomi di idrogeno. Le forze attrattive che si manifestano tra le polarità di segno opposto delle varie molecole sono all'origine del legame a idrogeno, come quello del fluoruro di idrogeno HF , dell'acqua H_2O , dell'ammoniaca NH_3 .

Figura 1.2
Formazione dei legami a idrogeno tra le molecole di acqua a struttura dipolare.



1.3 Composti organici e composti inorganici

Una grande suddivisione dei composti chimici li raggruppa in composti organici e composti inorganici.

Composti organici

I composti organici includono la quasi totalità dei composti del carbonio, i quali comprendono le molecole costitutive degli organismi viventi (v. par. 1.5).

Composti inorganici

I composti inorganici includono tutti i composti che non contengono carbonio nelle loro molecole (tranne il diossido di carbonio, o anidride carbonica, e pochi altri composti del carbonio). Molti composti inorganici sono necessari alla vita: tra questi occupa un posto particolare l'acqua (la maggior parte delle reazioni fondamentali per gli organismi viventi si svolge in soluzione acquosa).

1.4 L'acqua

L'acqua
negli organismi

L'acqua è un composto chimicamente semplice, formato da due atomi di idrogeno e uno di ossigeno (H_2O), che riveste fondamentale importanza in biologia: costituisce il principale componente in peso (40-98%) degli organismi, ed è il mezzo in cui si svolge la maggior parte dei processi biochimici. **L'acqua presente in un organismo può essere libera** – quando non fa parte della struttura di un composto chimico e può muoversi da un punto all'altro dell'organismo, svolgendo fondamentalmente la funzione di mezzo nel quale si bagnano le cellule – o **legata**, quando fa parte della struttura di un composto chimico.

Proprietà

Le particolari caratteristiche chimico-fisiche dell'acqua sono una conseguenza dei legami a idrogeno che si instaurano tra ogni molecola d'acqua e le altre molecole vicine a causa dei legami a idrogeno descritti a pagina 15. I legami a idrogeno tendono a far “aderire” più tenacemente le molecole d'acqua tra loro e questo influenza altre proprietà, come la **tensione superficiale** e la **capacità termica**; inoltre, la natura dipolare della molecola d'acqua ne spiega l'elevato **potere solvente** (v. tab. 1.1.).

■ Soluzioni

Concentrazione
e solubilità

Si definisce **soluzione** una **miscela omogenea di due o più sostanze**: quella o quelle presenti in quantità minore sono dette **soluti** e quella presente in quantità maggiore è detta **solvente**. La **concentrazione** di una soluzione è la quantità di soluto (o di soluti) espressa in grammi, contenuta in una determinata quantità in peso o in volume di solvente o so-

Tabella 1.1 Le proprietà dell'acqua

Tensione superficiale	A causa dei legami a idrogeno, l'acqua ha elevata tensione superficiale, cioè la capacità delle sue molecole di formare in superficie una sottile pellicola elastica; questo spiega anche la tendenza dell'acqua a riunirsi in gocce sferiche. Alla tensione superficiale è collegato il fenomeno della capillarità , cioè la capacità dell'acqua di risalire lungo tubi capillari, sfruttata dalle piante per assorbire l'acqua dal terreno.
Capacità termica	L'acqua bolle a 100 °C e gela a 0 °C; se non avesse legami a idrogeno, bollirebbe a - 80 °C e gelerebbe a - 95 °C. Questo significa che assorbe (e cede) una grande quantità di energia (sotto forma di calore) per passare dallo stato liquido a quello aeriforme (o viceversa) oppure da liquido a ghiaccio. Si dice allora che l'acqua ha un'elevata capacità termica, cioè riesce a immagazzinare e liberare una notevole quantità di calore: questa è una proprietà molto importante per mantenere l'equilibrio termico degli organismi.
Potere solvente	La molecola dell'acqua ha un elevato potere solvente nei confronti di tutte le sostanze solide dissociabili in ioni in soluzione (come acidi, basi e sali, v. "Il pH"). Queste sostanze possiedono infatti legami ionici che vengono facilmente indeboliti dalla molecola d'acqua, che si dispone con il polo negativo verso i cationi e quello positivo verso gli anioni. Gli ioni vengono così a essere "circondati" dalle molecole d'acqua che li trascinano in soluzione. Per questo, in natura l'acqua non è mai pura, ma ha un più o meno elevato contenuto di sali, per cui si può definire la salinità dell'acqua (la quantità di sali disciolti) e la sua durezza (quantità di sali "incrostanti", soprattutto carbonato di calcio e magnesio).

luzione. La **solubilità** di un soluto in un solvente è la **massima quantità di soluto** che, a una determinata temperatura, **può sciogliersi in una certa quantità di solvente**. In tali condizioni di concentrazione, **la soluzione si dice satura**, cioè un'ulteriore aggiunta di soluto precipiterebbe sul fondo come solido.

Le soluzioni più comuni sono le soluzioni acquose, in cui il solvente è l'acqua. Nelle soluzioni le particelle costituenti sono atomi, ioni o molecole di piccole dimensioni.

I colloidi sono invece pseudo-soluzioni, in cui le particelle di soluto sono macromolecole visibili all'ultramicroscopio. Una sostanza colloidale è, per esempio, il citoplasma (v. cap. 3) che costituisce le cellule.

Colloidi

■ Il pH

Nell'acqua, vi è sempre una piccolissima parte di molecole dissociate in uno **ione idrogeno** o protone H^+ e uno **ione idrossido** OH^- . Nell'acqua pura, il numero di ioni idrogeno è uguale al numero di ioni ossidrilici, e l'acqua pura è dunque neutra. Pertanto, **si definisce neutra qualunque solu-**

Acidi e basi

Il pH

zione acquosa che contenga un'uguale concentrazione di ioni negativi (OH^-) e di ioni positivi (H^+); si definisce **acida la soluzione in cui prevalgono ioni H^+** (e acidi sono i composti che in acqua liberano ioni H^+); si definisce **basica la soluzione in cui prevalgono ioni OH^-** (e basi o idrossidi sono i composti che in acqua liberano ioni OH^-).

L'acidità (o la basicità) di una soluzione dipende dalla quantità di ioni H^+ (o di ioni OH^-) presenti. Per poterla misurare, i chimici fanno riferimento alla **scala del pH**, divisa in 14 gradi: a metà della scala, il valore 7 ($\text{pH} = 7$) significa che nella soluzione vi è un ugual numero di ioni H^+ e OH^- , cioè la soluzione è neutra; i valori inferiori indicano che la soluzione è acida, i valori superiori che la soluzione è basica.

Se si mescola una soluzione acida con una basica avviene una reazione di neutralizzazione: in acqua gli acidi e le basi si scindono in ioni, gli ioni H^+ e OH^- si uniscono per formare acqua, mentre gli ioni negativi e positivi dei composti si uniscono per formare un **sale**:



1.5 La chimica del carbonio

La chimica del carbonio fu definita **chimica organica** quando si pensava che i composti del carbonio (**composti organici**) potessero essere prodotti solo da organismi viventi. Studia tutti quei composti naturali, od ottenuti esclusivamente per sintesi, aventi una **struttura di base di atomi di carbonio** legati sempre ad atomi di idrogeno e spesso ad atomi di altri elementi, soprattutto ossigeno, azoto e, in misura minore, zolfo e fosforo. Per le caratteristiche del carbonio, v. riquadro a fronte.

1.6 I composti organici

Gruppi funzionali

Un'utile classificazione dei diversi composti organici si basa sulla natura dei **gruppi funzionali**, cioè sui raggruppamenti di atomi o sul tipo di legame responsabili delle caratteristiche chimiche specifiche delle varie classi di composti. Alcuni gruppi di composti organici rivestono un'importanza fondamentale per gli organismi viventi, essendo i costituenti chimici delle cellule, di cui rendono possibile lo svolgimento delle molteplici funzioni.

Le cellule viventi sono formate da molecole organiche per lo

LE CARATTERISTICHE CHIMICHE DEL CARBONIO

Il carbonio (simbolo C) è un non metallo del gruppo VI A del sistema periodico; è presente in natura, allo stato elementare, in due differenti forme cristalline: la grafite e il diamante. Nella crosta terrestre è presente in una piccola percentuale nei carbonati, nel petrolio, nel carbone e nel gas naturale; nell'atmosfera si trova soprattutto come monossido (CO) e diossido (CO₂) di carbonio (o anidride carbonica), ma la percentuale maggiore di carbonio si trova come costituente delle strutture di base degli organismi. Il numero dei composti organici supera di gran lunga quello di tutti i composti formati dagli altri elementi (composti inorganici) messi insieme: **il carbonio può essere conside-**

rato il più versatile tra gli elementi chimici grazie a una singolare combinazione di proprietà. Infatti l'atomo di carbonio:

- forma fino a 4 legami covalenti a geometria spaziale tetraedrica;
- ha piccole dimensioni;
- non ha elevata elettronegatività, che permette la formazione di legami stabili con elementi come l'idrogeno e l'ossigeno;
- forma, con altri atomi di carbonio, catene, corte o assai lunghe, lineari o ramificate, oppure chiuse ad anello, con una varietà di combinazioni quasi infinita;
- forma un elevatissimo numero di isomeri (molecole costituite dagli stessi atomi, che però sono disposti in modo differente nello spazio).

più complesse e di grandi dimensioni (**macromolecole**), che derivano fondamentalmente dalla combinazione di quattro elementi: **carbonio, idrogeno, ossigeno e azoto**, ai quali si associano meno frequentemente fosforo e zolfo. I **liquidi cellulari** sono soluzioni acquose contenenti in forma ionica elementi quali sodio, potassio, magnesio, calcio, cloro. Altri elementi essenziali alla vita sono presenti in tracce (per esempio, ferro, iodio, rame, zinco, manganese, fluoro, silicio).

I costituenti delle cellule

Lo studio delle **molecole costituenti degli organismi viventi**, dette anche molecole biologiche o **biomolecole**, e delle loro trasformazioni è oggetto della **biochimica**. Le biomolecole possono essere suddivise in grandi gruppi: glucidi o zuccheri, lipidi, proteine, acidi nucleici e vitamine.

Le biomolecole

1.7 Glucidi o zuccheri

I **glucidi o zuccheri**, o **carboidrati**, sono composti formati da carbonio, idrogeno e ossigeno. Tutti gli atomi di carbonio portano gruppi alcolici (–OH), tranne uno che fa parte di un gruppo aldeidico (–CHO) e lo zucchero è detto **aldoso**, oppure chetonico (>CO) e lo zucchero è detto **chetoso**. Le molecole dei glucidi possono essere semplici o complesse; in base alla loro complessità crescente si dividono in monosaccaridi, disaccaridi, polisaccaridi (v. tab. 1.2).

I **monosaccaridi**, detti anche zuccheri semplici (perché non si scindono in molecole più piccole), sono costituiti da ca-

Monosaccaridi

Tabella 1.2 Principali zuccheri

	NOME	STRUTTURA	CARATTERISTICHE
monosaccaridi	glucosio	aldoesoso	fonte energetica per tutti i viventi
	galattosio	aldoesoso	presente nel latte, viene utilizzato dopo essere stato convertito a glucosio
	fruttosio	chetoesoso	presente nella frutta, viene convertito a glucosio e utilizzato
	ribosio	aldopentoso	costituente degli acidi nucleici
	desossiribosio	aldopentoso	costituente degli acidi nucleici
disaccaridi	saccarosio	glucosio + fruttosio	è il comune zucchero da tavola, che viene convertito a glucosio
	maltosio	glucosio + glucosio	contenuto nell'orzo, si ottiene idrolizzando l'amido e viene successivamente convertito a glucosio
	lattosio	galattosio + glucosio	presente nel latte, viene utilizzato dopo essere stato convertito a glucosio
polisaccaridi	amido	catene di α -glucosio	funzione di riserva energetica nei vegetali
	cellulosa	catene di β -glucosio	funzione strutturale nelle pareti delle cellule vegetali
	glicogeno	catene ramificate di α -glucosio	funzione di riserva energetica negli animali

tene di 3, 4, 5 o 6 atomi di carbonio e sono denominati rispettivamente triosi, tetraosi, pentosi, esosi.

Disaccaridi

I **disaccaridi derivano dalla condensazione** (cioè unione con eliminazione di una molecola d'acqua) **di due molecole di monosaccaridi** nella forma ciclica. Il legame tra le due molecole di monosaccaridi è detto legame glicosidico ed è formato da un ponte di ossigeno.

Polisaccaridi

I **polisaccaridi sono macromolecole** formate dall'unione per condensazione di molte molecole dello stesso zucchero, in genere glucosio.

1.8 Lipidi

I **lipidi sono composti con proprietà chimiche e caratteristiche strutturali eterogenee**, ma tutti insolubili in acqua e solubili in solventi apolari (come etere, cloroformio, benzina). I lipidi comprendono i **trigliceridi**, le **cere**, i **fosfolipidi** e gli **steroidi** (v. tab. 1.3).

Grassi, oli e saponi

Il numero degli atomi di carbonio negli acidi grassi costituenti varia da 4 a 24 ed è sempre pari; **gli acidi grassi possono esseri saturi**, cioè privi di doppi legami tra gli atomi di

Tabella 1.3 Principali lipidi

LIPIDE	STRUTTURA	LOCALIZZAZIONE E FUNZIONE
trigliceridi	esteri dell'alcol trivalente glicerolo (propantriolo o glicerina) con acidi carbossilici, detti acidi grassi	origine animale o vegetale; tessuto adiposo; funzione di riserva di energia;
cere	esteri di acidi grassi e alcoli	rivestimento esterno di fiori e frutti
fosfolipidi	gruppi idrofili (solubili in acqua) e idrofobi (insolubili in acqua)	costituenti delle membrane cellulari
steroidi	quattro anelli di atomi di carbonio e diversi gruppi funzionali	importanti funzioni a livello del sistema endocrino

carbonio, o **insaturi**, cioè con uno o più doppi legami. I trigliceridi formati in prevalenza da acidi saturi sono solidi a temperatura ambiente (per esempio, burro, sego, lardo) e sono comunemente detti **grassi**. Quelli in cui sono presenti in maggioranza acidi saturi sono liquidi e sono detti comunemente oli.

In presenza di soluzioni alcaline i trigliceridi subiscono idrolisi o saponificazione, cioè reagiscono con l'acqua scindendosi, e formano glicerolo e sali alcalini di acidi grassi detti **saponi**.

1.9 Proteine

Le **proteine** sono composti a elevata massa molecolare (macromolecole) che derivano dall'unione di un numero molto elevato di molecole di **amminoacidi**. Quando le molecole hanno massa molecolare inferiore a 10 000 si dicono più propriamente **polipeptidi**.

Gli **amminoacidi** sono composti caratterizzati dalla presenza nella molecola di un **gruppo amminico** -NH_2 (basico) e **carbossilico** -COOH (acido). Gli amminoacidi si legano in catene mediante legami peptidici tra l'azoto del gruppo amminico di una molecola e il carbonio del gruppo carbossilico dell'altra, con eliminazione di una molecola di acqua (condensazione) (v. fig. 1.3). Gli amminoacidi naturali sono circa una ventina (v. tab. 1.4), ma, legandosi in un elevato numero di possibili combinazioni, riescono a formare l'enorme varietà di proteine esistenti.

In una molecola proteica si possono individuare quattro livelli di organizzazione spaziale (v. fig. 1.4):

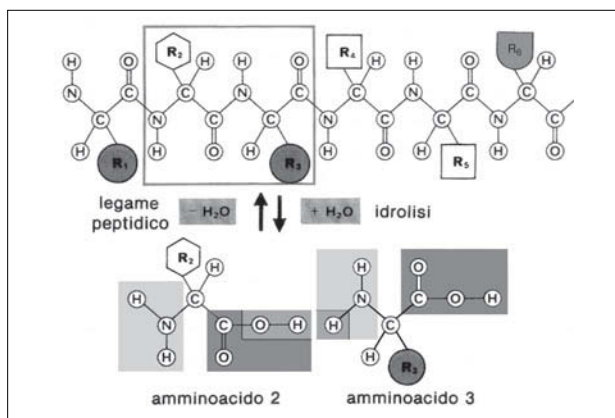
- **struttura primaria**: rappresenta la sequenza degli amminoacidi che costituiscono la catena polipeptidica;
- **struttura secondaria**: può essere a elica o a foglietto pieghettato;

Amminoacidi

Struttura delle proteine

Figura 1.3

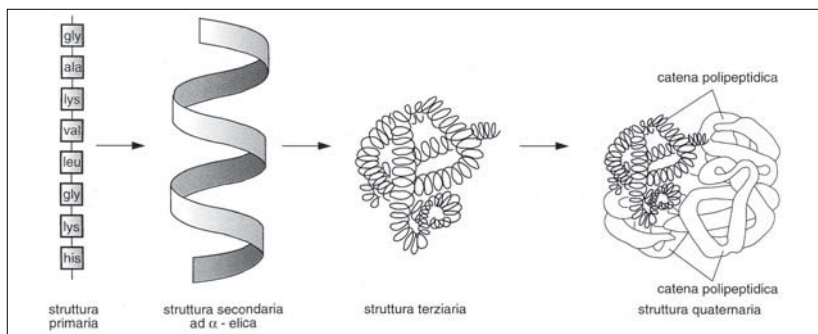
Il legame peptidico tra due molecole di aminoacido. L'idrolisi è la reazione che, al contrario, spezza il legame.



- **struttura terziaria**, determinata dal ripiegamento su se stessa della catena polipeptidica, per l'instaurarsi di legami intramolecolari;

Tabella 1.4 Gli amminoacidi naturali

NOME COMUNE	SIMBOLO CLASSICO	NUOVO SIMBOLO	DENOMINAZIONE SCIENTIFICA
alanina	ala	A	acido α -amminopropionico
arginina	arg	R	acido α -ammino- δ -guanidin-n-valerianico
asparagina	asn	N	α -monosuccinammide
acido aspartico	asp	D	acido α -amminosuccinico
cisteina	cys	C	acido α -ammino- β -tiolpropionico
fenilalanina	phe	F	acido α -ammino- β -fenilpropionico
glicina	gly	G	acido α -amminoacetico
acido glutammico	glu	E	acido- α -amminoglutarico
isoleucina	ile	I	acido- α -ammino- β -metil-n-valerianico
istidina	his	H	acido α -ammino- β -imidazolpropionico
leucina	leu	L	acido- α -amminoisocapronico
lisina	lys	K	acido α , ϵ -diammino-n-capronico
metionina	met	M	acido α -ammino- γ -metiltiol-n-butirrico
prolina	pro	P	acido pirrolidin- α -carbossilico
serina	ser	S	acido α -ammino- β -idrossipropionico
tirosina	tyr	Y	acido α -ammino- β -(p-idrossifenil)propionico
treonina	thr	T	acido α -ammino- β -idrossibutirrico
triptofano	try	W	acido α -ammino-3-idolpropionico
valina	val	V	acido α -amminoisovalerianico



● **struttura quaternaria**, caratteristica di proteine formate da più subunità e relativa al modo in cui tali subunità sono disposte nello spazio (per esempio, l'emoglobina è formata da quattro subunità).

Nella maggior parte delle proteine, a temperature superiori a 7 °C circa e in ambiente fortemente acido o basico, i legami deboli della struttura secondaria, terziaria e quaternaria si rompono e le proteine perdono la loro funzionalità biologica: tale processo è detto **denaturazione**.

Negli organismi, le proteine svolgono una grande varietà di funzioni: fra le più importanti vi sono quella di sostegno mec-

Figura 1.4

Livelli di organizzazione delle proteine.

Denaturazione
delle proteine

Funzioni
delle proteine

Tabella 1.5 **Principali funzioni delle proteine**

PROTEINE	FUNZIONE
nucleoproteine	organizzazione del DNA nei cromosomi
glicoproteine	riconoscimento tra cellule; inibizione proliferativa da contatto; adesione tra cellule; recettori per ormoni e farmaci; antigeni
glicoproteine (anticorpi o immunoglobuline)	difesa immunitaria
lipoproteine	trasporto di lipidi nel sangue
neurotrasmettitori (per es., acetilcolina, noradrenalina)	trasmissione sinaptica degli impulsi nervosi
ormoni (per es., insulina, adenocorticotropina, vasopressina, testosterone)	regolazione endocrina dell'attività di tessuti e organi
proteine strutturali (per es., collagene, elastina, actina, miosina, proteine di membrana)	supporto meccanico; movimento muscolare, movimento di ciglia e flagelli; strutturazione della membrana cellulare
enzimi (per es., DNA-polimerasi, piruvato deidrogenasi, glucosio 6-fosfato deidrogenasi)	catalisi enzimatica
fattori induttori e repressori	regolazione dell'espressione genica

canico e quella di catalizzatori (cioè di regolazione della velocità delle reazioni chimiche) da parte degli enzimi (v. tab. 1.5).

1.10 Acidi nucleici

Gli **acidi nucleici** sono **macromolecole di grande complessità**, e sono così chiamati perché sono presenti nel **nucleo delle cellule**. Hanno grande importanza in biologia perché sono responsabili di funzioni fondamentali degli organismi viventi, come la trasmissione dell'informazione genetica di generazione in generazione e la sintesi delle proteine (v. cap. 5). **Gli acidi nucleici sono polimeri di elevata massa molecolare, formati dalla combinazione di unità (monomeri) dette nucleotidi.**

I **nucleotidi** sono a loro volta formati da:

- **un radicale fosforico** (derivato dall'acido fosforico o gruppo fosfato);
- **uno zucchero monosaccaride pentoso;**
- **una base azotata.**

Nucleotidi

Basi azotate

Le basi azotate sono cinque molecole costituite, oltre che da carbonio, ossigeno e idrogeno, da azoto in una struttura a un anello (basi puriniche: **timina** e **citossina**) o a due anelli (basi pirimidiniche: **adenina**, **guanina** e **uracile**). Il radicale fosforico unisce tra di loro i vari nucleotidi, formando l'impalcatura delle catene macromolecolari degli acidi nucleici.

Oltre ai componenti degli acidi nucleici, vi sono altri nucleotidi importanti per alcune fondamentali funzioni biologiche, come indicato nella tabella 1.6.

Tabella 1.6 **Principali nucleotidi**

NUCLEOTIDE	STRUTTURA	LOCALIZZAZIONE E FUNZIONE
nucleotidi del DNA (acido desossiribonucleico)	desossiribosio fosfato, adenina, guanina, citossina o timina	nucleo; trasmissione dell'informazione genetica; sintesi delle proteine
nucleotidi dell'RNA (acido ribonucleico)	ribosio fosfato adenina, guanina, citossina o uracile	nucleo, citoplasma; sintesi delle proteine
ATP (adenosintrifosfato)	adenosina (ribosio e adenina) 3 gruppi fosfato	accumulatore di energia
NADP (nicotinammide-adenin- dinucleotide fosfato)	adenosina (ribosio e adenina) 3 gruppi fosfato nicotinammide	trasporto di ioni H^+
FAD (flavin-adenin- dinucleotide)	adenosina (ribosio e adenina) 2 gruppi fosfato flavina	trasporto di ioni H^+

Caratteristiche dell'**acido desossiribonucleico**, o **DNA**, sono lo zucchero desossiribosio e le quattro basi adenina (A), guanina (G), citosina (C) e timina (T). La molecola di DNA è formata da due filamenti nucleotidici paralleli, uniti da legami a idrogeno e avvolti in una doppia spirale (**modello a doppia elica**). Il collegamento avviene tra le basi azotate dei due filamenti, che si abbinano a coppie esclusive "adenina-timina" e "citosina-guanina". Questa struttura permette alla molecola di DNA di replicarsi, cioè duplicarsi: la doppia elica si separa gradualmente e su ciascun filamento si riforma un filamento complementare, in modo da ottenere alla fine due doppie eliche uguali. Replicazione
del DNA

Le informazioni genetiche sono memorizzate nella molecola mediante un linguaggio chimico basato sull'ordine con cui si susseguono nel filamento di DNA le diverse basi azotate (**codice genetico**); la lettura e la traduzione di questo linguaggio porta alla sintesi di specifiche proteine (v. cap. 5).

La molecola di **acido ribonucleico**, o **RNA**, è costituita dallo zucchero ribosio e dalle coppie di basi "adenina-uracile" e "citosina-guanina". Forma un unico filamento avvolto a elica. Esistono tuttavia vari tipi di RNA con funzioni specifiche: L'RNA

- **RNA messaggero** o **m-RNA**: è un filamento complementare a un filamento di DNA, su cui vengono trascritte le informazioni genetiche del DNA; si sposta dal nucleo, dove si trova il DNA, al citoplasma.

- **RNA di trasporto** o **t-RNA**: è una molecola più piccola, in cui alcune basi si appaiano per certi tratti, conferendo così una forma particolare a "trifoglio"; si trova nel citoplasma, dove trasporta le specifiche molecole di amminoacido nella corretta sequenza per formare la catena polipeptidica (v. cap. 5).

- **RNA ribosomiale** o **r-RNA**: forma, insieme a proteine, i ribosomi, i corpuscoli cellulari dove avviene la sintesi delle proteine (v. cap. 3).

1.11 Vitamine

Le **vitamine** sono composti organici a struttura eterogenea, necessari in piccole quantità per lo svolgimento di importanti funzioni negli organismi viventi. Si trovano soprattutto nelle piante, che sono in grado di sintetizzarle autonomamente, mentre l'uomo e molti animali non sono in grado di produrle nel proprio organismo e Funzione
delle vitamine

pertanto le devono introdurre attraverso gli alimenti. Molte vitamine sono **coenzimi**, cioè favoriscono l'azione degli enzimi; la carenza o l'assenza di una determinata vitamina provoca malattie specifiche dette ipovitaminosi o avitaminosi. Le vitamine sono divise in idrosolubili, cioè solubili in acqua, e liposolubili, solubili nei grassi (v. tab. 1.7).

Tabella 1.7.1 Le principali vitamine liposolubili

VITAMINA	FONTE	AZIONE BIOLOGICA E SINTOMI DA CARENZA
A	come provitamina, ossia precursore della vitamina A (caroteni), in frutta e verdura, latticini, tuorlo d'uovo	interviene nel processo di visione notturna; stimola l'accrescimento e la resistenza alle infezioni carenza: disturbi della vista, alterazioni cutanee e delle mucose
D (anti-rachitica)	latticini, uova; abbondante nell'olio di fegato di merluzzo; assunta da vegetali come provitamina e trasformata in v. per esposizione al sole	stimola l'assorbimento del calcio e la sua deposizione nelle ossa e nei denti; favorisce l'accrescimento carenza: rachitismo
E (tocoferolo)	verdure, semi oleosi	è antiossidante, difende dai processi di invecchiamento, protegge le membrane cellulari carenza: fragilità dei globuli rossi
K (anti-emorragica)	verdure a foglia verde, cereali	favorisce la coagulazione del sangue carenza: disturbi della coagulazione del sangue

Tabella 1.7.2 Le principali vitamine idrosolubili

VITAMINA	FONTE	AZIONE BIOLOGICA E SINTOMI DA CARENZA
B₁ (tiamina)	cereali, legumi, carne di maiale; sintetizzata da molte muffe (aspergilli)	favorisce il trofismo dei tessuti nervosi; cofattore in molte reazioni del metabolismo dei carboidrati carenza: nevriti, disturbi cardiaci
B₂ (riboflavina)	tutti i vegetali; fegato, rene, cuore; lieviti	coenzima in processi metabolici fondamentali (per es., respirazione); favorisce il trofismo di pelle e labbra carenza: affezioni cutanee, agli occhi e problemi di accrescimento
B₃ o PP (niacina)	lieviti, uova, cereali, carne bovina	costituente di coenzimi della respirazione cellulare; difende da infezioni carenza: pellagra, disturbi digestivi
B₅ (acido pantotenico)	carne, verdura, uova	entra nella costituzione del coenzima A; aiuta il trofismo di pelle e capelli; difende dalle infezioni carenza: disturbi neuromotori, cardiovascolari, gastrointestinali
B₆ (piridossina)	cereali, verdure, carni, uova	agisce nel metabolismo dei grassi e degli aminoacidi; aiuta la formazione dei globuli rossi carenza: dermatite, disturbi nervosi

Tabella 1.7.2 Le principali vitamine idrosolubili (segue)

VITAMINA	FONTE	AZIONE BIOLOGICA E SINTOMI DA CARENZA
B₉ (acido folico)	uova, fegato, legumi, latticini, frutta	contribuisce alla formazione dei globuli rossi (è perciò antianemica) e dei globuli bianchi carenza: anemia, mancata maturazione dei globuli rossi
B₁₂ (ciano-cobalamina)	solo negli alimenti di origine animale: fegato, reni, uova, latte, pesce; sintetizzata da microrganismi (<i>Lactobacillus</i> , <i>Streptomyces</i> ecc.)	interviene nel metabolismo dei nucleotidi, pertanto regola l'accrescimento; contribuisce alla formazione di globuli rossi carenza: anemia, malformazione dei globuli rossi
C (acido ascorbico)	frutta (agrumi), verdura cruda	favorisce la resistenza alle infezioni e alla fatica; coenzima nei processi di respirazione carenza: scorbuto, anomalie nella formazione dei tessuti connettivi
H (biotina)	cereali, fegato, legumi, uova; prodotta dai batteri della flora intestinale	interviene nel metabolismo dei grassi e dei carboidrati e nella sintesi di amminoacidi; aiuta il funzionamento del fegato carenza: dermatite, dolorabilità muscolare, debolezza

GLOSSARIO

Acidi

Composti che in acqua liberano ioni idrogeno H^+ .

Acidi nucleici

Macromolecole organiche presenti nel nucleo delle cellule, formate da catene di nucleotidi; comprendono DNA e RNA; sono i depositari dell'informazione genetica e dirigono la sintesi delle proteine.

Atomo

La più piccola parte di un elemento che ne conserva le caratteristiche chimiche e fisiche.

Basi o idrossidi

Composti che in acqua liberano ioni OH^- .

Capacità termica

Capacità di una sostanza di immagazzinare e rilasciare una notevole quantità di calore.

Elettronegatività

Capacità degli atomi di attrarre gli elettroni di legame.

Glucidi, o zuccheri, o carboidrati

Composti organici formati da carbonio, idrogeno e ossigeno; fonte di energia per le cellule.

Ione

Atomo che ha ceduto un elettrone (ione positivo o catione) o acquistato un elettrone (ione negativo o anione).

Legame chimico

Forza attrattiva che si stabilisce tra due o più atomi e consente loro di unirsi in molecole.

Legame covalente

Si forma tra atomi di uno stesso elemento o di elementi differenti che mettono in comune una o più coppie di elettroni.

Legame ionico

Si forma tra gli atomi di due elementi differenti tra i quali è avvenuto uno scambio di elettroni.

Molecola

La più piccola parte di un elemento o di un composto che ne conserva tutte le proprietà chimico-fisiche.

Proteine

Macromolecole organiche che derivano dall'unione di un numero molto elevato di amminoacidi; comprendono gli enzimi.

Soluzione

Miscela omogenea di due o più sostanze, in

segue

cui quella o quelle presenti in quantità minore sono dette soluti e quella presente in quantità maggiore è detta solvente.

Tensione superficiale

Capacità delle molecole di acqua di formare in superficie una sottile pellicola elastica.

Valenza

Numero di legami che un elemento può for-

mare scambiando o compartecipando gli elettroni dello strato più esterno, che prendono il nome elettroni di valenza.

Vitamine

Composti organici a struttura eterogenea, necessari in piccole quantità per lo svolgimento di importanti funzioni. Si trovano soprattutto nelle piante.

TEST DI VERIFICA

1 Che cos'è l'atomo? E un elemento?

2 Le particelle atomiche trascurabili rispetto alla massa di un atomo sono:

- a** i protoni
- b** i neutroni
- c** gli elettroni

3 Le molecole sono formate da:

- a** atomi
- b** elementi
- c** composti

4 Gli acidi sono composti che:

- a** liberano ioni idrogeno
- b** hanno pH maggiore di 7
- c** assumono ioni idrossido
- d** contengono sempre ossigeno

5 Quali sono le macromolecole più importanti in biologia?

6 I nucleotidi sono formati da:

- a** azoto, fosforo e ribosio
- b** base azotata, glucosio, gruppo fosfato
- c** basi azotate, zucchero pentoso, gruppi fosfato

R

1 v. a p. 12; 2 c; 3 a; 4 a; 5 v. a p. 24; 6 c.

2 Reazioni chimiche e scambi di energia

La **bioenergetica** è il campo di indagine biologica che si occupa delle **trasformazioni dell'energia negli organismi viventi**, necessarie alle cellule sia animali sia vegetali per crescere, per trasportare sostanze nutritive, per la contrazione e il moto, e in generale per tutte le attività biologiche. Tradizionalmente **gli ambiti di ricerca** della bioenergetica interessano la **termodinamica dei sistemi biologici**, i composti ad alta energia come l'**ATP** (acido adenosintrifosforico, che funziona da accumulatore di energia per il lavoro chimico e il trasporto delle sostanze nelle cellule e per il lavoro muscolare), le **biosintesi** (la sintesi dei composti chimici all'interno degli organismi viventi per la formazione e il ricambio dei componenti cellulari), il **trasporto attivo** (trasporto di sostanze da un lato all'altro della membrana cellulare) e l'**energetica dei sistemi contrattili** (muscoli).

2.1 Le trasformazioni chimiche

Le funzioni vitali degli organismi sono basate su una serie complessa di **reazioni chimiche** che si svolgono **nelle loro cellule**. Nel corso di queste reazioni, vengono di volta in volta sintetizzate o decomposte molecole, a seconda delle necessità, e si verificano contemporaneamente scambi di energia, che le cellule utilizzano per sopperire alle proprie esigenze biologiche (sostentamento, crescita, sviluppo, riproduzione e così via).

Le reazioni chimiche sono un tipo di trasformazione che, attraverso la riorganizzazione degli atomi e delle molecole delle sostanze che vi prendono parte, dette **reagenti**, danno origine a nuove sostanze di composizione differente, dette **prodotti**. **Le reazioni chimiche sono rappresentate mediante equazioni chimiche**, in cui sono indicate, a sinistra del segno di uguaglianza (spesso sostituito da una freccia), le sostanze reagenti, a destra i prodotti. Le reazioni sono dette **di sintesi**, quando da due o più elementi o composti reagenti si ottiene un solo prodotto; **di decomposizione**, quando un composto viene scisso negli elementi costituenti o in composti più semplici. Ogni reazione chimica avviene con una certa **velocità**, che dipende, tra l'altro, dalla **concentrazione dei reagenti** e dalla **temperatura** e può essere regolata dalla presenza di particolari sostanze chiamate **catalizzatori**.

Funzioni vitali e reazioni chimiche

Reagenti e prodotti

Tipi di equazioni chimiche

2.2 L'energia e i principi della termodinamica

Qualsiasi tipo di reazione chimica comporta una variazione di energia. **L'energia** può essere definita come **la capacità di un corpo o di un sistema di compiere lavoro** e si manifesta in diverse forme (trasformabili le une nelle altre), riconducibili a due tipi principali:

1. **energia cinetica**, associata al movimento dei corpi (oggetti macroscopici, particelle; **l'energia termica**, dovuta all'agitazione delle molecole, è un particolare tipo di energia cinetica);

2. **energia potenziale**, cioè "accumulata" nei corpi in virtù della loro posizione in un campo di forze (gravitazionali, elettriche ecc.); (**l'energia chimica**, che deriva dall'attrazione elettrostatica tra cariche elettriche di segno opposto, è un particolare tipo di energia potenziale associata ai legami chimici). Nelle adatte condizioni, l'energia cinetica si trasforma in energia potenziale e viceversa. Le conversioni dell'energia da una forma a un'altra sono governate dai principi della termodinamica.

■ La termodinamica

La **termodinamica** è la scienza che stabilisce i concetti fondamentali per lo studio dei trasferimenti energetici tra sistemi chimici o fisici, sotto forma di scambi di calore o lavoro.

I sistemi

Un **sistema** è un insieme di corpi, distinti dall'ambiente (che è tutto ciò che si trova al di fuori del sistema). Sono detti **sistemi isolati** quelli che non scambiano né energia né materia con l'ambiente esterno; **sistemi chiusi** quelli che scambiano energia, ma non materia, con l'ambiente esterno; **sistemi aperti** quelli che scambiano sia energia sia materia con l'ambiente esterno. In un sistema isolato, come l'Universo, le trasformazioni termodinamiche sono governate dal primo e dal secondo principio della termodinamica.

Primo principio della termodinamica

Il primo principio della termodinamica afferma che **in un sistema isolato rimane costante il contenuto totale di energia**, anche se tutte le diverse forme di energia si possono trasformare una nell'altra ("l'energia non si crea e non si distrugge").

Secondo principio della termodinamica

Il secondo principio della termodinamica afferma che **in un sistema isolato, quando l'energia viene convertita da una forma all'altra, parte dell'energia disponibile viene sempre dissipata sotto forma di calore** e quindi non è più disponibile per produrre lavoro (cioè l'energia tende spontaneamente a degradarsi, facendo aumentare il disordine del sistema).

Il secondo principio può anche essere formulato nel modo seguente: **in un sistema isolato tutti i processi spontanei portano a un aumento di casualità e di disordine**. La tendenza spontanea all'aumento di disordine e alla perdita di energia è detta **entropia** (v. fig. 2.1).

In ogni organismo e ogni cellula di un organismo, tuttavia, il risultato delle reazioni chimiche è invece la **tendenza a creare un ordine localizzato** del sistema. Infatti **ogni cellula si comporta come un sistema aperto**: riceve dall'esterno materia ed energia, che utilizza per attivare le trasformazioni non spontanee, eludendo in questo modo il secondo principio della termodinamica.

■ L'energia nelle reazioni chimiche

Dal punto di vista termodinamico, le reazioni chimiche vengono divise in reazioni endoergoniche e reazioni esoergoniche.

Nelle **reazioni endoergoniche**, i prodotti possiedono più energia dei reagenti, per cui le reazioni **avvengono solo se si fornisce energia dall'esterno**.

Le **reazioni esoergoniche**, invece, non hanno bisogno di un apporto di energia dall'esterno, perché i reagenti possiedono più energia dei prodotti; **avvengono** perciò, secondo i principi della termodinamica, **spontaneamente** e l'energia in eccesso viene liberata durante la reazione, in genere come calore.

Non è detto, tuttavia, che le reazioni spontanee possano procedere con una velocità apprezzabile: in genere, infatti, **per trasformarsi in prodotti i reagenti devono superare un dislivello energetico iniziale**, detto **energia di attivazione** (v. fig. 2.2). In altri termini, alle molecole dei reagenti deve essere fornita dall'esterno una quantità di energia sufficiente perché i loro urti reciproci siano efficaci, cioè tali da vincere inizialmente le repulsioni fra i loro elettroni esterni, condizione perché si possano stabilire legami chimici. Tra i **fattori che possono abbassare l'energia di attivazione**, e fare quindi procedere velocemente una reazione chimica, figurano **aumenti di**

L'entropia

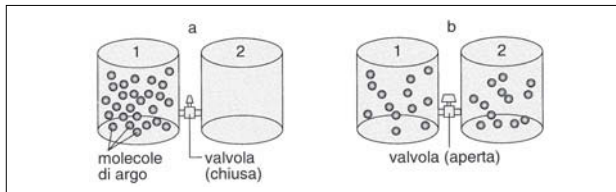
Reazioni endoergoniche

Reazioni esoergoniche

Energia di attivazione

Figura 2.1

In a il recipiente 1 contiene molecole di argo, mentre il recipiente 2 è vuoto: se si apre la valvola tra i due recipienti (b), parte delle molecole di argo passano nel recipiente 2; l'entropia del sistema aumenta, perché le molecole del gas fluendo si sono disperse, passando a uno stato di maggiore disordine.



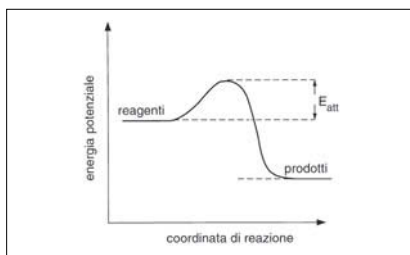


Figura 2.2

Diagramma dell'energia potenziale di un sistema reagente, in funzione della "coordinata di reazione", che rappresenta l'avanzamento della reazione (cioè la variazione nel tempo della concentrazione delle specie chimiche).

temperatura e la presenza di **catalizzatori** (catalizzatori di fondamentale importanza in campo biologico sono gli enzimi, trattati nel paragrafo 2.4; v. anche riquadro a fronte).

2.3 Il metabolismo

È detto **metabolismo** l'insieme di tutte le reazioni chimiche che si svolgono negli organismi viventi. Il metabolismo può essere distinto in due fasi fondamentali. Nella **fase demolitiva**, o **catabolismo**, avviene la degradazione delle sostanze assimilate con produzione di molecole semplici e **liberazione di energia**. Nella **fase costruttiva**, o **anabolismo**, avviene la sintesi di nuove sostanze con **consumo di energia**. A queste si aggiunge una fase di sintesi di composti ricchi di energia, come l'ATP (v. par. 2.5), detta **metabolismo energetico**.

Queste fasi si sovrappongono continuamente in un complesso interscambio, formando anche lunghe sequenze di reazioni, dette **vie metaboliche**. In ogni passaggio delle vie metaboliche vi è la produzione di composti intermedi e di energia, necessari per le sequenze successive. Alcune note vie metaboliche sono, per esempio, la **fotosintesi**, la **respirazione**, la **fermentazione** (che saranno trattate in dettaglio nel capitolo 4).

■ Regolazione del metabolismo

Le cellule viventi dispongono di sistemi di regolazione per controllare le reazioni chimiche metaboliche (soggette alle stesse leggi della termodinamica che governano i processi chimici): possono così sfruttare questi processi in modo ottimale da un punto di vista energetico. **Questi sistemi di regolazione sono basati** sull'attività da un lato degli **enzimi**, che modulano le reazioni chimiche, e dall'altro delle **molecole trasportatrici di energia**, o trasportatori di energia. Questi composti trasportatori immagazzinano energia e la trasferiscono

Catabolismo

Anabolismo

Metabolismo energetico

Le vie metaboliche

dove occorre: ciò avviene per mezzo di **reazioni accoppiate**, in cui è sfruttata l'energia liberata dalle reazioni esoergoniche per sopperire alle richieste energetiche delle reazioni endoergoniche. Poiché parte dell'energia liberata dalla reazione esoergonica viene dispersa nell'ambiente sotto forma di calore o movimenti casuali delle molecole, l'energia della reazione esoergonica deve essere sempre in quantità maggiore di quella necessaria per la reazione endoergonica.

2.4 Gli enzimi

Alla temperatura corporea, anche le reazioni esoergoniche spontanee hanno una velocità di reazione molto bassa, per cui si compiono solo se attivate dall'intervento di **enzimi**, **sostanze di natura proteica che svolgono la funzione di catalizzatori biologici** altamente specifici.

Ciascun enzima promuove una sola reazione o un gruppo di reazioni simili; per questo ogni cellula contiene da qualche migliaio a decine di migliaia di enzimi differenti. Per comodità, sono abitualmente divisi in sei classi fondamentali, secondo il tipo di reazione chimica catalizzata (v. tab. 2.1). **L'attività degli enzimi può essere regolata**, cioè esaltata o

Definizione
degli enzimi

Specializzazione
degli enzimi

CATALISI E CATALIZZATORI

La catalisi è un fenomeno chimico-fisico per cui particolari sostanze, dette catalizzatori, provocano, anche se presenti in quantità minime, un aumento della velocità di una reazione, senza apparentemente prendervi parte. L'azione di un catalizzatore si esplica in quanto diminuisce l'energia di attivazione, cioè la barriera energetica che i reagenti devono superare per trasformarsi in prodotti (v. figura). Esistono anche catalizzatori detti negativi (o inibitori), che diminuiscono la velocità di una reazione. La natura chimica del catalizzatore è altamente specifica per una determinata reazione (o per reazioni dello stesso tipo).

La catalisi è detta enzimatica quando è operata da particolari catalizzatori biologici, gli enzimi (costituiti da complesse molecole proteiche), che presiedono in modo assai selettivo allo svolgimento dei processi biochimici che avvengono negli organismi viventi.

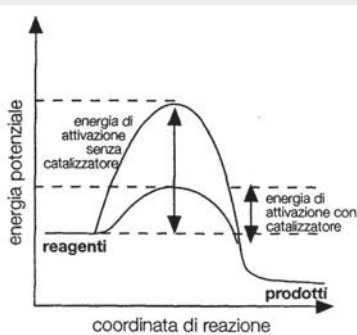


Diagramma esemplificativo dell'effetto esercitato da un catalizzatore sull'energia di attivazione nel corso di una reazione chimica.

Tabella 2.1 Le sei principali classi di enzimi

CLASSE	FUNZIONE	ESEMPIO
ossidoriduttasi	catalizzano il trasferimento di elettroni	glucosio-ossidasi
transferasi	catalizzano il trasferimento di gruppi	glucochinas
idrolasi	catalizzano le idrolisi	lipasi
liasi	catalizzano la somma di gruppi di doppi legami	piruvato-carbossilasi
isomerasi	catalizzano il trasferimento di gruppi all'interno della molecola (con formazione di isomeri)	lattato-racemasi
ligasi	catalizzano la formazione di nuovi legami (C – C, C – O, C – N)	peptidossintetasi

La struttura
degli enzimi

soppressa, spesso dalle stesse molecole di cui favoriscono la reazione. Il processo in cui intervengono enzimi è chiamato **catalisi enzimatica**.

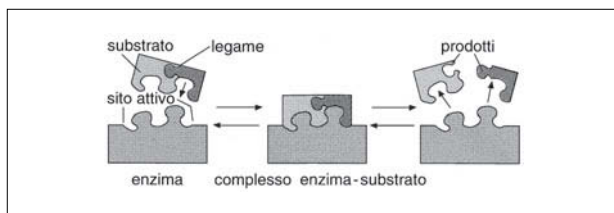
La specificità degli enzimi è dovuta alla particolare struttura, che permette loro di legarsi a molecole specifiche e di catalizzare reazioni specifiche. Le molecole degli enzimi sono piuttosto grandi, ma l'**attività catalitica è svolta solo da una piccola parte**, detta **sito attivo**: questo è in genere una cavità o una fenditura, che contiene i gruppi chimici ai quali si legano le molecole reagenti. Inoltre **molti enzimi sono attivi solo se associati a un coenzima**, uno ione metallico (rame, zinco, ferro, cobalto, magnesio) o una struttura organica più complessa (come una vitamina): in tal caso la parte proteica è detta **apoenzima**.

Complesso
enzima-substrato

Nella catalisi enzimatica i reagenti sono chiamati **substrati** dell'enzima. Il sito attivo ha una struttura e una distribuzione di carica elettrica tali da consentire l'accesso solo a determinate molecole: si può dire cioè che un enzima è complementare al suo substrato. Fra sito attivo e substrati si instaurano legami deboli e si forma un **complesso enzima-substrato** che promuove la reazione chimica (è attraverso questo meccanismo che viene abbassata l'energia di attivazione della reazione, la quale può così procedere velocemente). Data la grande specificità del sito attivo, il modello del meccanismo enzima-substrato è noto come **modello chiave-seratura** (v. fig. 2.3). Quando è avvenuta la reazione dei substrati, i prodotti non si adattano più alla forma del sito attivo e se ne allontanano. L'enzima ritorna alla sua configurazione originale ed è pronto ad accettare altri substrati.

■ La regolazione dell'attività enzimatica

Fondamentali per l'efficienza del metabolismo cellulare sono i complessi processi di regolazione degli enzimi, che con-

**Figura 2.3**

Meccanismo di azione di un enzima: il sito attivo si lega alla molecola di substrato, formando un complesso enzima-substrato che favorisce la scissione del substrato nei prodotti finali.

trollano quasi tutte le reazioni chimiche interne alla cellula. L'attività degli enzimi è influenzata dalle **condizioni ambientali**, come il pH (quello ottimale è compreso tra 6 e 8), la concentrazione di sali, la temperatura, la presenza di coenzimi.

La cellula regola la quantità e l'attività degli enzimi con diversi meccanismi: può adeguare il ritmo della sintesi delle proteine enzimatiche; può attivare o disattivare un enzima solo quando serve. Per esempio, molti enzimi che catalizzano le prime tappe di una via metabolica (come la sintesi delle proteine) sono spesso inibiti dal prodotto finale della serie di reazioni (**regolazione mediante retroazione o feedback**), mentre altri enzimi sono sottoposti all'attività di proteine regolatrici che possono avere effetti sia inibitori, sia stimolatori. In alcuni enzimi la regolazione avviene attraverso la modificazione dei legami conseguente, per esempio, all'attacco di alcuni gruppi fosforici o di altri gruppi (reazioni a loro volta regolate da enzimi) o all'attacco di un substrato a un sito di legame diverso dal sito attivo (**regolazione allosterica**).

Condizioni ambientali

La regolazione interna

2.5 L'ATP e la fosforilazione

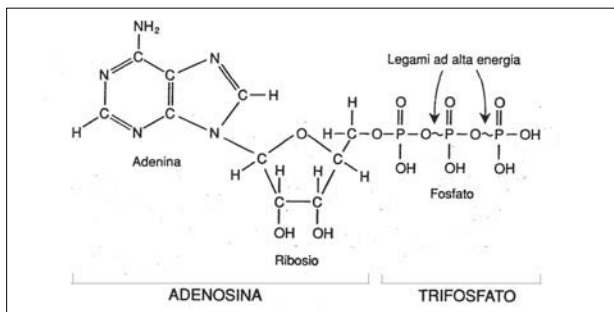
Come si è detto al paragrafo 2.2 (p. 30), le reazioni endoergoniche non sono spontanee e possono avvenire solo mediante apporto di energia: per questo devono essere accoppiate a reazioni esoergoniche che forniscano l'energia necessaria. Le due parti di una reazione accoppiata possono tuttavia avvenire in siti diversi: pertanto, occorre un modo per trasferire l'energia prodotta da una reazione esoergonica a una endoergonica. All'interno delle cellule, questo compito è affidato a molecole specializzate dette **trasportatrici di energia**.

Le molecole trasportatrici di energia

La molecola trasportatrice di energia più diffusa nelle cellule è l'**adenosintrifosfato** o **ATP**. L'ATP (v. tab. 1.6 a p. 24)) è un nucleotide formato da adenosina legata a tre gruppi fosfato, indicati con la lettera P (v. fig. 2.4). Ai legami tra i grup-

Figura 2.4

La molecola dell'ATP fornisce all'organismo l'energia necessaria per svolgere le sue attività.



pi fosfato è associata un'elevata quantità di energia chimica, che viene liberata quando questi vengono scissi.

ATP → ADP

Quando l'ATP perde un gruppo fosfato, si trasforma in **ADP**, o **adenosindifosfato** (se perde due gruppi fosfati si trasforma in **adenosinmonofosfato**, o **AMP**) e cede energia.

ADP → ATP

Le molecole di ADP (e di AMP) possono essere trasformate in ATP ricevendo l'energia necessaria tramite due fonti principali: **la respirazione cellulare** (cioè la combustione degli alimenti) e **la fotosintesi** (cioè la conversione di energia solare in energia chimica), di cui parleremo al capitolo 4. L'ATP funge così da accumulatore di energia destinata a essere spesa a breve termine dalla cellula, seguendo un ciclo schematizzato nella figura 2.5.

La fosforilazione

Il trasporto dell'energia da parte dell'ATP alle molecole che devono reagire avviene mediante il trasferimento di un residuo fosforico dell'ATP e si dice **fosforilazione**.

Il legame che si forma tra il gruppo fosforico e la molecola ha un alto contenuto di energia, necessaria per attivare gran parte delle reazioni non spontanee: fra queste vi sono le reazioni di costruzione, che provvedono, per esempio, alla sintesi di molecole biologiche, e il cosiddetto lavoro cellulare (come il trasporto di sostanze attraverso la membrana).

Altri trasportatori di energia

Altre molecole catturano e trasportano l'energia insieme a elettroni energetici prodotti da reazioni esoergoniche. Queste molecole – come il coenzima NAD (nicotinammide-ade-

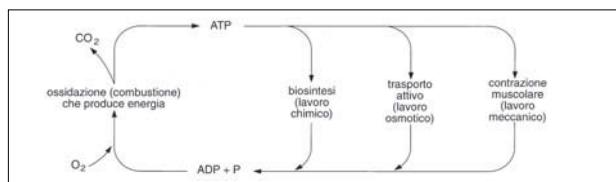


Figura 2.5
Ciclo dell'ATP nelle cellule.

nin-dinucleotide) e il flavin-adenin-dinucleotide FAD (v. tab. 1.6 a p. 24) – cedono poi gli elettroni e l'energia ad altre molecole nei processi di respirazione cellulare e di fotosintesi.

GLOSSARIO

ATP

(sigla dell'adenosintrifosfato). Nucleotide nella cui molecola vi sono tre legami fosfato ad alta energia; serve come accumulatore e trasportatore di energia nella cellula.

Energia

Capacità di un corpo o di un sistema di compiere lavoro.

Energia cinetica

Energia in azione, che si libera nell'azione sulla materia.

Energia potenziale

Energia inattiva che un corpo o un sistema immagazzina e che libera in condizioni opportune, trasformandosi in altra forma di energia.

Enzimi

Sostanze di natura proteica che svolgono la funzione di catalizzatori biologici; abbassano l'energia di attivazione delle reazioni, in modo da accelerarne la velocità.

Fosforilazione

Trasporto dell'energia dall'ATP alle molecole che devono reagire mediante il trasferimento di un residuo fosforico dell'ATP.

Metabolismo

Insieme di tutte le reazioni chimiche che si svolgono negli organismi viventi. Comprende le reazioni di costruzione, o anabolismo, e le reazioni di demolizione, o catabolismo.

Primo principio della termodinamica

In un sistema isolato rimane costante il contenuto totale di energia, anche se tutte le diverse forme di energia si possono trasformare una nell'altra.

Reazione chimica

Trasformazione di una sostanza che riorganizza gli atomi e le molecole delle sostanze reagenti e determina la formazione di nuove sostanze (prodotti).

Secondo principio della termodinamica

In un sistema isolato, quando l'energia viene convertita da una forma all'altra, parte dell'energia disponibile viene sempre dissipata sotto forma di calore e quindi non è più disponibile per produrre lavoro.

Termodinamica

Ramo della fisica che studia gli scambi di calore e, più in generale, le trasformazioni delle varie forme di energia in un sistema.

TEST DI VERIFICA

1

Perché le cellule sono definite sistemi aperti?

2

L'anabolismo:

- a** comprende le reazioni di demolizione;
- b** produce energia;
- c** comprende tutte le reazioni di sintesi;
- d** è la sintesi delle proteine.

R

1 v. par. 2.2; 2 c; 3 b; 4 v. par. 2.4; 5 v. par. 2.5.

3

I coenzimi sono molecole:

- a** di natura proteica;
- b** di natura non proteica;
- c** che sostituiscono gli enzimi;
- d** che trasportano energia.

4

Che cos'è il complesso enzima-substrato?

5

Che cos'è la fosforilazione?

LA CELLULA

3 La struttura della cellula

4 L'attività della cellula

5 Il linguaggio
della cellula

6 La riproduzione
della cellula



3 La struttura della cellula

*Tutti gli esseri viventi sono costituiti da cellule, corpuscoli delimitati da un involucro e dotati di tutte le caratteristiche della vita: ogni cellula si riproduce, si nutre, respira, elimina i propri rifiuti. Per riprodursi e formare un'altra cellula identica a se stessa, la cellula contiene l'informazione genetica necessaria sotto forma di **acido desossiribonucleico (DNA)**, organizzato in una struttura chiamata **cromosoma**. Per produrre le sostanze necessarie alla propria crescita e per produrre energia, la cellula funziona come un vero e proprio laboratorio chimico, presieduto da enzimi. Nonostante siano molto diverse tra loro per forma, funzione e dimensione, le cellule presentano un'organizzazione di base comune. Per questo motivo la cellula è considerata **l'unità strutturale e funzionale di tutti i viventi**.*

3.1 Caratteristiche generali della cellula

La cellula e i suoi componenti principali

Viene definita cellula l'unità strutturale e funzionale degli organismi viventi o, in altri termini, il più piccolo insieme di materia dotato di "vita" (v. anche il riquadro in basso). Ogni cellula possiede almeno tre componenti fondamentali: il **materiale genetico** (acido desossiribonucleico, o DNA), circondato da una matrice fluida detta **citoplasma**, il tutto racchiuso da una **membrana plasmatica**, un sottile involucro che la separa dall'esterno.

LA TEORIA CELLULARE

La scoperta delle cellule risale al XVII secolo, all'epoca dei primi, rudimentali microscopi, ma furono necessari circa duecento anni per comprendere la loro diffusione in tutti gli esseri viventi.

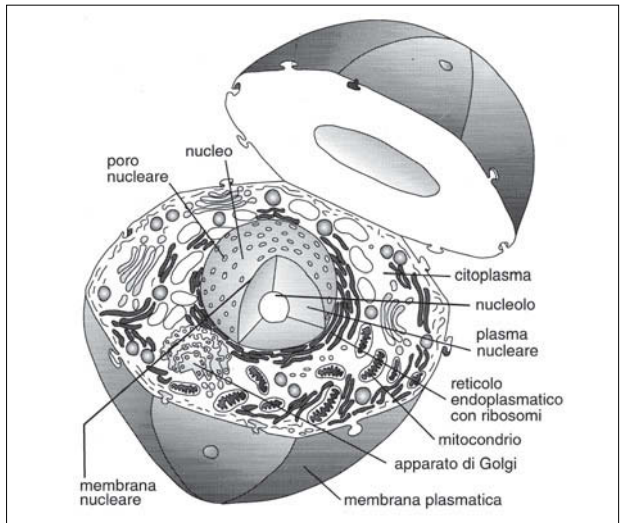
Il primo scienziato che osservò una cellula fu l'inglese Robert Hooke (1635-1703), il quale nel 1665 individuò in una sezione sottile di sughero numerose cellule vuote. Hooke non collegò quelle piccole cavità all'organizzazione dei viventi, ma si limitò a dar loro un nome, cellula. Solo nella prima metà del XIX secolo si scoprì che si compongono di cel-

lule tutte le piante (grazie a Matthias Schleiden, nel 1838), e tutti gli animali (grazie a Theodor Schwann, nel 1839). Vent'anni più tardi, lo scienziato tedesco Rudolf Virchow (1821-1902) affermò che ogni cellula deriva da un'altra cellula preesistente. L'insieme di queste conclusioni costituisce la **teoria cellulare**, secondo cui:

1. tutti gli organismi viventi sono costituiti da cellule;
2. la cellula è l'unità strutturale e funzionale dei viventi;
3. ogni cellula deriva da altre cellule.

Figura 3.1

Schema della cellula eucariote animale.



Il numero di cellule che formano un individuo varia da 1 negli **organismi unicellulari**, a migliaia di miliardi negli **organismi pluricellulari** (10^{28} nell'uomo). Negli organismi unicellulari la singola cellula adempie a tutti i compiti fondamentali per la vita, in quelli pluricellulari l'insieme di cellule si differenzia, specializzandosi nello svolgimento di particolari funzioni.

Negli organismi pluricellulari le cellule hanno **forma molto varia** (in rapporto alla loro funzione): arrotondata, cubica, prismatica, stellata provvista di molti prolungamenti. Le **dimensioni delle cellule**, assai variabili, sono dell'ordine di **grandezza del micron**, μm ($1 \mu\text{m} = 10^{-6} \text{ m}$) e sono in genere comprese tra $10 \mu\text{m}$ e $50 \mu\text{m}$; le cellule più piccole sono quelle dei batteri ($1 \mu\text{m}$), mentre le più grandi sono le cellule uovo di molti animali ($100 \mu\text{m}$ nell'uomo) e le fibre di alcune piante. Le ridotte dimensioni consentono alle cellule di mantenere un rapporto ottimale con l'ambiente, dal quale trarre le sostanze nutritive e nel quale scaricare le sostanze di rifiuto (v. anche riquadro alla pagina seguente).

■ Cellule procarioti e cellule eucarioti

In relazione al fatto che il materiale genetico (DNA) non formi un nucleo ben distinto oppure formi un nucleo (delimitato da una membrana), le cellule si distinguono in procarioti ed eucarioti (fig. 3.1).

Numero delle cellule negli organismi

Forma e dimensioni delle cellule

IL RAPPORTO VOLUME-SUPERFICIE NELLA CELLULA

Quando una cellula si accresce, il suo volume aumenta molto più rapidamente della superficie (per esempio, raddoppiando il raggio di una sfera, il volume aumenta di otto volte, mentre la superficie aumenta di quattro volte). Per-

ciò, in una cellula di notevoli dimensioni, la superficie (attraverso la quale avvengono gli scambi con l'ambiente circostante) non sarebbe in grado di garantire gli scambi nutritivi adeguati alla nuova massa cellulare.

Cellule procarioti

Si definiscono **procarioti** (dal greco: nucleo primitivo) le **cellule prive di una membrana che isoli il materiale genetico** dal citoplasma (il DNA è semplicemente sparso nel citoplasma, concentrato in una regione chiamata nucleotide); inoltre nel citoplasma sono quasi del tutto assenti organuli e altre strutture (detti complessivamente strutture citoplasmatiche). Esternamente alla membrana plasmatica, le cellule procarioti possiedono una **parete cellulare semirigida** che le protegge dall'ambiente esterno. Sono organismi procarioti tutti i batteri.

Cellule eucarioti

Le **cellule eucarioti** (dal greco: nucleo ben fatto) **hanno il nucleo ben distinto, racchiuso da una membrana cellulare**, e numerose strutture cellulari differenziate presenti nel citoplasma (tab. 3.1). Questo tipo di cellula si trova nei protisti (v. a p. 133), nei funghi, nelle piante e negli animali. Nei paragrafi 3.2, 3.3 e 3.4 verranno descritti i componenti della cellula eucariote animale; nel paragrafo 3.5 sarà trattata la cellula eucariote vegetale, che si differenzia da quella animale per la presenza nel citoplasma di alcune strutture esclusive.

3.2 La membrana plasmatica

La membrana plasmatica e i suoi costituenti

Si definisce **membrana plasmatica** (o **cellulare**) un **involucro** dello spessore di circa 7-8 nm ($1 \text{ nm} = 10^{-9} \text{ m}$) **che delimita la cellula, regola l'entrata e la fuoriuscita di materiali e "comunica" con le altre cellule** ricevendo e producendo adeguati segnali. L'organizzazione della membrana plasmatica è descritta dal **modello a mosaico fluido** (fig. 3.2), elaborato nel 1972 dai biologi S.J. Singer e G.L. Nicolson. I principali costituenti della membrana plasmatica sono molecole di lipidi e di proteine; sono presenti anche i carboidrati.

■ Lipidi

I fosfolipidi

I lipidi sono di tre tipi: fosfolipidi, colesterolo e glicolipidi. I **fosfolipidi** (v. cap. 1) **si dispongono in un doppio strato**

Tabella 3.1 Strutture delle cellule eucarioti animali e vegetali

	STRUTTURA	FUNZIONE
Strutture della superficie cellulare	P parete cellulare	protegge e sostiene la cellula
	membrana plasmatica	doppio strato lipidico che isola dall'ambiente esterno
	giunzioni cellulari	regolano lo scambio di materiali con l'esterno
	P plasmodesmi	stabiliscono le comunicazioni con altre cellule
Strutture in cui è organizzato il materiale genetico	cromosomi	ammassi organizzati di DNA e proteine accessorie, portatori dell'informazione genetica per costruire la cellula e controllarne l'attività
	nucleo	spazio delimitato da una membrana in cui sono contenuti i cromosomi
	membrana nucleare	circonda il nucleo; regola l'entrata e l'uscita di materiali dal nucleo
	nucleolo	sintetizza i ribosomi
Strutture citoplasmatiche	citoplasma	sede dei processi metabolici, molto ricco di microtubuli e microfilamenti che mantengono la forma della cellula e partecipano attivamente ai processi di movimento
	mitocondrio	produce energia tramite metabolismo aerobico (respirazione cellulare)
	P cloroplasto	realizza la fotosintesi
	ribosoma	sede della sintesi proteica
	reticolo endoplasmatico	sintetizza molte proteine (tra cui enzimi) e lipidi
	apparato di Golgi	modifica e smista proteine e lipidi; sintetizza carboidrati
	lisosoma	contiene enzimi digestivi intracellulari
	P plastidio	immagazzina cibo, pigmenti
	vacuolo	raccoglie acqua e prodotti di rifiuto: fornisce la pressione di turgore necessaria per dare sostegno alla cellula
	citoscheletro	dà forma e sostegno alla cellula; provvede al posizionamento e alla migrazione di parti della cellula
	centriolo	può produrre il fuso mitotico nelle cellule animali
	ciglia e flagelli	fanno muovere la cellula in un liquido o spostano il fluido sulla superficie di una cellula ferma

P presente solo nelle cellule vegetali

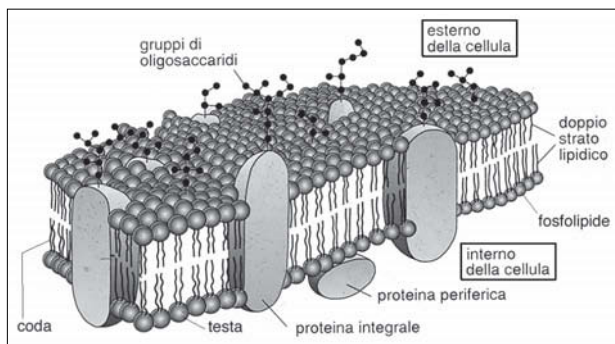


Figura 3.2
Il modello a mosaico
fluido della membrana
plasmatica.

a causa del loro duplice comportamento nei confronti dell'acqua: poiché la cellula è formata prevalentemente da acqua ed è immersa in un ambiente acquoso, la parte idrofila di ogni molecola di fosfolipide (la testa) si rivolge verso il citoplasma e il liquido extracellulare, mentre la parte idrofoba (la coda) si dispone verso l'interno del doppio strato. Gli **acidi grassi costituiscono le code dei fosfolipidi** e rendono la membrana fluida, della stessa consistenza dell'olio; inoltre, i fosfolipidi possono spostarsi orizzontalmente nella membrana, senza però passare da uno strato all'altro. I fosfolipidi fungono da barriera sia per gli ioni sia per le molecole idrofile, che possono attraversare la membrana solo lungo specifici canali (v. a pag. 52).

Il colesterolo

Il **colesterolo** è immerso nella membrana e **conferisce al doppio strato maggiore stabilità e resistenza** e al tempo stesso minore fluidità.

I glicolipidi

I **glicolipidi** si trovano soprattutto immersi nello strato esterno della membrana; **regolano la comunicazione tra cellule**.

■ Proteine

Le proteine
di membrana

Numerose proteine (**proteine di membrana**) sono immerse nel doppio strato fosfolipidico o sono attaccate alla sua superficie (alcune proteine sono legate a carboidrati e prendono il nome di glicoproteine).

Si definiscono **proteine estrinseche** (o **periferiche**) quelle che sono **inserite solo in uno dei due strati**; sono dette **proteine intrinseche** (o **integrali**) le proteine **completamente immerse nel doppio strato**.

Come i fosfolipidi, anche le proteine sono libere di scorrere orizzontalmente nel doppio strato lipidico. Dalla diversa disposizione delle proteine sui due lati della membrana deriva l'asimmetria dei due strati. **Le proteine svolgono un ruolo**

di **catalizzatori chimici (enzimi)**, regolano il movimento delle molecole idrosolubili attraverso la membrana, riconoscono e legano alcune molecole del liquido extracellulare.

■ Carboidrati

I carboidrati sono presenti soprattutto nella membrana delle cellule eucarioti e sono legati ai lipidi (glicolipidi) o alle proteine (glicoproteine).

3.3 Il nucleo

Il **nucleo** è una struttura esclusiva delle cellule eucarioti. Ha forma pressoché sferica, **contiene il materiale genetico** (cioè l'acido desossiribonucleico, o DNA) ed è **il centro di controllo, che programma e coordina le varie attività della cellula**. È formato da tre componenti fondamentali: la membrana nucleare, la cromatina e uno o più nucleoli.

La **membrana nucleare separa il nucleo dal citoplasma** ed è formata da due membrane a doppio strato lipidico, ciascuna perforata da sottili pori. Questi regolano il passaggio delle grosse molecole, in particolare proteine e RNA, tra il nucleo e il citoplasma; acqua, ioni e piccole molecole possono invece attraversarli liberamente.

La **materia liquida interna al nucleo è il plasma nucleare**, composto da una soluzione acquosa contenente ioni, enzimi, ribosomi e prodotti intermedi della sintesi di DNA e RNA.

La **cromatina** è una sostanza dall'aspetto granulare, composta da lunghe molecole di DNA associate a proteine (il termine cromatina, che significa "sostanza colorata", risale ai primi studi sul nucleo cellulare, quando, trattando la cellula con coloranti specifici, alcune regioni del nucleo risultavano maggiormente colorate). Durante la divisione cellulare (quando le informazioni genetiche sono duplicate per essere trasmesse dalla cellula madre alla cellula figlia, v. cap. 6) la cromatina si addensa e forma strutture compatte a forma di bastoncelli, i **cromosomi** ("corpi colorati"). Questi sono abbastanza grandi per essere osservati anche al microscopio ottico.

Nel nucleo sono presenti anche uno o più **nucleoli** ("piccoli nuclei"), **corpuscoli di forma tondeggianti preposti alla sintesi dell'RNA ribosomiale**. Questo tipo di RNA si lega a determinate proteine prodotte nel citoplasma per formare le due subunità costitutive dei **ribosomi**, organuli che svolgono un ruolo importante nella sintesi delle proteine (v. par. 3.4). I nucleoli scompaiono durante la divisione cellulare, in cui si verifica un rallentamento della sintesi di ribosomi;

Funzione del nucleo

La membrana nucleare

Il plasma nucleare

La cromatina

I cromosomi

I nucleoli

quando la cellula poi ritorna alle sue funzioni abituali, il materiale del nucleolo, momentaneamente disperso nel nucleolo, si organizza nuovamente in un corpuscolo sferico.

3.4 Il citoplasma

Composizione

Il **citoplasma** è composto da una parte viscosa e molto fluida, il **citosol**, costituito di acqua (che rappresenta il 75-85% del peso totale della cellula), da **sostanze inorganiche** dissociate in forma ionica (soprattutto ioni K^+ , Na^+ , Ca^{++} e Mg^{++}) e da **diverse molecole organiche** (tra cui proteine con funzione enzimatica o strutturale).

Strutture citoplasmatiche

Nel citoplasma delle cellule eucarioti sono incluse numerose **strutture citoplasmatiche** di vario tipo, che svolgono funzioni ben precise (nei procarioti le attività cellulari sussistono, ma non sono svolte da strutture distinte). Talune di queste strutture (**dette anche organuli**) sono delimitate da una membrana strutturata come la membrana plasmatica, ma con modificazioni nel tipo e nel numero di fosfolipidi e proteine che permettono loro di svolgere particolari funzioni. Nella cellula eucariote animale le strutture citoplasmatiche comprendono:

- reticolo endoplasmatico;
- apparato di Golgi;
- mitocondri;
- centrioli;
- ribosomi;
- lisosomi;
- citoscheletro;
- ciglia e flagelli.

Il reticolo endoplasmatico

Il **reticolo endoplasmatico** è una complessa rete di **tubuli, sacchi e canali comunicanti**, che si aprono a livello della membrana nucleare. Il reticolo endoplasmatico è di due tipi: il **tipo ruvido** è un proseguimento della membrana nucleare e porta sulla superficie esterna milioni di minuscoli granuli, detti **ribosomi, legati alla sintesi delle proteine**; il **tipo liscio** è privo di ribosomi ed è **responsabile della sintesi dei lipidi**. Lo spazio compreso tra le membrane ripiegate di entrambi i tipi di reticolo endoplasmatico è infine utilizzato per immagazzinare e trasferire molecole da un punto all'altro della cellula.

I ribosomi

I **ribosomi** sono la sede della **sintesi proteica**, cioè l'assemblaggio degli amminoacidi per formare proteine. Sono costituiti da due subunità di dimensioni diseguali, formate da acido ribonucleico (RNA) e proteine. Possono essere associati al reticolo endoplasmatico ruvido (in questo caso sintetizzano proteine destinate a essere secrete fuori dalla cellula) oppure liberi nel citoplasma (sintetizzano proteine che la cellula trattiene al suo interno).

L'**apparato di Golgi** è costituito da tubuli appiattiti al centro e rigonfi alle estremità, impilati l'uno sull'altro e terminanti a fondo cieco, dove vengono modificati e accumulati materiali vari (ormoni, proteine, lipidi), che verranno trasportati in altre parti della cellula o espulsi. A questo scopo, dalle estremità delle sacche appiattite si staccano piccole **vescicole** che migrano verso la membrana plasmatica e si fondono con essa; il contenuto delle vescicole viene così riversato all'esterno.

L'apparato di Golgi

I **lisosomi** sono vescicole che derivano dall'apparato di Golgi e **contengono enzimi idrolitici** (capaci di demolire proteine e lipidi). La cellula utilizza i lisosomi per riciclare parti usurate di organuli o per "digerire" un'intera cellula (per esempio, un batterio).

I lisosomi

I **mitocondri** sono organuli tondeggianti od ovoidali, delimitati da una doppia membrana; quella interna è ripiegata su se stessa, in modo da formare dei setti (**creste mitocondriali**) che aumentano la superficie interna dell'organulo. Lo spazio racchiuso dalla membrana interna è la matrice, mentre quello compreso tra le due membrane è lo spazio intermembranico. **Nei mitocondri avviene la respirazione cellulare** (v. cap. 4), mediante la quale viene estratta energia dalle sostanze nutritive (zuccheri e grassi) in seguito alla loro ossidazione e alla conseguente demolizione fino a diossido di carbonio e acqua. L'energia ricavata da questo processo viene immagazzinata sotto forma di molecole di ATP; al momento opportuno l'idrolisi dell'ATP rende disponibile l'energia necessaria alla cellula per svolgere le sue attività. Per questo motivo hanno un maggior numero di mitocondri le cellule con un elevato metabolismo (per esempio, le cellule muscolari); ne sono privi invece i globuli rossi. **Una peculiarità dei mitocondri è la capacità di autoreplicarsi**, consentita dalla presenza di un DNA mitocondriale, ribosomi e tutte le molecole necessarie alla duplicazione dell'informazione genetica. I mitocondri infatti vivono solo alcuni giorni e devono perciò essere continuamente prodotti (ciò avviene mediante il distacco dal mitocondrio primitivo di vescicole con una doppia membrana contenenti il DNA mitocondriale).

I mitocondri

Gli organuli sono avvolti e sostenuti da fibre di natura proteica che formano una rete, il citoscheletro. Il citoscheletro inoltre fornisce sostegno alle cellule prive di una parete rigida e hanno parte attiva nella divisione cellulare e nei movimenti degli organuli e dell'intera cellula. Il citoscheletro **non è una struttura rigida e permanente**, poiché le fibre che lo costituiscono vengono continuamente as-

Il citoscheletro

semblate e smontate. Queste sono distinte in tre gruppi in base alle loro dimensioni: i microfilamenti (5-7 nm di diametro), i filamenti intermedi (8-10 nm di diametro) e i microtubuli, tubuli cavi del diametro di circa 25 nm, che costituiscono anche i centrioli, le ciglia e i flagelli.

I centrioli

I **centrioli** sono strutture cave di forma cilindrica, costituiti da 9 triplette fuse di microtubuli, che si trovano in tutte le cellule animali (due per cellula) e in poche cellule vegetali. I centrioli **intervengono durante la divisione cellulare** per ripartire correttamente i cromosomi nelle due cellule figlie.

Ciglia e flagelli

Le **ciglia** e i **flagelli** sono appendici filiformi e mobili con identica struttura: 9 coppie di microtubuli saldati a formare un anello intorno a due microtubuli centrali. Si distinguono per la lunghezza e il numero in cui sono presenti sulla membrana plasmatica: le ciglia sono numerose e corte (10-25 μm), i flagelli sono pochi e lunghi (50-75 μm). I loro movimenti coordinati **muovono la cellula nell'ambiente circostante o creano delle correnti nel liquido extracellulare** che provocano un flusso costante delle particelle sospese.

3.5 La cellula vegetale

La cellula vegetale possiede alcune strutture esclusive, tra cui una parete cellulare e organuli quali i plastidi (comprendenti i cloroplasti) e i vacuoli (v. fig. 3.3).

La parete cellulare

La **parete cellulare** è una struttura esterna alla membrana plasmatica ed è costituita per la massima parte da polisaccaridi, soprattutto cellulosa. Essa **conferisce sostegno e forma alla cellula vegetale**.

I plasmodesmi

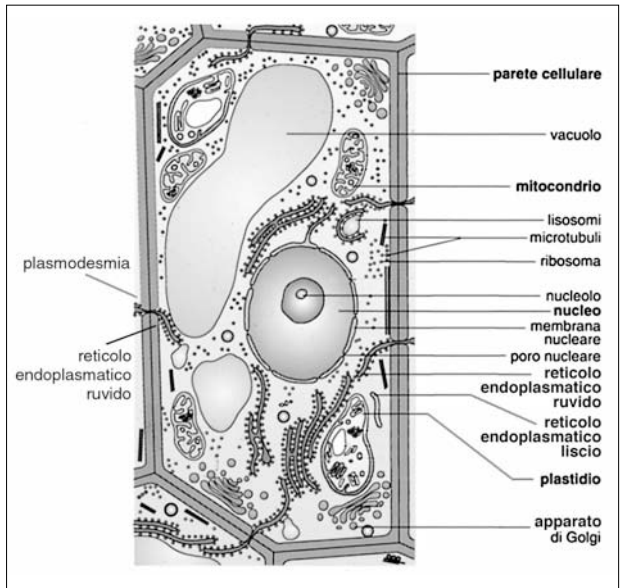
I **plasmodesmi** sono giunzioni cellulari tipiche delle cellule vegetali: sono canali di citoplasma rivestiti di membrana che attraversano le pareti di due cellule vicine e permettono il passaggio diretto di alcune molecole.

I plastidi

I **plastidi** sono organuli avvolti da una doppia membrana, distinti in cloroplasti, cromoplasti e leucoplasti in base al loro colore.

I cloroplasti

I **cloroplasti** provvedono al rifornimento dell'energia necessaria alla cellula: ciò avviene per cattura dell'energia solare mediante il processo di fotosintesi (v. cap. 4), operato da un pigmento verde, la **clorofilla**, presente in un complesso sistema di membrane (**tilacoidi**) contenuto nel citoplasma (**stroma**); le membrane dei tilacoidi sono impilate l'una sull'altra a formare delle pile (grani). L'energia solare catturata viene utilizzata da altre molecole per sintetizzare glucosio a partire da diossido di carbonio e acqua. Come i

Figura 3.3*La cellula vegetale.*

mitocondri, anche i cloroplasti contengono ribosomi e un proprio DNA.

I **cromoplasti** contengono il pigmento rosso-arancione carotene; sono presenti nei fiori e nei frutti e servono ad attirare gli insetti per consentire l'impollinazione. I cromoplasti

I **leucoplasti** sono privi di pigmenti e perciò bianchi; si trovano per esempio nei tuberi, dove **immagazzinano sostanze di riserva** come l'amido, che deriva dalla trasformazione degli zuccheri prodotti dalla fotosintesi. I leucoplasti

I **vacuoli** sono **cavità nelle quali si accumulano acqua, prodotti di rifiuto o sostanze nutritive**. Le cellule vegetali spesso presentano un unico, grosso vacuolo centrale ripieno d'acqua, che occupa fino al 90% dello spazio interno e che, premendo sulla membrana plasmatica, contribuisce a mantenere turgida la cellula. I vacuoli

3.6 Il differenziamento delle cellule negli organismi pluricellulari

Negli organismi unicellulari l'unica cellula deve svolgere da sola tutte le funzioni necessarie all'organismo. Perciò le modificazioni di forma sono transitorie (legate a situazioni am-

bientali) e reversibili. Soltanto **negli organismi pluricellulari le varie cellule sono differenziate**, in quanto assumono forme molto diverse, rispondenti a funzioni altamente specializzate.

Il differenziamento cellulare è un processo irreversibile: la cellula che si differenzia perde la possibilità di assumere altre specializzazioni e la capacità di compiere alcune funzioni proprie delle cellule in generale (per esempio, le cellule nervose non si riproducono). In alcuni casi possono scomparire certe strutture (per esempio, nel sangue le cellule che costituiscono i globuli rossi maturi sono prive di nucleo, mitocondri e ribosomi). Al tempo stesso le cellule differenziate acquistano funzioni e strutture nuove (i globuli rossi accumulano grandi quantità della proteina emoglobina, capace di trasportare ossigeno).

Interazione
tra le cellule

Per il buon funzionamento dell'organismo pluricellulare diventa perciò **indispensabile che le cellule interagiscano continuamente tra loro** e svolgano azioni coordinate. La comunicazione tra cellule può avvenire tramite siti di contatto specializzati detti **giunzioni comunicanti**: queste possono essere, per esempio, le *sinapsi* chimiche tra le cellule nervose, i *plasmodesmi* tra le cellule vegetali, le **giunzioni strette**, tipiche dei tessuti epiteliali e le **giunzioni gap**, tipiche del tessuto cardiaco e formate da subunità di proteine che possono aprirsi o chiudersi per regolare il passaggio di piccole molecole. A tale scopo le cellule che si sono specializzate per svolgere la stessa funzione si associano formando i **tessuti**; a loro volta i tessuti si uniscono per costituire un **organo** in grado di svolgere una determinata funzione; più organi possono unirsi in un apparato o un sistema e cooperare per svolgere una funzione complessa: un **apparato** è un insieme di organi molto diversi tra loro per il tipo di tessuto che li costituisce. Per esempio, il naso e il polmone nel caso dell'apparato respiratorio. Un **sistema**, invece, è formato da organi costituiti dallo stesso tipo di tessuto. Per esempio, il cervello e i nervi sono formati da tessuto nervoso, per cui si parla di sistema nervoso.

Tessuti e organi

Apparati e sistemi

Ogni apparato e ogni sistema svolgono una funzione specifica, ma il loro lavoro è integrato per mantenere l'interno del corpo nelle condizioni necessarie alla vita e al funzionamento delle cellule e consentire così la sopravvivenza dell'organismo.

GLOSSARIO

Apparato e sistema

Insieme di organi che svolgono una stessa funzione.

Cellula

Unità strutturale e funzionale degli organismi viventi.

Cellula eucariote

Cellula in cui il materiale genetico è riunito in un nucleo ben distinto; sono formati da cellule eucarioti i protisti, i funghi, le piante e gli animali.

Cellula procariote

Cellula il cui materiale genetico non è riunito in un nucleo ben distinto; sono formati da cellule procarioti tutti i batteri.

Citoplasma

Porzione della cellula contenuta entro la membrana plasmatica e che circonda il nucleo; comprende numerose strutture (dettagliate citoplasmatiche) e il citosol.

Differenziamento cellulare

Processo tipico degli organismi pluricellulari, attraverso il quale le cellule sviluppano forme definitive diverse, corrispondenti a funzioni altamente specializzate.

Membrana plasmatica

Involucro esterno di una cellula, semipermeabile, costituito da due strati di fosfolipidi nei quali sono inglobate molecole proteiche.

Nucleo

Parte della cellula che contiene l'informazione genetica (DNA) e che regola le funzioni cellulari.

Organo

Insieme di tessuti specializzati nello svolgimento di una stessa funzione.

Tessuto

Raggruppamento di cellule simili che svolgono lo stesso tipo di funzione.

TEST DI VERIFICA

1 Gli eucarioti si differenziano dai procarioti perché:

- a** solo loro hanno il materiale genetico;
- b** hanno la membrana nucleare e un maggior numero di organuli;
- c** possiedono la parete cellulare;
- d** possono muoversi autonomamente.

2 Sono eucarioti tutti gli organismi, tranne:

- a** gli animali;
- b** le piante;
- c** i batteri;
- d** i funghi.

3 I ribosomi:

- a** sono la centrale energetica della cellula;
- b** demoliscono gli organuli danneggiati;
- c** sintetizzano proteine;
- d** si trovano solo nelle cellule vegetali.

4 Il nucleo della cellula:

- a** contiene solo DNA;
- b** è circondato da una membrana che non lascia passare nessuna molecola;
- c** è assente nelle cellule vegetali, nelle quali la sua funzione è svolta dai cloroplasti;
- d** controlla le attività cellulari.

5 Quali sono i fattori che regolano le dimensioni di una cellula?**6 Che cosa afferma la teoria cellulare?****7 Cos'è il modello a mosaico fluido della membrana plasmatica?****8 Quali caratteristiche hanno i mitocondri e i cloroplasti?****R**

1 b; 2 c; 3 c; 4 d; 5 v. par. 3.1; 6 v. a p. 40; 7 v. par. 3.2; 8 v. par. 3.4 e 3.5.

4 L'attività della cellula

*La cellula è un “sistema aperto”, che preleva dall’ambiente esterno le sostanze nutritive e vi immette i prodotti di rifiuto. Il passaggio di materiali avviene attraverso la membrana plasmatica: essa partecipa attivamente alle reazioni cellulari regolando il **trasporto di sostanze da e verso la cellula**. La cellula deve **prelevare dall’ambiente anche l’energia necessaria** per attivare tutte le reazioni: questa può essere energia chimica, contenuta negli alimenti e liberata attraverso la **respirazione cellulare** e la **fermentazione**, oppure energia solare, utilizzata attraverso la **fotosintesi**. La fotosintesi è l’unico sistema a disposizione degli esseri viventi **in grado di trasformare l’energia solare in energia chimica**, direttamente utilizzabile dalle cellule per svolgere tutti i loro processi metabolici. Gli **organismi eterotrofi** devono procurarsi il glucosio (combustibile per la sintesi di ATP) nutrendosi degli **organismi autotrofi** (piante, alghe, alcuni batteri): questo rapporto di dipendenza è alla base delle catene alimentari della biosfera. Inoltre la fotosintesi libera come sottoprodotto l’ossigeno, utilizzato da tutti gli esseri viventi per la respirazione.*

4.1 Il trasporto dei materiali attraverso la membrana plasmatica

Per soddisfare le sue esigenze biologiche di adattamento all’ambiente e di riproduzione, la cellula deve introdurre al suo interno i materiali che le servono per la nutrizione e la respirazione e, al tempo stesso, eliminare i prodotti di rifiuto (escrezione).

Il passaggio di materiali tra l’ambiente interno della cellula e l’ambiente extracellulare è regolato dalla membrana plasmatica. Il suo doppio strato lipidico costituisce una barriera invalicabile per la maggior parte delle grosse molecole biologiche – che sono polari e idrosolubili – e degli ioni, per consentire il passaggio delle grosse molecole e degli ioni necessari alla vita della cellula, intervengono le proteine della membrana, alcune delle quali formano pori o canali, mentre altre sono dotate di siti di legame per specifiche molecole. **Per le sue caratteristiche selettive riguardo il passaggio di molecole e ioni, la membrana plasmatica viene detta semipermeabile.**

Il passaggio delle sostanze attraverso la membrana può avvenire secondo due meccanismi: il primo non implica consumo di energia e viene detto trasporto passivo; il secondo

Funzione
della membrana
plasmatica

comporta consumo di energia da parte della cellula e si distingue in trasporto attivo, endocitosi ed esocitosi.

■ Il trasporto passivo

Il trasporto passivo è il movimento di sostanze in soluzione attraverso la membrana che non richiede dispendio di energia da parte della cellula. La membrana non interferisce sulla direzione del movimento delle particelle, poiché questo avviene grazie all'esistenza di **gradienti**, cioè di differenze di concentrazione: le particelle si muovono spontaneamente da zone ad alta concentrazione a zone a bassa concentrazione, quali quelle esistenti rispettivamente all'esterno e all'interno della membrana stessa (il movimento procede fino all'instaurarsi di condizioni di equilibrio). In altre parole, **il movimento delle particelle avviene sfruttando l'energia potenziale dovuta alla presenza del gradiente di concentrazione.**

Esistono tre forme di trasporto passivo: la diffusione semplice, la diffusione facilitata e l'osmosi.

La diffusione semplice è il movimento di gas o molecole liposolubili attraverso il doppio strato fosfolipidico della membrana plasmatica. La velocità di diffusione è influenzata dalla concentrazione della sostanza che diffonde, dalla temperatura e dalla pressione. La diffusione prosegue finché non viene annullato il gradiente di concentrazione, quando cioè la concentrazione del gas o della molecola diventa uguale ai due lati della membrana.

La diffusione facilitata è il trasporto di ioni, amminoacidi e monosaccaridi mediato da proteine della membrana. Alcune di queste (**proteine canale**) possono formare dei canali permanenti attraverso la membrana. Altre proteine (**trasportatori**) possiedono dei siti di legame specifici per determinate molecole; una volta avvenuto il legame, il trasportatore modifica la propria forma e, di conseguenza, la molecola legata viene trasferita e liberata dall'altro lato della membrana. Poiché la membrana plasmatica ha un numero limitato di trasportatori, la velocità della diffusione facilitata è minore di quella della diffusione semplice.

L'osmosi è la diffusione dell'acqua attraverso la membrana plasmatica. Il passaggio dell'acqua è consentito dalla presenza di pori formati dall'assemblaggio di un certo numero di proteine intrinseche. L'osmosi termina quando viene raggiunto l'equilibrio osmotico: in queste condizioni, la velocità del flusso d'acqua ai due lati della membrana plasmatica è uguale nei due sensi e non vi è più un passaggio netto di molecole da un lato all'altro.

Trasporto senza consumo di energia

La diffusione semplice

La diffusione facilitata

L'osmosi

Reversibilità
del trasporto
passivo

Le tre forme di trasporto passivo, dipendendo da differenze (gradienti) di concentrazione, **sono reversibili**, cioè avvengono in un senso o nell'altro a seconda del gradiente.

Trasporto
con consumo
di energia

■ Il trasporto attivo

Il **trasporto attivo** è il movimento di materiali attraverso la **membrana plasmatica contro il gradiente di concentrazione** (cioè da zone a bassa concentrazione a zone ad alta concentrazione) e **con consumo di energia da parte della cellula**. Le sostanze trasportate dall'interno all'esterno possono essere prodotti di rifiuto (la cui presenza, anche in quantità piccolissime, potrebbe danneggiare la cellula); quelle trasportate dall'esterno all'interno sono sostanze nutritive presenti in bassa concentrazione nell'ambiente extracellulare e ioni che devono essere presenti nella cellula a concentrazioni inferiori rispetto a quelle del liquido extracellulare.

Le pompe

Il trasporto attivo è regolato da proteine intrinseche della membrana (chiamate **pompe** perché spostano molecole **contro** il gradiente di concentrazione), provviste di siti di legame per una molecola specifica da trasportare e per l'ATP (v. tab. 1.6 e par. 2.5). L'idrolisi (scissione) dell'ATP fornisce l'energia necessaria alla proteina trasportatrice per cambiare forma e trasportare la molecola attraverso la membrana. Una volta liberata la molecola, la proteina trasportatrice riacquista la configurazione originaria.

L'endocitosi e l'esocitosi sono due forme di trasporto attivo alle quali la cellula ricorre se le sostanze che deve introdurre o eliminare sono interi batteri o macromolecole molto grandi.

Endocitosi

L'endocitosi è il trasporto di materiali all'interno della cellula per mezzo di vescicole. La cellula circonda la particella da introdurre con la sua membrana plasmatica, fino a inglobarla in una **vescicola** che poi si fonde con un lisosoma (v. par. 3.4); all'interno di quest'ultimo la particella assunta viene demolita dagli enzimi proteolitici. L'endocitosi rappresenta il metodo di assunzione degli alimenti di alcuni protozoi come l'ameba. In questo caso il processo prende il nome di **fagocitosi**: l'ameba circonda l'alimento con prolungamenti del citoplasma detti **pseudopodi**, quindi lo ingloba e lo digerisce servendosi dei propri lisosomi. Anche i globuli bianchi del sangue ricorrono alla fagocitosi per inglobare e distruggere batteri e altri corpi estranei.

Esocitosi

L'esocitosi è il trasporto di materiali al di fuori della cellula. In pratica, è l'opposto dell'endocitosi: le sostanze che devono essere rimosse dalla cellula vengono racchiuse in un

vacuolo, che si sposta fino alla periferia della cellula in modo da fondersi con la membrana plasmatica.

4.2 Le vie metaboliche

Il **metabolismo** è l'insieme delle reazioni chimiche che avvengono nella cellula. Nel metabolismo si distinguono due fasi: il **catabolismo** (comprendente tutte le reazioni di demolizione delle molecole fornite dall'ambiente sotto forma di sostanze nutritive) e l'**anabolismo** (comprendente tutte le reazioni di sintesi delle macromolecole biologiche e il lavoro cellulare come il movimento, la divisione, il trasporto attraverso la membrana).

Le **reazioni cataboliche sono reazioni esoergoniche** in quanto avvengono con liberazione di parte dell'energia contenuta nei legami chimici delle molecole demolite. Al contrario, le **reazioni anaboliche sono reazioni endoergoniche**, cioè avvengono con consumo di energia. L'energia necessaria per tutte le reazioni deriva dall'energia chimica dei legami presenti nelle molecole delle sostanze alimentari o dall'energia radiante proveniente dal Sole.

Le reazioni del metabolismo sono spesso raggruppate in vie metaboliche. Per **via metabolica** si intende una **sequenza di reazioni controllate da enzimi, concatenate in modo tale che i prodotti di alcune di tali reazioni fungono da reagenti per altre**. Le vie metaboliche principali sono la **fotosintesi** (v. par. 4.3), attraverso la quale l'energia solare viene catturata e immagazzinata come energia chimica, e la **glicolisi** (v. par. 4.4), completata dalla **respirazione cellulare** o dalla **fermentazione**, attraverso cui l'energia chimica viene estratta e resa disponibile alle cellule. La fotosintesi è svolta dagli **organismi autotrofi** (le piante, le alghe e alcuni batteri), che sono cioè in grado di produrre le proprie sostanze alimentari a partire da sostanze inorganiche semplici. Gli **organismi eterotrofi**, invece, per il loro fabbisogno alimentare dipendono dai materiali organici elaborati e sintetizzati dagli organismi autotrofi (sono organismi eterotrofi i funghi, gli animali e la maggior parte dei batteri).

Esistono altre vie metaboliche, sfruttate soprattutto dai batteri, che utilizzano come fonti d'energia il metano (metanobatteri), composti dello zolfo (solfobatteri), dell'azoto (batteri nitrificanti) e del ferro (ferrobatteri). Tra i batteri nitrificanti ricordiamo i nitrosobatteri (per esempio, il *Nitrosomonas*), che trasformano lo ione ammonio (NH_4^+) in nitrito (NO_2^-), e i nitrobatteri (per esempio, il *Nitrobacter*), che trasformano il nitrito in nitrato (NO_3^-), direttamente uti-

Il metabolismo e le sue fasi

Metabolismo e consumo di energia

Le vie metaboliche

Organismi autotrofi ed eterotrofi

lizzabile dalle piante che lo incorporano in molecole biologiche.

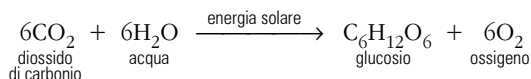
4.3 La fotosintesi

La fotosintesi è il processo attuato dagli organismi autotrofi per produrre glucosio a partire da acqua e diossido di carbonio (anidride carbonica), utilizzando come fonte di energia la luce solare assorbita da un particolare pigmento fotosensibile, la clorofilla.

La clorofilla

La fotosintesi si svolge all'interno dei cloroplasti (v. fig. 4.1 e par. 3.5), nei quali si trovano due varietà del pigmento verde clorofilla, la clorofilla a e la clorofilla b, sensibili a due lunghezze d'onda leggermente diverse. Entrambi i tipi di clorofilla sono in grado di assorbire la luce blu e quella rossa, mentre non assorbono la luce verde e quella gialla, che vengono riflesse (è per questo che le cellule contenenti i cloroplasti appaiono di colore verde).

La reazione complessiva della fotosintesi è schematizzabile nella formazione di 1 molecola di glucosio (con legami ricchi di energia) e di 6 molecole di ossigeno a partire da 6 molecole di diossido di carbonio e 6 molecole di acqua:



Il meccanismo attraverso il quale si compie la fotosintesi può essere scisso in due fasi distinte (**fase luminosa** e **fase oscura**), ciascuna costituita da una complessa serie di reazioni catalizzate da enzimi. Queste fasi sono collegate tra loro e avvengono in due punti diversi del cloroplasto.

■ Reazioni della fase luminosa

Nella fase luminosa la luce assorbita dalla clorofilla viene utilizzata come fonte di energia per rompere le molecole di acqua e per sintetizzare ATP (da ADP) e NADPH (da NADP⁺). La clorofilla, alcuni pigmenti accessori e molecole traspor-

Figura 4.1
Struttura dell'interno di un cloroplasto (a sinistra) e di un grano (a destra).

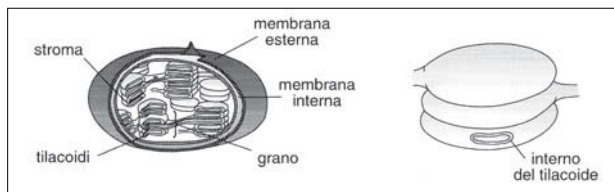
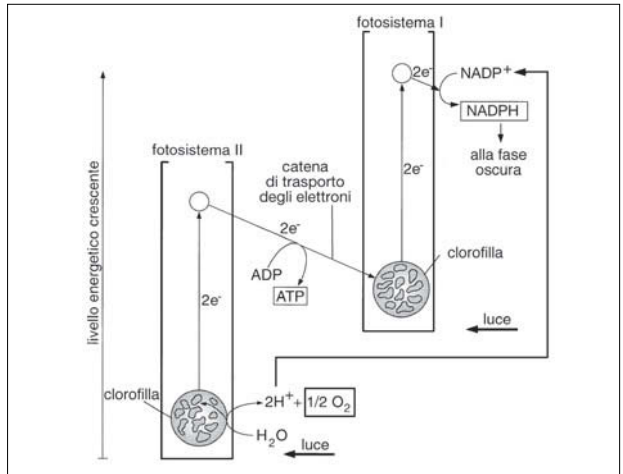


Figura 4. 2
Schema dei
fotosistemi I e II.



tatrici di elettroni sono disposti sulle membrane dei tilacoidi a formare due raggruppamenti, il **fotosistema I** e il **fotosistema II** (v. fig. 4.2). L'energia luminosa "catturata" dai pigmenti del fotosistema II viene trasferita a una particolare molecola di clorofilla, che costituisce il **centro reattivo**. La clorofilla-centro reattivo viene "eccitata" e perde un suo elettrone che entra nella catena dei trasportatori di elettroni. Il flusso dell'elettrone lungo la catena dei trasportatori fornisce l'energia necessaria per la sintesi di ATP da ADP.

Anche il fotosistema I viene raggiunto dall'energia solare e la clorofilla-centro reattivo perde un elettrone; questo va alla catena dei trasportatori di elettroni del fotosistema I, il cui ultimo accettore è una molecola di $NADP^+$ (nicotinamide-adenin-dinucleotide fosfato; v. a p. 24, tab. 1.6). Ciascuna molecola di $NADP^+$ si lega a due elettroni e a uno ione idrogeno (proveniente dalla dissociazione dell'acqua), formando NADPH, un trasportatore ricco di energia. In seguito alla dissociazione dell'acqua, si libera ossigeno.

■ Reazioni della fase oscura

Nella fase oscura, gli enzimi presenti nello stroma utilizzano l'energia chimica contenuta nell'ATP e nel NADPH per ridurre (o fissare) il diossido di carbonio a glucosio. Le reazioni di questa fase, che possono avvenire anche in assenza di luce, costituiscono il **ciclo di Calvin-Benson**, dal nome degli scopritori.

Il ciclo di Calvin-Benson

Durante il ciclo di Calvin-Benson, una molecola di ribulosio difosfato (RuBP), uno zucchero a 5 atomi di carbonio già presente nel cloroplasto grazie a precedenti reazioni, si lega con una molecola di diossido di carbonio, CO_2 , formando un composto a 6 atomi di carbonio molto instabile. Quest'ultimo reagisce con una molecola d'acqua, producendo due molecole di acido fosfoglicerico (PGA), un composto a 3 atomi di carbonio cui è legato un gruppo fosfato. Successivamente, il PGA viene trasformato in fosfogliceraldeide (PGAL) nel corso di una reazione che richiede NADPH e ATP provenienti dalla fase luminosa.

Iniziando il ciclo di Calvin-Benson con 6 molecole di RuBP, si ottengono 12 molecole di PGAL: di queste, 10 sono utilizzate per rigenerare il RuBP che verrà impiegato in un nuovo ciclo, mentre 2 si combinano a formare una molecola di glucosio.

Alla fine del ciclo i trasportatori ATP e NADPH si sono "esauriti", trasformati rispettivamente in ADP e NADP^+ , e tornano alle reazioni della fase luminosa per essere nuovamente "caricati".

Il glucosio può essere demolito nel corso della respirazione cellulare (v. a p. 59), oppure può essere convertito in lipidi o altri costituenti della cellula, o, ancora, immagazzinato sotto forma di amido o trasformato in cellulosa.

Nella figura 4.3 viene fornito uno schema riassuntivo delle reazioni della fase luminosa e della fase oscura della fotosintesi.

4.4 La liberazione dell'energia

Tutti gli organismi, sia autotrofi sia eterotrofi, **ottengono l'energia necessaria** al proprio metabolismo **liberando l'energia chimica contenuta nei legami delle sostanze alimentari e trasformandola nei legami altamente energetici dell'ATP**. La successiva demolizione dell'ATP porta alla liberazione graduale di energia, che la cellula può utilizzare per attivare le sue reazioni. La fonte primaria di energia per la cellula è quella accumulata come energia chimica nei legami del glucosio.

La glicolisi è l'insieme delle reazioni che demoliscono una molecola di glucosio fino a formare 2 molecole di acido piruvico, un composto a 3 atomi di carbonio. La glicolisi avviene nel citoplasma della cellula senza richiedere l'intervento di ossigeno: utilizzando l'energia di 2 molecole di ATP viene liberata energia sufficiente a trasformare 4 molecole di ADP in altrettante di ATP. Inoltre si liberano 4 ioni idrogeno che si legano a 2 molecole di NAD^+ per formare NADH (un trasportatore di elettroni ricco di energia, che verrà utilizza-

La glicolisi

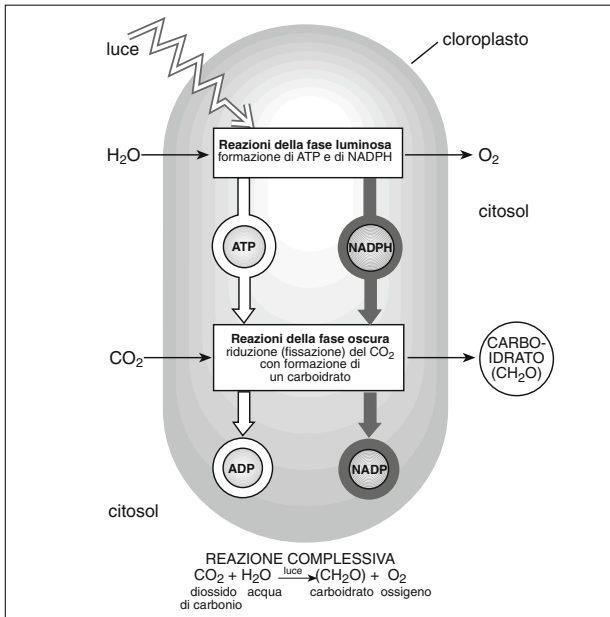


Figura 4.3
Schema riassuntivo
delle reazioni
della fase luminosa
e della fase oscura
della fotosintesi.

to nelle reazioni successive). In sintesi durante la glicolisi:



(in termini di ATP il bilancio netto è di 2ATP prodotti).

A questo punto l'acido piruvico può essere ulteriormente demolito in presenza di ossigeno mediante la respirazione cellulare o, in assenza di ossigeno, con la fermentazione.

■ La respirazione cellulare

La respirazione cellulare è un processo aerobico che comporta la formazione di ATP e la completa degradazione dell'acido piruvico fino ad acqua e diossido di carbonio. Avviene nei mitocondri (v. par. 3.4) e comprende 3 sistemi interdipendenti di reazioni: 1. trasformazione dell'acido piruvico in acetil-CoA; 2. ciclo di Krebs; 3. sistema di trasporto degli elettroni (fig. 4.4).

1. L'acido piruvico entra nei mitocondri, dove si trasforma in acetaldeide, un composto a 2 atomi di carbonio; il carbonio rimosso viene liberato sotto forma di diossido di carbonio (eliminato dalla cellula come prodotto di rifiuto) men-

Dall'acido piruvico
all'acetil-CoA

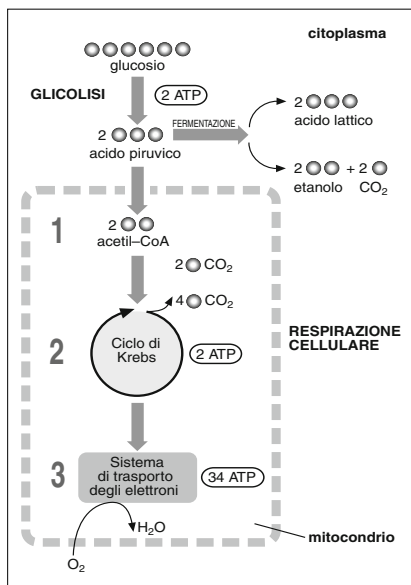


Figura 4.4

Schema riassuntivo del metabolismo del glucosio. L'acido piruvico prodotto nella glicolisi può essere utilizzato, in assenza di ossigeno, nella fermentazione, oppure, in presenza di ossigeno, nella respirazione cellulare, che si compie in tre stadi:
1. trasformazione dell'acido piruvico in acetil-CoA;
2. ciclo di Krebs;
3. sistema di trasporto degli elettroni.

tre gli ioni idrogeno si legano a molecole di NAD^+ formando NADH . L'acetaldeide si lega al coenzima A (CoA) costituendo il complesso acetil-CoA: in pratica, da 2 molecole di acido piruvico si formano 2 acetil-CoA.

2. L'acetil-CoA entra nel ciclo di Krebs, o ciclo dell'acido citrico (v. riquadro a fronte), nel corso del quale vengono liberati 2 atomi di carbonio sotto forma di diossido di carbonio, viene prodotta 1 molecola di ATP, 1 coppia di ioni idrogeno si lega al trasportatore FAD (flavin-adenin-dinucleotide), che diventa FADH_2 , mentre altre 3 si legano al NAD^+ , che diventa NADH . Nel corso delle reazioni alle quali prende parte il coenzima A non subisce modificazioni, per cui al termine del ciclo di Krebs viene liberato e reso disponibile per legarsi a un'altra molecola di acetaldeide.

3. Il NADH e il FADH_2 entrano nella catena di trasporto degli elettroni, costituita da una serie di proteine (citocromi), ordinate sulle creste dei mitocondri. Gli elettroni degli atomi di idrogeno vengono "trasferiti" da un trasportatore all'altro cedendo progressivamente la loro energia, che verrà utilizzata per "pompare" ioni idrogeno nello spazio interno del mitocondrio. Il flusso di ioni idrogeno fornisce l'energia necessaria alla sintesi di ATP.

Il ciclo di Krebs

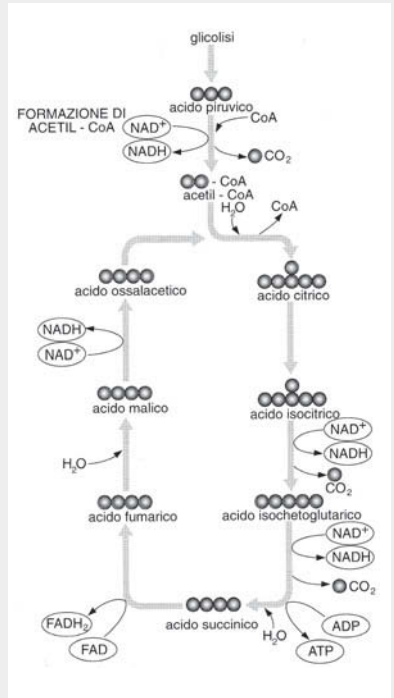
Il sistema di trasporto degli elettroni

IL CICLO DI KREBS

Il ciclo di Krebs consiste in una serie di reazioni in cui sono convogliati i prodotti della glicolisi, cioè della demolizione delle sostanze alimentari (zuccheri, grassi, proteine) per essere ulteriormente degradati fino ad acqua, H_2O , e diossido di carbonio, CO_2 , rendendo così disponibile per la cellula l'energia chimica dei loro legami (sotto forma di ATP). Tali prodotti, trasformati in acido piruvico, sono immessi nel ciclo sotto forma di acetil-coenzima A (o acetil-CoA), molecola ottenuta dall'unione di un gruppo acetilico (a 2 atomi di carbonio) con il coenzima A, presente all'interno dei mitocondri. Nella prima delle nove reazioni di cui si compone il ciclo, l'acetil-CoA reagisce con l'ossalacetato, formando un composto a 6 atomi di carbonio: l'acido citrico. Questo viene ossidato nel corso delle reazioni successive formando diversi composti intermedi, fino alla riformazione della molecola di ossalacetato che "chiude" un giro del ciclo. Le ossidazioni avvengono attraverso l'azione di coenzimi, detti anche trasportatori di elettroni, che vengono ridotti, ossia assumono gli elettroni carichi di energia provenienti dalla rottura dei legami. I coenzimi coinvolti sono principalmente NAD (nicotinammide-adenin-dinucleotide) e FAD (flavin-adenin-dinucleotide) i quali, riducendosi, diventano rispettivamente NADH e FADH.

Il bilancio energetico del ciclo di Krebs è di una sola molecola di ATP, essendo la maggior parte dell'energia contenuta

nelle molecole dei trasportatori di elettroni, che la renderanno disponibile per la cellula dopo essere stati ossidati a opera degli enzimi della cosiddetta catena respiratoria.



Alla fine della catena respiratoria gli elettroni, insieme ad altrettanti ioni idrogeno, si combinano con l'ossigeno per formare acqua.

Il rendimento energetico complessivo della respirazione cellulare a partire da 1 molecola di glucosio è di **38 molecole** energetico di ATP:

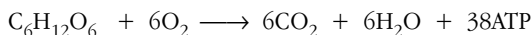
- 2 sono prodotte nella glicolisi;
- 2 nel ciclo di Krebs;
- 34 nel sistema di trasporto degli elettroni.

Tabella 4.1 Confronto tra fotosintesi e respirazione cellulare

	FOTOSINTESI	RESPIRAZIONE CELLULARE
reagenti	CO_2 e H_2O	$\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$ e O_2
prodotti	$\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$ e O_2	CO_2 e H_2O
energia	è assorbita	è liberata
equazione complessiva	$6\text{CO}_2 + 6\text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6\text{O}_2$	$\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6\text{O}_2 \rightarrow 6\text{CO}_2 + 6\text{H}_2\text{O}$

L'equazione generale della respirazione cellulare

L'equazione generale dell'intero processo è la seguente:



In un certo senso si può considerare la respirazione cellulare l'inverso della fotosintesi: i reagenti della respirazione cellulare sono infatti i prodotti finali della fotosintesi. Inoltre, mentre la fotosintesi è un processo endoergonico, la respirazione cellulare è complessivamente esoergonica (v. tab. 4.1).

■ La fermentazione

La fermentazione è un complesso di reazioni anaerobiche nel corso delle quali l'acido piruvico viene trasformato o in alcol etilico (o etanolo) e diossido di carbonio (fermentazione alcolica) o in acido lattico (fermentazione lattica). In entrambi i casi vengono impiegati atomi di idrogeno ed elettroni del NADH, che ritorna NAD^+ , nuovamente utilizzabile per la glicolisi.

La fermentazione è il modo con cui alcuni microrganismi (funghi e batteri) utilizzano per le proprie necessità energetiche sostanze organiche (zuccheri, ma anche proteine, acidi e alcoli). Ha un rendimento energetico molto inferiore alla respirazione cellulare. Può avvenire anche nei tessuti animali: per esempio, la fermentazione lattica si verifica nei muscoli, quando a causa di un'attività fisica troppo intensa o prolungata la disponibilità di ossigeno è insufficiente allo svolgimento della respirazione cellulare.

GLOSSARIO

Autotrofi

Organismi che compiono la fotosintesi per produrre sostanze nutritive organiche a partire da semplici composti inorganici; sono autotrofi le piante, le alghe e alcuni batteri.

Diffusione

Forma di trasporto in cui le molecole si spo-

stano secondo il loro gradiente di concentrazione, senza consumo di energia.

Eterotrofi

Organismi che non possono produrre da sé composti organici complessi e devono procurarseli da altri organismi; sono eterotrofi gli animali, i funghi e la maggior par-

segue

te dei batteri.

Fermentazione

Insieme di reazioni anaerobiche che trasformano l'acido piruvico in acido lattico o alcol etilico e diossido di carbonio.

Fotosintesi

Processo mediante il quale gli organismi autotrofi trasformano l'energia solare in energia chimica immagazzinata in molecole di zuccheri; si svolge nei cloroplasti.

Gradiente di concentrazione

Graduale variazione nello spazio della concentrazione di una certa sostanza.

Metabolismo

L'insieme di tutte le reazioni chimiche che avvengono in un organismo.

Omeostasi

L'insieme dei processi di autoregolazione

che un organismo compie per mantenere costante il proprio ambiente interno di fronte alle variazioni dell'ambiente esterno.

Osmosi

Diffusione dell'acqua attraverso una membrana semipermeabile, secondo il suo gradiente di concentrazione.

Respirazione cellulare

Insieme di reazioni, che avvengono nei mitocondri della cellula, in cui l'energia chimica contenuta nelle molecole organiche viene liberata e convertita in una forma direttamente utilizzabile.

Trasporto attivo

Passaggio di molecole attraverso la membrana plasmatica contro il gradiente di concentrazione, per mezzo di proteine trasportatrici; avviene con consumo di energia.

TEST DI VERIFICA

1

L'osmosi è:

- a il passaggio di una sostanza da una zona dove è più concentrata a una zona dove è meno concentrata;
- b la diffusione dell'acqua;
- c un tipo di trasporto attivo.

2

Il trasporto attivo attraverso la membrana plasmatica avviene per mezzo di:

- a proteine intrinseche;
- b ATP;
- c un enzima.

3

La fase luminosa della fotosintesi avviene:

- a nei mitocondri delle cellule delle foglie;
- b nello stroma dei cloroplasti;
- c nei tilacoidi dei cloroplasti.

4

La fase della respirazione cellulare che produce la maggior parte dell'ATP è:

- a la glicolisi;
- b il ciclo di Krebs;
- c il sistema di trasporto degli elettroni.

5

La fermentazione è un processo:

- a aerobico;
- b anaerobico;
- c anabolico.

6

Quali sono le varie forme di trasporto passivo? E quelle di trasporto attivo?

R

1 b; 2 a; 3 c; 4 c; 5 b; 6 v. par. 4.1.

5 Il linguaggio della cellula

Gli acidi nucleici, **DNA (acido desossiribonucleico)** e **RNA (acido ribonucleico)** sono composti di straordinaria importanza biologica, essendo responsabili dell'**informazione genetica**, che trasmettono attraverso il processo riproduttivo di generazione in generazione, e del controllo della **sintesi proteica** nelle cellule. Il "programma" di istruzioni è "scritto" in forma molecolare nella sequenza dei nucleotidi che costituiscono le unità costruttive del DNA (**codice genetico**). Poiché il DNA è confinato nel nucleo della cellula, le sue istruzioni vengono copiate su catene di un tipo di RNA (**RNA messaggero**), che provvede a trasportarle nei siti dove avviene la sintesi proteica attraverso due altri tipi di RNA (**RNA di trasporto e RNA ribosomiale**).

5.1 La struttura del DNA e dell'RNA

I nucleotidi

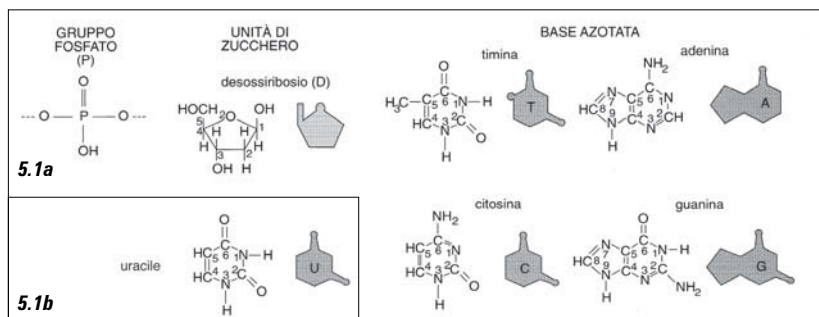
Il DNA e l'RNA sono due tipi di acidi nucleici (v. par. 1.10) formati da subunità chiamate **nucleotidi**: sono pertanto dei polinucleotidi (il DNA è formato da due catene o filamenti di polinucleotidi avvolte a doppia elica; l'RNA è formato da una singola catena polinucleotidica). Ogni nucleotide è costituito da tre componenti:

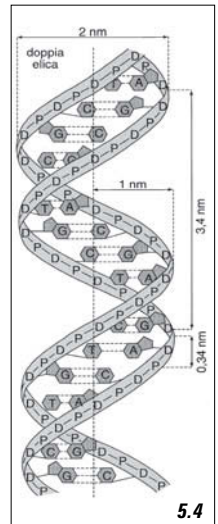
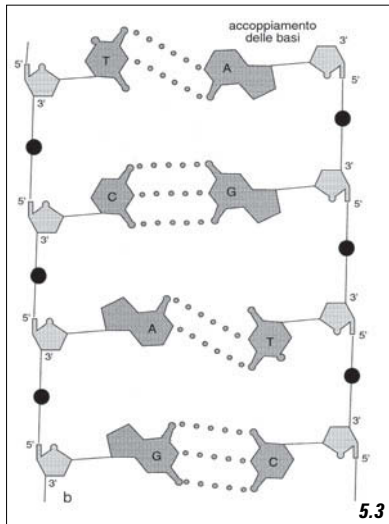
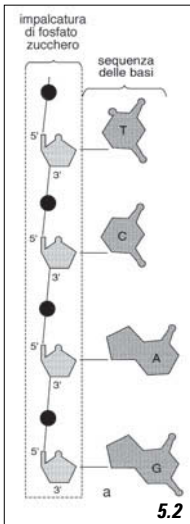
1. un **gruppo fosfato**;
2. uno **zucchero a 5 atomi di carbonio**;
3. una **base azotata**.

Figura 5.1

Le 4 basi azotate del DNA. La stessa rappresentazione schematica è stata usata nelle figg. 5.2 e 5.3.

Nel DNA lo zucchero è il **desossiribosio**, che può essere legato a quattro basi azotate differenti: **adenina (A)**; **timina (T)**; **guanina (G)**; **citosina (C)** (fig. 5.1 a). Nell'RNA lo zucchero è il **ribosio** e, come nel DNA, può essere legato a quat-





tro basi azotate differenti: tre sono comuni al DNA (adenina, guanina e citosina); la quarta è differente e prende il nome di **uracile** (U) (v. fig. 5.1 b).

Delle 5 basi azotate, l'**adenina** e la **guanina** sono dette **puriniche**, in quanto derivano dalla **purina**, un composto eterociclico azotato (formato da un anello pentaatomico condensato con un anello esaatomico). La **citosina**, la **timina** e l'**uracile** sono dette **pirimidiniche**, derivando dalla **pirimidina**, un altro composto eterociclico azotato (formato da un anello esaatomico). Il gruppo fosfato di ogni nucleotide si lega allo zucchero del nucleotide seguente per mezzo di un legame covalente e in tal modo si forma una lunga catena che può essere paragonata a un pettine: i "denti" che sporgono corrispondono alle basi azotate, che sono legate a un'impalcatura formata da molecole di zucchero alternate a gruppi fosfato (nella figura 5.2 è mostrato un frammento di catena singola polinucleotidica del DNA).

Il DNA è presente nel nucleo di tutte le cellule, di cui porta il codice genetico. L'RNA si trova sia nel nucleo sia nel citoplasma delle cellule e partecipa direttamente alla sintesi delle proteine.

■ La molecola del DNA

Grazie agli studi compiuti nel 1953 da due scienziati, l'inglese Francis Crick (1916) e l'americano James Watson (1928),

Figura 5.2

Una catena singola di DNA.

Figura 5.3

Le due catene di DNA affiancate. Sono messi in evidenza i legami a idrogeno tra le basi complementari.

Figura 5.4

La doppia elica di DNA.

La doppia elica

L'appaiamento delle basi azotate

sappiamo che la molecola del DNA è formata da due catene orientate in direzioni opposte: in una i nucleotidi sono disposti nella sequenza 3'-5' (i numeri si riferiscono agli atomi di carbonio del desossiribosio), nell'altra nella sequenza 5'-3' (v. fig. 5.3). Le due catene sono avvolte su se stesse in modo da formare una **doppia elica**, paragonabile a una scala a chiocciola: le due "ringhiere" sono date dall'alternanza dello zucchero e del gruppo fosfato, mentre i "gradini" dalle coppie di basi azotate, unite tra loro da deboli legami a idrogeno (v. fig. 5.4). Per la **regola dell'appaiamento delle basi**, una **base purinica può appaiarsi solo con una base pirimidinica**: più precisamente, l'adenina (A) può accoppiarsi solo con la timina (T) e la guanina (G) solo con la citosina (C). In questo modo tutti i "gradini" sono della stessa lunghezza e le due "ringhiere" restano perfettamente parallele. L'alternanza del desossiribosio e del gruppo fosfato è uguale in tutte le specie viventi; è invece variabile e caratteristico l'ordine con cui si dispongono le due coppie di basi azotate (A-T e C-G).

■ I tre tipi di RNA

Esistono tre tipi diversi di RNA (v. tab. 5.1):

- RNA messaggero, o m-RNA;
- RNA di trasporto, o t-RNA;
- RNA ribosomiale, o r-RNA.

I tre tipi di RNA sono preposti ognuno a una funzione specifica nella sintesi delle proteine. Le molecole di RNA hanno dimensioni e peso molecolare differenti, ma la struttura si mantiene costante.

L'm-RNA

L'**RNA messaggero** è una copia a filamento singolo complementare di un tratto di DNA e "trascrive" le istruzioni per la corretta sequenza nella quale gli amminoacidi devono unirsi tra loro per formare una proteina. Ogni gruppo di 3 nucleotidi in sequenza sull'm-RNA è detto **codone** e porta le informazioni necessarie alla sintesi di un particolare amminoacido.

Il t-RNA

L'**RNA di trasporto (t-RNA)** riconosce le informazioni dell'm-RNA e interviene nella sintesi degli amminoacidi. In alcuni tratti dell'RNA di trasporto le basi si appaiano per complementarità. Si ha così un avvicinarsi di tratti appaiati e di "occhielli" a basi disaccoppiate che conferiscono alla molecola una particolare forma a "trifoglio". Un'estremità del t-RNA si lega a uno specifico amminoacido; dalla parte opposta, una particolare sequenza di 3 basi azotate (**anticodone**) si appaia a un codone di m-RNA.

L'r-RNA

L'**RNA ribosomiale** si lega ad alcune proteine per formare i ribosomi (v. a p. 46), organuli composti da due subunità di dimensioni diverse sui quali avviene la sintesi proteica (v. par. 5.3).

Tabella 5.1 I principali tipi di RNA

TIPO	N. DI TIPI NELLA CELLULA	FUNZIONE
m-RNA	1000-10 000	trascrizione dell'informazione contenuta nel DNA e suo trasferimento ai ribosomi durante la sintesi proteica
t-RNA	50-60	trasporto di amminoacidi e riconoscimento dei codoni dell'm-RNA durante la sintesi proteica
r-RNA	2	formazione di ribosomi (in associazione con proteine specifiche)

5.2 Il codice genetico

Il codice genetico è il sistema per cui le informazioni genetiche codificate nel DNA arrivano a operare la sintesi di tutte le proteine necessarie alla vita degli organismi. Il suo linguaggio si basa su un “alfabeto” molecolare rappresentato dalla sequenza dei nucleotidi del DNA, che viene tradotto nella sequenza degli amminoacidi di una proteina. Il codice genetico (v. fig. 5.5) dispone di 4 “lettere” (le 4 diverse basi azotate) per specificare i 20 amminoacidi. Utilizzando gruppi di 3 nucleotidi (**triplette**, o **codoni**) si ottengono $4^3 = 64$ combinazioni diverse. Tre di queste triplette (**triplette non senso**) non corrispondono a nessun amminoacido: esse servono per segnalare la fine della catena proteica. La tripletta AUG indica l'inizio della catena proteica; a essa corrisponde anche l'amminoacido metionina. Si definisce **gene** (v. cap. 8) la sequenza di triplette che codifica una proteina.

Figura 5.5

Il codice genetico e gli amminoacidi codificati. Ogni tripletta corrisponde a un codone che si trova sull'm-RNA.

secondo nucleotide														
		A		G		T		C						
primo nucleotide	A	AAA } AAG }	phe	AGA } AGG } AGT } AGC }	ser	ATA } ATG }	tyr	ACA } ACG }	cys	A G	terzo nucleotide			
		AAT } AAC }	leu	ATT } ATC }		termine	ACT } ACC }	termine try	T C					
		G	GAA } GAG } GAT } GAC }	leu		GGA } GGG } GGT } GGC }	pro	GTA } GTG }	his	GCA } GCG } GCT } GCC }		arg	A G T C	
			T	TAA } TAG } TAT }		ile		TGA } TGG } TGT } TGC }	thr	TTA } TTG }			asn	TCA } TCG }
	TAC }			met o iniziatore	TTT } TTC }	lys		TCT } TCC }		arg			T C	
	C			CAA } CAG } CAT } CAC }	val	CGA } CGG } CGT } CGC }		ala		CTA } CTG }			asp	CCA } CCG } CCT } CCC }
		amminoacidi: ala, alanina; arg, arginina; asn, asparagina; asp, acido aspartico; cys, cisteina; gln, glutammina; glu, acido glutammico; gly, glicina; his, istidina; ile, isoleucina; leu, leucina; lys, lisina; met, metionina; phe, fenilalanina; pro, prolina; ser, serina; thr, treonina; try, triptofano; tyr, tirosina; val, valina												

Ridondanza
e universalità

Il codice genetico è **ridondante**, poiché uno stesso amminoacido è codificato da più di una tripletta. Le triplette che codificano lo stesso amminoacido sono molto simili e generalmente differiscono solo per l'ultima delle tre basi. Ciò ha suggerito l'ipotesi che l'informazione fondamentale sia contenuta nelle prime due basi e che la terza serva a garantire una maggiore precisione.

Il codice genetico è **universale**, dal momento che è identico in tutti gli esseri viventi (ogni tripletta ha lo stesso significato per tutti gli organismi).

5.3 La sintesi proteica

Si definisce **sintesi proteica** il processo con cui una sequenza di nucleotidi viene convertita nella successione di amminoacidi formanti una proteina. Alla sintesi proteica prendono parte attiva l'm-RNA, il t-RNA e l'r-RNA.

L'm-RNA copia l'informazione contenuta nel DNA e la trasporta dal nucleo al citoplasma (questo stadio è detto **trascrizione**); il t-RNA e l'r-RNA traducono il messaggio scritto sull'm-RNA in una sequenza di amminoacidi (questo stadio è detto **traduzione**). **Durante la sintesi proteica perciò, l'informazione genetica passa dal DNA all'RNA e dall'RNA alle proteine.** È questo il dogma centrale della biologia.

Il dogma centrale
della biologia

■ La trascrizione

La **trascrizione** è lo stadio della sintesi proteica in cui le informazioni sono trasferite dal DNA all'RNA, secondo le regole dell'appaiamento delle basi complementari.

Come nella replicazione (v. par. 5.4), è necessario che le basi azotate sporgano dalla doppia elica del DNA. Perciò il tratto di DNA che deve essere trascritto viene aperto in un punto ben preciso, caratterizzato dalla tripletta AUG di "inizio lettura". Un enzima, l'**RNA-polimerasi**, si lega a uno dei due filamenti di DNA che serve da "stampo", e procede dall'estremità 3' all'estremità 5' legando i ribonucleotidi complementari presenti nel nucleo. **Si forma in questo modo l'm-RNA.**

Quando l'RNA-polimerasi giunge alla tripletta di "fine lettura", l'm-RNA si separa dalla catena di DNA. Negli eucarioti vi è una quantità di DNA molto superiore a quella necessaria per la sintesi delle proteine. Infatti, i geni degli eucarioti sono costituiti da sequenze di nucleotidi che codificano una proteina (**esoni**) alternati a sequenze che non codificano nulla (**introni**). Quando un gene così strutturato viene trascritto, si forma dapprima un lungo filamento di m-RNA (**trascritto primario**) che comprende

L'azione
dell'RNA-polimerasi

Negli eucarioti

sia gli esoni sia gli introni. Successivamente gli introni vengono rimossi e le estremità degli esoni saldate insieme (**processamento dell'mRNA**). Solo a questo punto il filamento di m-RNA, detto **maturo**, passa per i pori della membrana nucleare ed entra nel citoplasma, dove si lega ai ribosomi. Il DNA “modello” si riavvolge a formare la doppia elica, oppure si lega a una nuova molecola di RNA-polimerasi per sintetizzare un nuovo filamento di m-RNA.

■ La traduzione

La traduzione è lo stadio della sintesi proteica in cui le istruzioni portate dall'm-RNA vengono tradotte nella sequenza corretta di amminoacidi per formare una proteina.

La traduzione (v. fig. 5.6) ha luogo nel ribosoma (formato da r-RNA e proteine), composto da due subunità: quella piccola contiene un sito di legame per l'm-RNA; quella grande ha due siti di legame per due molecole di t-RNA e un sito che catalizza la formazione del legame peptidico tra due amminoacidi adiacenti.

Ogni molecola di t-RNA è specifica per un unico amminoacido ed è in grado di riconoscere sia l'amminoacido che deve trasportare, sia il codone complementare di m-RNA associato al ribosoma.

La traduzione ha inizio quando due codoni del filamento di mRNA si legano alla subunità piccola di un ribosoma. Il primo codone è la tripletta di “inizio lettura” AUG, alla quale corrisponde l'amminoacido metionina; il secondo codifica il primo vero amminoacido della proteina. I due t-RNA, che hanno rispettivamente l'anticodone di inizio e l'anticodone complementare al secondo codone, si legano alla subunità grande e si forma un legame peptidico (cioè il legame tra amminoacidi che forma le proteine) tra i due amminoacidi trasportati.

Il t-RNA di inizio si stacca dal ribosoma mentre il dipeptide (i due amminoacidi uniti dal legame peptidico) rimane legato al secondo t-RNA. Il ribosoma si sposta sopra un altro codone dell'm-RNA e una nuova molecola di t-RNA con il proprio

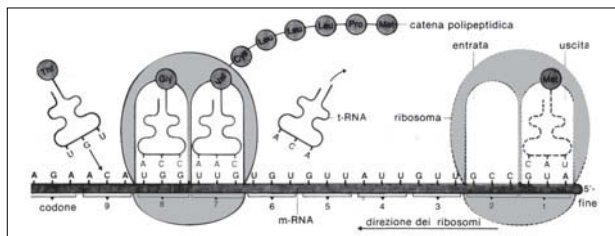


Figura 5.6
Il processo di traduzione.

amminoacido si dispone nel sito di legame vuoto del ribosoma. Si crea un nuovo legame peptidico e il tripeptide si salda all'ultimo t-RNA. Il processo di allungamento della catena polipeptidica prosegue in questo modo finché tutte le triplette sono state tradotte e viene raggiunto il codone di "fine lettura". La proteina completa si stacca dal ribosoma e specifici enzimi scindono il legame con la metionina.

5.4 La replicazione del DNA

La replicazione
è semiconservativa

Si definisce **replicazione** il **processo di duplicazione semiconservativa del DNA**. Il processo è definito semiconservativo poiché le due nuove doppie eliche di DNA sono formate entrambe da uno dei vecchi filamenti e da un nuovo filamento complementare. Grazie alla replicazione, la cellula che si sta dividendo (v. avanti al cap. 6) raddoppia il proprio materiale genetico per trasmetterne una copia a ognuna delle due cellule figlie.

Meccanismo
della replicazione

La replicazione prende avvio quando, in un punto preciso di inizio, l'enzima **DNA-elicasi** rompe i legami a idrogeno tra le basi azotate e un breve tratto della doppia elica di DNA si despiralizza. In questo modo sporgono le basi azotate del DNA originario, che servono da "modello" per la formazione del nuovo DNA.

Un altro enzima, la **DNA-polimerasi**, si sposta lungo ciascun filamento di DNA, dall'estremità 3' all'estremità 5', per riconoscere le basi esposte del filamento "modello" e legare a esse i nucleotidi liberi (precedentemente sintetizzati nel citoplasma e portati all'interno del nucleo) con le basi complementari. La DNA-polimerasi lega anche il gruppo fosfato di un nucleotide al desossiribosio del nucleotide seguente. Si forma così un nuovo filamento di **DNA complementare** al DNA che fa da "stampo".

La replicazione nelle
cellule procarioti
ed eucarioti

Nelle cellule eucarioti la doppia elica di DNA si lega a particolari proteine, gli **istoni**, per formare fibre di cromatina. Durante la divisione cellulare, la cromatina si avvolge su se stessa dando origine a masserelle molto compatte, i **cromosomi** (v. par. 6.1). Nelle cellule procarioti le due estremità della catena di DNA si congiungono e si forma un unico filamento circolare.

Nelle cellule procarioti, in cui il DNA è circolare, la replicazione inizia in un solo punto e procede nelle due direzioni opposte, finché non è stato replicato tutto l'anello. Nelle cellule eucarioti il processo avviene simultaneamente in diverse unità di replicazione, una dopo l'altra lungo tutta la doppia elica di DNA; al termine, tutte le unità saranno congiunte.

Per il corretto funzionamento delle cellule figlie è importante che la replicazione avvenga con il minor numero possibile di errori: l'enzima DNA-polimerasi ha la funzione di impedire o rimuovere appaiamenti sbagliati di nucleotidi. Nonostante ciò, durante la replicazione si possono verificare errori, anche se con una frequenza molto bassa (un nucleotide sbagliato su 100 milioni appaiati correttamente). Questi errori provocano un cambiamento nella sequenza delle basi azotate, e di conseguenza dell'informazione genetica, e sono detti **mutazioni**. Le mutazioni sono alla base della variabilità genetica (v. par. 6.5).

Gli errori durante la replicazione:
le mutazioni

GLOSSARIO

Anticodone

Sequenza di 3 basi azotate sul t-RNA che durante la sintesi proteica si lega al codone complementare sull'm-RNA.

Codice genetico

Sequenza di triplette sul DNA alla quale corrisponde una sequenza di amminoacidi.

Nucleotide

Subunità degli acidi nucleici formata da uno zucchero, un gruppo fosfato e una base azotata.

Replicazione

Processo di duplicazione del DNA.

Traduzione

Conversione della sequenza di nucleotidi dell'm-RNA in una sequenza di amminoacidi.

Trascrizione

Sintesi dell'm-RNA da parte del DNA che serve da stampo.

Tripletta, o codone

Sequenza di 3 nucleotidi sull'm-RNA che specifica un particolare amminoacido.

TEST DI VERIFICA

1 La replicazione del DNA è semiconservativa perché:

- a** ciascuna delle doppie eliche figlie è formata da una catena vecchia e una nuova;
- b** si duplica solo una catena del DNA;
- c** le due catene di DNA sono duplicate alternativamente.

2 La formazione di una molecola di m-RNA dal modello di DNA è detta:

- a** traduzione;
- b** trascrizione;
- c** mutazione.

3 Una tripletta, o codone, è:

- a** una successione di 3 nucleotidi sul DNA;
- b** una successione di 3 amminoacidi sull'm-RNA;
- c** una proteina composta da 3 amminoacidi.

5 Il DNA dei procarioti differisce da quello degli eucarioti perché:

- a** contiene la base uracile anziché la base timina;
- b** è circolare;
- c** è legato agli istoni.

6 Perché il codice genetico è detto ridondante e universale?

R

1 a; 2 b; 3 a; 4 c; 5 b; 6 v. par. 5.2.

6 La riproduzione della cellula

Una delle caratteristiche fondamentali della cellula è la **capacità di riprodursi**.

Gli organismi unicellulari si riproducono **per divisione** dell'unica cellula che li compone. Perciò in essi la riproduzione cellulare ha solo il compito di assicurare la continuità della loro specie nel tempo.

Negli organismi pluricellulari la riproduzione assicura anche la crescita dell'individuo e la riparazione di parti danneggiate o usurate. Ricorrendo alla **meiosi** e alla **riproduzione sessuale**, gli organismi pluricellulari rimescolano il materiale genetico dei genitori per aumentare la variabilità genetica.

6.1 Il ciclo cellulare

I limiti
dell'accrescimento
cellulare

Una cellula si divide quando si crea una sproporzione tra superficie e volume. Quando una cellula si accresce (v. riquadro a p. 42), il volume aumenta molto più della superficie, cioè della membrana plasmatica. In un tempo relativamente breve, i costituenti interni di una cellula in crescita avranno quindi a disposizione una superficie proporzionalmente meno estesa attraverso cui ottenere le sostanze nutritive ed eliminare i prodotti di rifiuto. Ciò compromette gravemente la vita della cellula, che di conseguenza deve dividersi.

Ciclo cellulare
e ciclo vitale

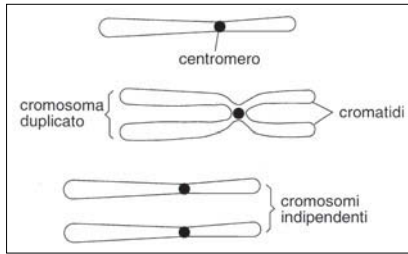
Si definisce **ciclo cellulare la sequenza di eventi compresa tra due divisioni cellulari successive**. Negli organismi unicellulari (per esempio, batteri, amebe) il ciclo cellulare coincide con il **ciclo vitale** (cioè con l'insieme degli eventi tra una generazione e quella successiva). Negli organismi pluricellulari il ciclo cellulare è in genere una parte del ciclo vitale (quello relativo alla crescita corporea, che si compie appunto attraverso ripetute divisioni cellulari). La maggior parte degli organismi pluricellulari completa infatti il proprio ciclo vitale attraverso la riproduzione sessuale, che comporta la fecondazione di una cellula uovo da parte di uno spermatozoo. Cellule uovo e spermatozoi sono cellule sessuali che si originano attraverso una particolare forma di divisione cellulare chiamata **meiosi** (v. par. 6.3 e 6.4).

■ I cromosomi

Al termine di un ciclo cellulare si formano due cellule figlie identiche alla cellula madre dalla quale derivano. Questa identità è garantita dalla duplicazione dell'informazione genetica completa della cellula madre nei nuclei delle due nuove cellule. Il materiale genetico è rappresentato dal DNA,

Figura 6.1

I cromosomi sono costituiti da 2 cromatidi, uniti dal centromero, che al termine della mitosi si separano e diventano cromosomi indipendenti.



che normalmente è disperso in tutto il nucleo come una massa confusa (cromatina; v. a p. 45). Durante la divisione cellulare, il DNA si spiralizza formando i **cromosomi** (“corpi colorati”; v. fig. 6.1), costituiti da due bracci (**cromatidi**) uniti tra loro in corrispondenza di una regione particolare (**centromero**). Nella maggior parte delle cellule (**cellule somatiche**) si trovano coppie di cromosomi (ciascun membro della coppia è detto **cromosoma omologo**) con la stessa forma, la stessa lunghezza e un’informazione genetica molto simile: uno di origine paterna e uno di origine materna. Si definisce **diploide la cellula che possiede coppie di cromosomi omologhi**. Il numero dei cromosomi nelle cellule diploidi è caratteristico di ogni specie (nell’uomo è 46).

La cellula diploide

6.2 Interfase e divisione cellulare

Il ciclo cellulare viene distinto in due fasi: l’interfase e la divisione cellulare.

L’**interfase** occupa la maggior parte del ciclo cellulare e viene divisa in 3 momenti: nella **fase G1**, che segue la precedente divisione cellulare, la cellula cresce di dimensioni, moltiplica gli organuli e svolge le sue funzioni caratteristiche; nella **fase S** avviene la sintesi del DNA e di conseguenza la duplicazione dei cromosomi; nella **fase G2** la cellula orga-

L’interfase

LA DIVISIONE CELLULARE NEI PROCARIOTI

Nei procarioti la divisione cellulare si svolge con modalità un poco differenti poiché il cromosoma è unico e anulare e manca la membrana nucleare. Il cromosoma, attaccato a un punto della membrana plasmatica, si duplica (v. a p. 70) e le due copie di cromosomi identici si attaccano alla membrana in due

punti vicini. La cellula si allunga e tra i punti di attacco si inserisce nuova membrana plasmatica che allontana i due cromosomi. All’altezza della regione mediana della cellula, la membrana plasmatica si approfondisce verso l’interno fino a dividere la cellula madre in due cellule figlie.

La divisione cellulare

nizza le strutture necessarie alla divisione (per la divisione cellulare dei procarioti v. riquadro alla pagina precedente). La **divisione cellulare** si compone di due processi distinti: la divisione nucleare (o mitosi) e la divisione del citoplasma (o citodieresi).

■ La mitosi

La mitosi è l'insieme dei processi che portano alla corretta trasmissione dei cromosomi alle due cellule figlie. Nonostante il processo sia continuo, si usa distinguere 4 fasi (v. fig. 6.2): profase, metafase, anafase e telofase.

Profase

Nella **profase** i **cromosomi**, già duplicati durante l'interfase, si **ispessiscono e diventano ben visibili**. Ogni cromosoma appare formato da due cromatidi uniti tramite il centromero. La membrana nucleare e i nucleoli si dissolvono. Si forma il **fuso mitotico**, costituito da fibre di microtubuli che dalle due estremità della cellula (poli cellulari) convergono verso il centro. Nelle cellule animali il fuso mitotico origina dai due centrioli.

Metafase

La **metafase** è caratterizzata dall'**allineamento dei cromosomi** su un piano (piano equatoriale) **al centro della cellula e dal legame che si crea tra i filamenti del fuso mitotico e i centromeri**. Alla fine della metafase ogni centromero si sarà diviso, per cui ogni cromatidio ne possiede uno proprio.

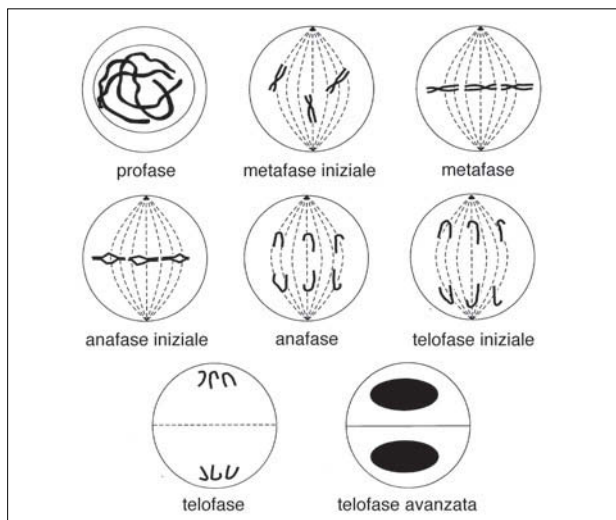


Figura 6.2
Le fasi della mitosi.

Durante l'**anafase** i filamenti del fuso "tirano" ogni cromatidio di un cromosoma in direzioni opposte verso uno dei due poli. In corrispondenza di ogni polo si trova quindi lo stesso numero di cromatidi, che coincide con quello dei cromosomi inizialmente presenti nella cellula madre.

Anafase

Alla **telofase** i cromatidi si despiralizzano per formare l'intreccio di filamenti tipico dell'interfase. Intanto scompare il fuso mitotico e ciascun nucleo figlio viene separato dal citoplasma per mezzo di una membrana nucleare.

Telofase

■ La citodieresi

La citodieresi è il processo con cui si divide il citoplasma delle due cellule figlie. Avviene con due modalità differenti nelle cellule animali e nelle cellule vegetali. Nella zona equatoriale delle cellule animali compare una strozzatura che si fa sempre più profonda fino a determinare la separazione delle cellule figlie. Nelle piante la parete cellulare si forma a spese di una **placca cellulare** che compare nella regione centrale del fuso.

Negli animali

Nelle piante

6.3 La riproduzione sessuale

Si definisce **riproduzione sessuale** la formazione di un nuovo individuo dall'unione di due cellule sessuali, provenienti da ciascuno dei due genitori.

Le cellule che prendono parte alla riproduzione sessuale sono i **gameti**: vengono detti **spermatozoi** quelli maschili, **cellule uovo** quelli femminili.

I gameti

A differenza delle cellule somatiche, i **gameti sono cellule aploidi**, cioè contengono un solo cromosoma. Durante la riproduzione lo spermatozoo si fonde con la cellula uovo (fecondazione) e si forma nuovamente una cellula diploide, lo **zigote**, che andrà incontro a ripetute divisioni mitotiche per costituire l'organismo completo. La presenza di cellule aploidi è indispensabile affinché il numero di cromosomi di una specie rimanga costante. Infatti, se lo spermatozoo e la cellula uovo fossero diploidi, di generazione in generazione il numero dei cromosomi aumenterebbe. Il meccanismo che porta alla formazione delle cellule aploidi è la **meiosi**.

La cellula aploide

6.4 La meiosi

La meiosi è il processo che riduce a metà il corredo cromosomico di una cellula diploide, dando origine a due cellule figlie aploidi.

La meiosi, preceduta dall'interfase durante la quale i cromosomi vengono duplicati, consiste in due divisioni cellulari, una successiva all'altra, dette **meiosi I** e **meiosi II**, che vengono divise ognuna in 4 fasi: profase I, metafase I, anafase I, telofase I e profase II, metafase II, anafase II e telofase II (v. fig. 6.3).

Meiosi I

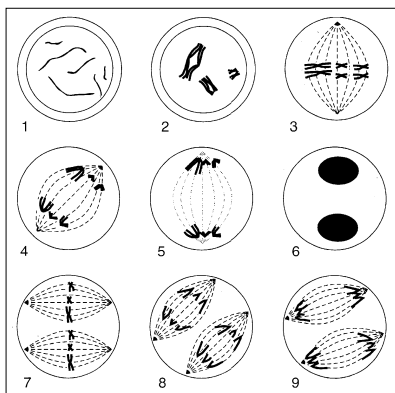
Durante la meiosi I i cromosomi, composti ciascuno da due cromatidi, formano coppie di cromosomi omologhi, che si appaiano. I cromatidi dei cromosomi omologhi si intrecciano in certi punti (**chiasmi**) e si verifica il **crossing-over**, cioè lo scambio di segmenti corrispondenti di DNA. Al termine i cromosomi omologhi di ogni coppia si separano l'uno dall'altro (**segregazione**), e ciascuna cellula figlia riceve uno solo dei due cromosomi di ogni coppia. Poiché la segregazione di una coppia di omologhi è indipendente dalla segregazione di un'altra coppia, si dice che avviene un **assortimento indipendente** dei cromosomi.

Meiosi II

Dopo la meiosi I le cellule figlie entrano nell'interfase, durante la quale si accrescono, ma non duplicano i cromosomi. Nella meiosi II i cromatidi di ogni omologo si separano e diventano cromosomi indipendenti. In totale la meiosi dà origine a 4 cellule aploidi, i gameti, che diventeranno spermatozoi o cellule uovo a seconda che appartengano rispettivamente a un organismo maschile o femminile.

Figura 6.3

La meiosi. 1. Profase I iniziale: i cromosomi cominciano a essere visibili. 2. Profase I: i cromosomi si sono condensati; gli omologhi si appaiano formando strutture chiamate tetradi e si intrecciano nei chiasmi. 3. Metafase I: la membrana nucleare è scomparsa e si è formato il fuso; le coppie di cromosomi raggiungono il piano equatoriale della cellula. 4. Anafase I: i cromosomi omologhi, costituiti ciascuno da un paio di cromatidi, vengono "tirati" dalle fibre del fuso verso i poli opposti; i centromeri che tengono uniti i cromatidi fratelli non si dividono e ogni cromosoma resta formato da due cromatidi. 5. Telofase I: i cromosomi omologhi sono completamente separati e il fuso sta scomparendo. La membrana nucleare si riforma e compare il nucleolo; la citodieresi divide la cellula in due. 6. Profase II: il materiale dei cromosomi, che diviene diffuso quando è completata la prima divisione meiotica, inizia di nuovo a condensarsi. La membrana nucleare si dissolve e il nucleolo scompare. 7. Metafase II: si sono formati due fusi e i cromosomi si stanno disponendo sul piano equatoriale. 8. Anafase II: i centromeri si sono divisi e i cromatidi si stanno muovendo verso i poli opposti della cellula; da questo momento i cromatidi sono "cromosomi figli". 9. Telofase II: i cromosomi figli sono giunti ai poli. Con la citodieresi si riforma la membrana nucleare, i cromosomi figli si despiralizzano, si riforma il nucleolo e scompare il fuso mitotico.



della cellula; da questo momento i cromatidi sono "cromosomi figli". 9. Telofase II: i cromosomi figli sono giunti ai poli. Con la citodieresi si riforma la membrana nucleare, i cromosomi figli si despiralizzano, si riforma il nucleolo e scompare il fuso mitotico.

6.5 La variabilità genetica

Gli organismi che si riproducono per via sessuale sono geneticamente unici grazie alla **variabilità genetica**, per cui i **figli ereditano dai genitori nuove combinazioni di geni** e si determinano differenze genetiche tra gli organismi.

La variabilità genetica è il prodotto di mutazioni, crossing-over, segregazione, assortimento indipendente e fecondazione. Fonti della variabilità genetica

Le **mutazioni** sono errori nella duplicazione del DNA che provocano una variazione nei nucleotidi del DNA o un cambiamento nella disposizione dei geni sui cromosomi. In entrambi i casi ciò si traduce con la produzione di una proteina differente (v. a pp. 71 e 91). Mutazioni

Il **crossing-over** può avvenire in un punto qualsiasi del cromosoma e più fenomeni di crossing-over si possono verificare contemporaneamente in diversi punti dello stesso cromosoma. Le variazioni possibili sono moltissime e si originano cromosomi diversi da quelli dei genitori. Crossing-over

Per la **segregazione** e l'**assortimento indipendente**, il numero di combinazioni possibili di cromosomi nei gameti è dato da $2n$, dove n è il numero di coppie di cromosomi. L'uomo ha 23 coppie di cromosomi omologhi, perciò può produrre $2^{23} = 8.388.608$ gameti diversi. Segregazione, assortimento indipendente e fecondazione

La **fecondazione**, cioè la fusione dei gameti di due individui diversi, offre un numero di zigoti praticamente infinito ($8.388.608 \times 8.388.608 =$ oltre 70.369 miliardi).

GLOSSARIO

Assortimento indipendente

I cromosomi omologhi di una coppia si distribuiscono nei due nuclei figli senza essere influenzati da quelli di un'altra coppia.

Ciclo cellulare

Stadi di vita di una cellula; comprende l'interfase e la divisione cellulare.

Citodieresi

Ripartizione degli organuli alle due cellule figlie e loro definitiva separazione per mezzo di una membrana (nelle cellule animali) o di una placca cellulare (nelle cellule vegetali).

Cromosomi

Strutture del nucleo delle cellule, formati

da DNA e proteine, visibili solo durante la divisione cellulare.

Crossing-over

Scambio di segmenti equivalenti di DNA tra i cromatidi di cromosomi omologhi; avviene durante la meiosi ed è una fonte della variabilità genetica.

Divisione cellulare

Processo che porta alla formazione di due cellule da una sola; comporta la divisione del nucleo (mitosi) e del citoplasma (citodieresi).

Gameti

Cellule riproduttive aploidi (spermatozoi e cellule uovo), aventi cioè metà cromosomi

segue

rispetto alle cellule somatiche.

Interfase

Periodo che la cellula trascorre tra la fine di una divisione cellulare e l'inizio della successiva; viene suddiviso nelle fasi G_1 , S e G_2 .

Meiosi

Sequenza di eventi che porta alla separazione dei cromosomi omologhi di una cellula diploide, dando origine a cellule figlie aploidi provviste di una copia di ciascun cro-

mosoma omologo.

Mitosi

Processo che separa le coppie di cromosomi omologhi e li ripartisce nei nuclei delle due cellule figlie diploidi.

Segregazione

Separazione dei cromosomi omologhi di una coppia verso i poli opposti di una cellula; avviene durante la meiosi ed è una fonte della variabilità genetica.

TEST DI VERIFICA

- 1 Durante la mitosi:**
a il DNA si duplica;
b il patrimonio genetico della cellula viene modificato;
c si formano due cellule figlie identiche.

- 2 Durante la meiosi:**
a gli organuli si duplicano;
b i cromosomi omologhi si appaiano;
c si formano due cellule figlie identiche.

- 3 Quale delle seguenti affermazioni è corretta?**
a Le cellule che si formano per meiosi hanno lo stesso corredo cromosomico.
b La mitosi e la meiosi aumentano la variabilità genetica.
c Il crossing-over avviene durante la meiosi I.

- 4 Durante l'anafase della mitosi:**
a ciascun cromatidio si allontana verso il rispettivo polo;
b i cromosomi si dispongono sul piano equatoriale della cellula;
c si forma il fuso mitotico.

- 5 La citodieresi è:**
a il periodo tra due interfasi;
b la ripartizione del citoplasma;
c la fase finale della mitosi.

- 6 Perché la cellula oltre una certa dimensione deve dividersi?**

- 7 Qual è la funzione della mitosi negli organismi pluricellulari? E in quelli unicellulari?**

- 8 Perché la meiosi è importante per la variabilità tra gli individui?**

R

1 c; 2 b; 3 c; 4 a; 5 b; 6 a; 7 c; 8 a; 9 b; 10 c; 11 a; 12 b; 13 c; 14 a; 15 b; 16 c; 17 a; 18 b; 19 c; 20 a; 21 b; 22 c; 23 a; 24 b; 25 c; 26 a; 27 b; 28 c; 29 a; 30 b; 31 c; 32 a; 33 b; 34 c; 35 a; 36 b; 37 c; 38 a; 39 b; 40 c; 41 a; 42 b; 43 c; 44 a; 45 b; 46 c; 47 a; 48 b; 49 c; 50 a; 51 b; 52 c; 53 a; 54 b; 55 c; 56 a; 57 b; 58 c; 59 a; 60 b; 61 c; 62 a; 63 b; 64 c; 65 a; 66 b; 67 c; 68 a; 69 b; 70 c; 71 a; 72 b; 73 c; 74 a; 75 b; 76 c; 77 a; 78 b; 79 c; 80 a; 81 b; 82 c; 83 a; 84 b; 85 c; 86 a; 87 b; 88 c; 89 a; 90 b; 91 c; 92 a; 93 b; 94 c; 95 a; 96 b; 97 c; 98 a; 99 b; 100 c; 101 a; 102 b; 103 c; 104 a; 105 b; 106 c; 107 a; 108 b; 109 c; 110 a; 111 b; 112 c; 113 a; 114 b; 115 c; 116 a; 117 b; 118 c; 119 a; 120 b; 121 c; 122 a; 123 b; 124 c; 125 a; 126 b; 127 c; 128 a; 129 b; 130 c; 131 a; 132 b; 133 c; 134 a; 135 b; 136 c; 137 a; 138 b; 139 c; 140 a; 141 b; 142 c; 143 a; 144 b; 145 c; 146 a; 147 b; 148 c; 149 a; 150 b; 151 c; 152 a; 153 b; 154 c; 155 a; 156 b; 157 c; 158 a; 159 b; 160 c; 161 a; 162 b; 163 c; 164 a; 165 b; 166 c; 167 a; 168 b; 169 c; 170 a; 171 b; 172 c; 173 a; 174 b; 175 c; 176 a; 177 b; 178 c; 179 a; 180 b; 181 c; 182 a; 183 b; 184 c; 185 a; 186 b; 187 c; 188 a; 189 b; 190 c; 191 a; 192 b; 193 c; 194 a; 195 b; 196 c; 197 a; 198 b; 199 c; 200 a; 201 b; 202 c; 203 a; 204 b; 205 c; 206 a; 207 b; 208 c; 209 a; 210 b; 211 c; 212 a; 213 b; 214 c; 215 a; 216 b; 217 c; 218 a; 219 b; 220 c; 221 a; 222 b; 223 c; 224 a; 225 b; 226 c; 227 a; 228 b; 229 c; 230 a; 231 b; 232 c; 233 a; 234 b; 235 c; 236 a; 237 b; 238 c; 239 a; 240 b; 241 c; 242 a; 243 b; 244 c; 245 a; 246 b; 247 c; 248 a; 249 b; 250 c; 251 a; 252 b; 253 c; 254 a; 255 b; 256 c; 257 a; 258 b; 259 c; 260 a; 261 b; 262 c; 263 a; 264 b; 265 c; 266 a; 267 b; 268 c; 269 a; 270 b; 271 c; 272 a; 273 b; 274 c; 275 a; 276 b; 277 c; 278 a; 279 b; 280 c; 281 a; 282 b; 283 c; 284 a; 285 b; 286 c; 287 a; 288 b; 289 c; 290 a; 291 b; 292 c; 293 a; 294 b; 295 c; 296 a; 297 b; 298 c; 299 a; 300 b; 301 c; 302 a; 303 b; 304 c; 305 a; 306 b; 307 c; 308 a; 309 b; 310 c; 311 a; 312 b; 313 c; 314 a; 315 b; 316 c; 317 a; 318 b; 319 c; 320 a; 321 b; 322 c; 323 a; 324 b; 325 c; 326 a; 327 b; 328 c; 329 a; 330 b; 331 c; 332 a; 333 b; 334 c; 335 a; 336 b; 337 c; 338 a; 339 b; 340 c; 341 a; 342 b; 343 c; 344 a; 345 b; 346 c; 347 a; 348 b; 349 c; 350 a; 351 b; 352 c; 353 a; 354 b; 355 c; 356 a; 357 b; 358 c; 359 a; 360 b; 361 c; 362 a; 363 b; 364 c; 365 a; 366 b; 367 c; 368 a; 369 b; 370 c; 371 a; 372 b; 373 c; 374 a; 375 b; 376 c; 377 a; 378 b; 379 c; 380 a; 381 b; 382 c; 383 a; 384 b; 385 c; 386 a; 387 b; 388 c; 389 a; 390 b; 391 c; 392 a; 393 b; 394 c; 395 a; 396 b; 397 c; 398 a; 399 b; 400 c; 401 a; 402 b; 403 c; 404 a; 405 b; 406 c; 407 a; 408 b; 409 c; 410 a; 411 b; 412 c; 413 a; 414 b; 415 c; 416 a; 417 b; 418 c; 419 a; 420 b; 421 c; 422 a; 423 b; 424 c; 425 a; 426 b; 427 c; 428 a; 429 b; 430 c; 431 a; 432 b; 433 c; 434 a; 435 b; 436 c; 437 a; 438 b; 439 c; 440 a; 441 b; 442 c; 443 a; 444 b; 445 c; 446 a; 447 b; 448 c; 449 a; 450 b; 451 c; 452 a; 453 b; 454 c; 455 a; 456 b; 457 c; 458 a; 459 b; 460 c; 461 a; 462 b; 463 c; 464 a; 465 b; 466 c; 467 a; 468 b; 469 c; 470 a; 471 b; 472 c; 473 a; 474 b; 475 c; 476 a; 477 b; 478 c; 479 a; 480 b; 481 c; 482 a; 483 b; 484 c; 485 a; 486 b; 487 c; 488 a; 489 b; 490 c; 491 a; 492 b; 493 c; 494 a; 495 b; 496 c; 497 a; 498 b; 499 c; 500 a; 501 b; 502 c; 503 a; 504 b; 505 c; 506 a; 507 b; 508 c; 509 a; 510 b; 511 c; 512 a; 513 b; 514 c; 515 a; 516 b; 517 c; 518 a; 519 b; 520 c; 521 a; 522 b; 523 c; 524 a; 525 b; 526 c; 527 a; 528 b; 529 c; 530 a; 531 b; 532 c; 533 a; 534 b; 535 c; 536 a; 537 b; 538 c; 539 a; 540 b; 541 c; 542 a; 543 b; 544 c; 545 a; 546 b; 547 c; 548 a; 549 b; 550 c; 551 a; 552 b; 553 c; 554 a; 555 b; 556 c; 557 a; 558 b; 559 c; 560 a; 561 b; 562 c; 563 a; 564 b; 565 c; 566 a; 567 b; 568 c; 569 a; 570 b; 571 c; 572 a; 573 b; 574 c; 575 a; 576 b; 577 c; 578 a; 579 b; 580 c; 581 a; 582 b; 583 c; 584 a; 585 b; 586 c; 587 a; 588 b; 589 c; 590 a; 591 b; 592 c; 593 a; 594 b; 595 c; 596 a; 597 b; 598 c; 599 a; 600 b; 601 c; 602 a; 603 b; 604 c; 605 a; 606 b; 607 c; 608 a; 609 b; 610 c; 611 a; 612 b; 613 c; 614 a; 615 b; 616 c; 617 a; 618 b; 619 c; 620 a; 621 b; 622 c; 623 a; 624 b; 625 c; 626 a; 627 b; 628 c; 629 a; 630 b; 631 c; 632 a; 633 b; 634 c; 635 a; 636 b; 637 c; 638 a; 639 b; 640 c; 641 a; 642 b; 643 c; 644 a; 645 b; 646 c; 647 a; 648 b; 649 c; 650 a; 651 b; 652 c; 653 a; 654 b; 655 c; 656 a; 657 b; 658 c; 659 a; 660 b; 661 c; 662 a; 663 b; 664 c; 665 a; 666 b; 667 c; 668 a; 669 b; 670 c; 671 a; 672 b; 673 c; 674 a; 675 b; 676 c; 677 a; 678 b; 679 c; 680 a; 681 b; 682 c; 683 a; 684 b; 685 c; 686 a; 687 b; 688 c; 689 a; 690 b; 691 c; 692 a; 693 b; 694 c; 695 a; 696 b; 697 c; 698 a; 699 b; 700 c; 701 a; 702 b; 703 c; 704 a; 705 b; 706 c; 707 a; 708 b; 709 c; 710 a; 711 b; 712 c; 713 a; 714 b; 715 c; 716 a; 717 b; 718 c; 719 a; 720 b; 721 c; 722 a; 723 b; 724 c; 725 a; 726 b; 727 c; 728 a; 729 b; 730 c; 731 a; 732 b; 733 c; 734 a; 735 b; 736 c; 737 a; 738 b; 739 c; 740 a; 741 b; 742 c; 743 a; 744 b; 745 c; 746 a; 747 b; 748 c; 749 a; 750 b; 751 c; 752 a; 753 b; 754 c; 755 a; 756 b; 757 c; 758 a; 759 b; 760 c; 761 a; 762 b; 763 c; 764 a; 765 b; 766 c; 767 a; 768 b; 769 c; 770 a; 771 b; 772 c; 773 a; 774 b; 775 c; 776 a; 777 b; 778 c; 779 a; 780 b; 781 c; 782 a; 783 b; 784 c; 785 a; 786 b; 787 c; 788 a; 789 b; 790 c; 791 a; 792 b; 793 c; 794 a; 795 b; 796 c; 797 a; 798 b; 799 c; 800 a; 801 b; 802 c; 803 a; 804 b; 805 c; 806 a; 807 b; 808 c; 809 a; 810 b; 811 c; 812 a; 813 b; 814 c; 815 a; 816 b; 817 c; 818 a; 819 b; 820 c; 821 a; 822 b; 823 c; 824 a; 825 b; 826 c; 827 a; 828 b; 829 c; 830 a; 831 b; 832 c; 833 a; 834 b; 835 c; 836 a; 837 b; 838 c; 839 a; 840 b; 841 c; 842 a; 843 b; 844 c; 845 a; 846 b; 847 c; 848 a; 849 b; 850 c; 851 a; 852 b; 853 c; 854 a; 855 b; 856 c; 857 a; 858 b; 859 c; 860 a; 861 b; 862 c; 863 a; 864 b; 865 c; 866 a; 867 b; 868 c; 869 a; 870 b; 871 c; 872 a; 873 b; 874 c; 875 a; 876 b; 877 c; 878 a; 879 b; 880 c; 881 a; 882 b; 883 c; 884 a; 885 b; 886 c; 887 a; 888 b; 889 c; 890 a; 891 b; 892 c; 893 a; 894 b; 895 c; 896 a; 897 b; 898 c; 899 a; 900 b; 901 c; 902 a; 903 b; 904 c; 905 a; 906 b; 907 c; 908 a; 909 b; 910 c; 911 a; 912 b; 913 c; 914 a; 915 b; 916 c; 917 a; 918 b; 919 c; 920 a; 921 b; 922 c; 923 a; 924 b; 925 c; 926 a; 927 b; 928 c; 929 a; 930 b; 931 c; 932 a; 933 b; 934 c; 935 a; 936 b; 937 c; 938 a; 939 b; 940 c; 941 a; 942 b; 943 c; 944 a; 945 b; 946 c; 947 a; 948 b; 949 c; 950 a; 951 b; 952 c; 953 a; 954 b; 955 c; 956 a; 957 b; 958 c; 959 a; 960 b; 961 c; 962 a; 963 b; 964 c; 965 a; 966 b; 967 c; 968 a; 969 b; 970 c; 971 a; 972 b; 973 c; 974 a; 975 b; 976 c; 977 a; 978 b; 979 c; 980 a; 981 b; 982 c; 983 a; 984 b; 985 c; 986 a; 987 b; 988 c; 989 a; 990 b; 991 c; 992 a; 993 b; 994 c; 995 a; 996 b; 997 c; 998 a; 999 b; 1000 c; 1001 a; 1002 b; 1003 c; 1004 a; 1005 b; 1006 c; 1007 a; 1008 b; 1009 c; 1010 a; 1011 b; 1012 c; 1013 a; 1014 b; 1015 c; 1016 a; 1017 b; 1018 c; 1019 a; 1020 b; 1021 c; 1022 a; 1023 b; 1024 c; 1025 a; 1026 b; 1027 c; 1028 a; 1029 b; 1030 c; 1031 a; 1032 b; 1033 c; 1034 a; 1035 b; 1036 c; 1037 a; 1038 b; 1039 c; 1040 a; 1041 b; 1042 c; 1043 a; 1044 b; 1045 c; 1046 a; 1047 b; 1048 c; 1049 a; 1050 b; 1051 c; 1052 a; 1053 b; 1054 c; 1055 a; 1056 b; 1057 c; 1058 a; 1059 b; 1060 c; 1061 a; 1062 b; 1063 c; 1064 a; 1065 b; 1066 c; 1067 a; 1068 b; 1069 c; 1070 a; 1071 b; 1072 c; 1073 a; 1074 b; 1075 c; 1076 a; 1077 b; 1078 c; 1079 a; 1080 b; 1081 c; 1082 a; 1083 b; 1084 c; 1085 a; 1086 b; 1087 c; 1088 a; 1089 b; 1090 c; 1091 a; 1092 b; 1093 c; 1094 a; 1095 b; 1096 c; 1097 a; 1098 b; 1099 c; 1100 a; 1101 b; 1102 c; 1103 a; 1104 b; 1105 c; 1106 a; 1107 b; 1108 c; 1109 a; 1110 b; 1111 c; 1112 a; 1113 b; 1114 c; 1115 a; 1116 b; 1117 c; 1118 a; 1119 b; 1120 c; 1121 a; 1122 b; 1123 c; 1124 a; 1125 b; 1126 c; 1127 a; 1128 b; 1129 c; 1130 a; 1131 b; 1132 c; 1133 a; 1134 b; 1135 c; 1136 a; 1137 b; 1138 c; 1139 a; 1140 b; 1141 c; 1142 a; 1143 b; 1144 c; 1145 a; 1146 b; 1147 c; 1148 a; 1149 b; 1150 c; 1151 a; 1152 b; 1153 c; 1154 a; 1155 b; 1156 c; 1157 a; 1158 b; 1159 c; 1160 a; 1161 b; 1162 c; 1163 a; 1164 b; 1165 c; 1166 a; 1167 b; 1168 c; 1169 a; 1170 b; 1171 c; 1172 a; 1173 b; 1174 c; 1175 a; 1176 b; 1177 c; 1178 a; 1179 b; 1180 c; 1181 a; 1182 b; 1183 c; 1184 a; 1185 b; 1186 c; 1187 a; 1188 b; 1189 c; 1190 a; 1191 b; 1192 c; 1193 a; 1194 b; 1195 c; 1196 a; 1197 b; 1198 c; 1199 a; 1200 b; 1201 c; 1202 a; 1203 b; 1204 c; 1205 a; 1206 b; 1207 c; 1208 a; 1209 b; 1210 c; 1211 a; 1212 b; 1213 c; 1214 a; 1215 b; 1216 c; 1217 a; 1218 b; 1219 c; 1220 a; 1221 b; 1222 c; 1223 a; 1224 b; 1225 c; 1226 a; 1227 b; 1228 c; 1229 a; 1230 b; 1231 c; 1232 a; 1233 b; 1234 c; 1235 a; 1236 b; 1237 c; 1238 a; 1239 b; 1240 c; 1241 a; 1242 b; 1243 c; 1244 a; 1245 b; 1246 c; 1247 a; 1248 b; 1249 c; 1250 a; 1251 b; 1252 c; 1253 a; 1254 b; 1255 c; 1256 a; 1257 b; 1258 c; 1259 a; 1260 b; 1261 c; 1262 a; 1263 b; 1264 c; 1265 a; 1266 b; 1267 c; 1268 a; 1269 b; 1270 c; 1271 a; 1272 b; 1273 c; 1274 a; 1275 b; 1276 c; 1277 a; 1278 b; 1279 c; 1280 a; 1281 b; 1282 c; 1283 a; 1284 b; 1285 c; 1286 a; 1287 b; 1288 c; 1289 a; 1290 b; 1291 c; 1292 a; 1293 b; 1294 c; 1295 a; 1296 b; 1297 c; 1298 a; 1299 b; 1300 c; 1301 a; 1302 b; 1303 c; 1304 a; 1305 b; 1306 c; 1307 a; 1308 b; 1309 c; 1310 a; 1311 b; 1312 c; 1313 a; 1314 b; 1315 c; 1316 a; 1317 b; 1318 c; 1319 a; 1320 b; 1321 c; 1322 a; 1323 b; 1324 c; 1325 a; 1326 b; 1327 c; 1328 a; 1329 b; 1330 c; 1331 a; 1332 b; 1333 c; 1334 a; 1335 b; 1336 c; 1337 a; 1338 b; 1339 c; 1340 a; 1341 b; 1342 c; 1343 a; 1344 b; 1345 c; 1346 a; 1347 b; 1348 c; 1349 a; 1350 b; 1351 c; 1352 a; 1353 b; 1354 c; 1355 a; 1356 b; 1357 c; 1358 a; 1359 b; 1360 c; 1361 a; 1362 b; 1363 c; 1364 a; 1365 b; 1366 c; 1367 a; 1368 b; 1369 c; 1370 a; 1371 b; 1372 c; 1373 a; 1374 b; 1375 c; 1376 a; 1377 b; 1378 c; 1379 a; 1380 b; 1381 c; 1382 a; 1383 b; 1384 c; 1385 a; 1386 b; 1387 c; 1388 a; 1389 b; 1390 c; 1391 a; 1392 b; 1393 c; 1394 a; 1395 b; 1396 c; 1397 a; 1398 b; 1399 c; 1400 a; 1401 b; 1402 c; 1403 a; 1404 b; 1405 c; 1406 a; 1407 b; 1408 c; 1409 a; 1410 b; 1411 c; 1412 a; 1413 b; 1414 c; 1415 a; 1416 b; 1417 c; 1418 a; 1419 b; 1420 c; 1421 a; 1422 b; 1423 c; 1424 a; 1425 b; 1426 c; 1427 a; 1428 b; 1429 c; 1430 a; 1431 b; 1432 c; 1433 a; 1434 b; 1435 c; 1436 a; 1437 b; 1438 c; 1439 a; 1440 b; 1441 c; 1442 a; 1443 b; 1444 c; 1445 a; 1446 b; 1447 c; 1448 a; 1449 b; 1450 c; 1451 a; 1452 b; 1453 c; 1454 a; 1455 b; 1456 c; 1457 a; 1458 b; 1459 c; 1460 a; 1461 b; 1462 c; 1463 a; 1464 b; 1465 c; 1466 a; 1467 b; 1468 c; 1469 a; 1470 b; 1471 c; 1472 a; 1473 b; 1474 c; 1475 a; 1476 b; 1477 c; 1478 a; 1479 b; 1480 c; 1481 a; 1482 b; 1483 c; 1484 a; 1485 b; 1486 c; 1487 a; 1488 b; 1489 c; 1490 a; 1491 b; 1492 c; 1493 a; 1494 b; 1495 c; 1496 a; 1497 b; 1498 c; 1499 a; 1500 b; 1501 c; 1502 a; 1503 b; 1504 c; 1505 a; 1506 b; 1507 c; 1508 a; 1509 b; 1510 c; 1511 a; 1512 b; 1513 c; 1514 a; 1515 b; 1516 c; 1517 a; 1518 b; 1519 c; 1520 a; 1521 b; 1522 c; 1523 a; 1524 b; 1525 c; 1526 a; 1527 b; 1528 c; 1529 a; 1530 b; 1531 c; 1532 a; 1533 b; 1534 c; 1535 a; 1536 b; 1537 c; 1538 a; 1539 b; 1540 c; 1541 a; 1542 b; 1543 c; 1544 a; 1545 b; 1546 c; 1547 a; 1548 b; 1549 c; 1550 a; 1551 b; 1552 c; 1553 a; 1554 b; 1555 c; 1556 a; 1557 b; 1558 c; 1559 a; 1560 b; 1561 c; 1562 a; 1563 b; 1564 c; 1565 a; 1566 b; 1567 c; 1568 a; 1569 b; 1570 c; 1571 a; 1572 b; 1573 c; 1574 a; 1575 b; 1576 c; 1577 a; 1578 b; 1579 c; 1580 a; 1581 b; 1582 c; 1583 a; 1584 b; 1585 c; 1586 a; 1587 b; 1588 c; 1589 a; 1590 b; 1591 c; 1592 a; 1593 b; 1594 c; 1595 a; 1596 b; 1597 c; 1598 a; 1599 b; 1600 c; 1601 a; 1602 b; 1603 c; 1604 a; 1605 b; 1606 c; 1607 a; 1608 b; 1609 c; 1610 a; 1611 b; 1612 c; 1613 a; 1614 b; 1615 c; 1616 a; 1617 b; 1618 c; 1619 a; 1620 b; 1621 c; 1622 a; 1623 b; 1624 c; 1625 a; 1626 b; 1627 c; 1628 a; 1629 b; 1630 c; 1631 a; 1632 b; 1633 c; 1634 a; 1635 b; 1636 c; 1637 a; 1638 b; 1639 c; 1640 a; 1641 b; 1642 c; 1643 a; 1644 b; 1645 c; 1646 a; 1647 b; 1648 c; 1649 a; 1650 b; 1651 c; 1652 a; 1653 b; 1654 c; 1655 a; 1656 b; 1657 c; 1658 a; 1659 b; 1660 c; 1661 a; 1662 b; 1663 c; 1664 a; 1665 b; 1666 c; 1667 a; 1668 b; 1669 c; 1670 a; 1671 b; 1672 c; 1673 a; 1674 b; 1675 c; 1676 a; 1677 b; 1678 c; 1679 a; 1680 b; 1681 c; 1682 a; 1683 b; 1684 c; 1685 a; 1686 b; 1687 c; 1688 a; 1689 b; 1690 c; 1691 a; 1692 b; 1693 c; 1694 a; 1695 b; 1696 c; 1697 a; 1698 b; 1699 c; 1700 a; 1701 b; 1702 c; 1703 a; 1704 b; 1705 c; 1706 a; 1707 b; 1708 c; 1709 a; 1710 b; 1711 c; 1712 a; 1713 b; 1714 c; 1715 a; 1716 b; 1717 c; 1718 a; 1719 b; 1720 c; 1721 a; 1722 b; 1723 c; 1724 a; 1725 b; 1726 c; 1727 a; 1728 b; 1729 c;

L'EREDITÀ DELLE CARATTERISTICHE BIOLOGICHE

7 L'eredità dei caratteri

8 Le basi molecolari
dell'eredità

7 L'eredità dei caratteri

*Fin dai tempi antichi, allevando animali e coltivando piante l'uomo ha avuto modo di osservare le somiglianze e le differenze esistenti tra genitori e figli. Ha così scoperto la possibilità di migliorare le razze e i raccolti, selezionando e accoppiando tra loro le varietà di animali e piante che presentavano le caratteristiche più utili. Tuttavia, pur avendo scoperto che **i caratteri morfologici e fisiologici si trasmettono da una generazione all'altra, il meccanismo con cui si compie tale trasmissione** è rimasto sconosciuto fino alla fine del sec. XIX e solo recentemente è divenuto oggetto di studio di una scienza specifica, la **genetica**.*

7.1 Che cos'è la genetica

- Il genoma** La genetica è la scienza che studia i meccanismi dell'eredità attraverso i quali avviene la trasmissione delle caratteristiche biologiche (caratteri) da una generazione a quella successiva nelle varie specie animali e vegetali. In particolare, la genetica studia il **genoma**, cioè il corredo di informazioni genetiche dei vari organismi, i cui componenti sono i cromosomi e i geni, le unità funzionali ereditarie contenute in questi ultimi. I **geni** sono segmenti di DNA dai quali dipende la sintesi di una determinata proteina e quindi la comparsa di un dato carattere ereditario (v. capp. 5 e 8) e vengono trasmessi da una generazione a quella successiva attraverso la riproduzione.
- Genetica classica** La **genetica classica** nasce nella seconda metà dell'800 con gli studi compiuti dal biologo boemo Gregor Mendel (v. riquadro a fronte) su piante di pisello e si sviluppa nei primi decenni del '900 grazie a esperimenti condotti sul moscerino dell'aceto.
- Genetica molecolare** Negli anni '40, in seguito al riconoscimento che il DNA costituisce la base fisica dell'eredità (v. cap. 8), prende avvio la **genetica molecolare**. A partire dagli anni '70, con l'impiego delle tecniche della biologia molecolare, si è aperta la strada alla manipolazione del materiale genetico e quindi allo sviluppo dell'**ingegneria genetica** (v. cap. 8). La rilevanza della genetica nei diversi settori della biologia è testimoniata dallo sviluppo di discipline specialistiche, quali la **citogenetica** (la genetica a livello cellulare), la **genetica dei microrganismi** e delle piante, la **genetica dello sviluppo** e la **genetica umana**.

Tabella 7.1 I sette caratteri studiati da Mendel

	CARATTERE DOMINANTE	CARATTERE RECESSIVO
forma del seme	liscio	rugoso
colore del seme	giallo	verde
forma del baccello	liscio	rugoso
colore del baccello	verde	giallo
colore del fiore	porpora	bianco
posizione del fiore	all'ascella delle foglie	all'apice dei rami
altezza della pianta	alta	bassa

7.2 Gli incroci di Mendel

La scelta di Mendel delle piante di pisello per i suoi esperimenti non fu casuale. Egli aveva infatti osservato che queste piante differiscono tra loro per vari caratteri, ciascuno dei quali compare in due forme diverse (v. tab. 7.1). Inoltre per la struttura stessa del fiore le piante di pisello si autoimpollinano (il polline feconda l'ovulo del suo stesso fiore): le piante che si formano mantengono le caratteristiche del fiore originario, non essendoci apporto di materiale ereditario da parte di altre piante. Quando l'autoimpollinazione si verifica per numerose generazioni, si forma una linea pura.

Mendel incrociò piante di pisello di due linee pure (P) che differivano tra loro per un solo carattere (**incrocio monoi-**
brido). I prodotti di ogni incrocio, cioè la prima generazio-

La scelta delle piante di pisello

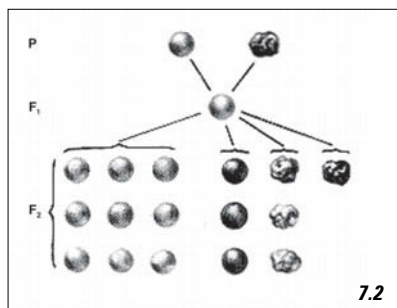
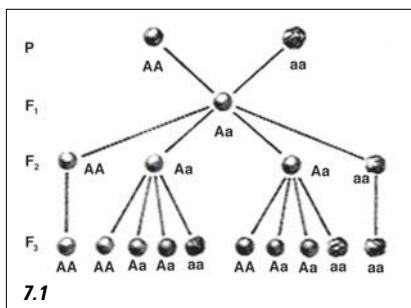
L'incrocio monoi-

MENDEL, IL FONDATORE DELLA GENETICA

Gregor Mendel (1822-1884) era un monaco del monastero di Brno (nell'attuale Repubblica Ceca), con una vasta cultura matematica acquisita all'università di Vienna. Per dieci anni, dal 1854 al 1864, egli coltivò e studiò i meccanismi dell'eredità di circa 28.000 piante di *Pisum sativum*, dalle quali era stato attratto per la presenza di alcuni caratteri che si presentavano in due forme alternative (il colore del seme, giallo o verde; il baccello, liscio o rugoso; i fiori, ascellari o apicali ecc.).

Mendel non fu il primo a compiere studi di questo tipo, ma ebbe alcune intuizioni che gli permisero di introdurre degli

elementi di novità: la scelta di un numero elevatissimo di individui per seguire gli esperimenti nel corso di numerose generazioni; l'analisi di un solo carattere per volta; l'interpretazione statistica dei risultati; l'uso di simboli per esprimere in modo chiaro e schematico gli incroci. L'opera di Mendel, sebbene pubblicata e inviata alle principali società scientifiche del tempo, fu ignorata fino al 1900, quando tre studiosi di scienze biologiche, l'olandese H. de Vries, il tedesco K.E. Correns e l'austriaco E. Tschermak, l'uno indipendentemente dall'altro, riscoprirono i risultati di Mendel e ne riconobbero l'importanza.

**Figura 7.1**

Modalità di trasmissione del carattere liscio (AA) o rugoso (aa) del seme di pisello: incrociando due individui omozigoti, uno recessivo e l'altro dominante, si ottengono nella F_1 solo individui eterozigoti, uguali. Dall'incrocio di due eterozigoti si ottengono nella F_2 individui omozigoti recessivi, omozigoti dominanti ed eterozigoti.

Figura 7.2

Trasmissione dei caratteri analoga anche nel caso di incroci diibridi, cioè considerando due caratteri: seme di pisello liscio o rugoso e di colore giallo o verde.

ne filiale (F_1), furono piante tutte uguali, che presentavano il carattere di uno solo dei due genitori. Mendel chiamò **ibridi** i discendenti ottenuti dall'incrocio di due linee pure.

Incrociando tra loro le piante della generazione F_1 , Mendel ottenne la seconda generazione filiale (F_2), costituita per tre quarti da piante che continuavano a presentare il carattere di F_1 e per un quarto da piante nelle quali ricompariva il carattere presente nella generazione P, apparentemente scomparso nella F_1 (v. fig. 7.1). Mendel chiamò questo **carattere recessivo** (dal latino *recedere*, restare indietro), mentre chiamò **dominante** il carattere che compariva nei tre quarti delle piante.

Mendel eseguì anche **incroci diibridi** (cioè considerò due caratteri contemporaneamente), ottenendo dei risultati analoghi: nella F_1 si manifestava solo la variante dominante di entrambi i caratteri; nella F_2 ottenne piante per 1/16 con le due varianti recessive, per 9/16 con le due varianti dominanti, per 3/16 con una variante dominante, per 3/16 con l'altra variante dominante (v. fig. 7.2).

7.3 Le tre leggi di Mendel

Al termine degli esperimenti, Mendel arrivò alle seguenti conclusioni (che gli permisero di enunciare le tre **leggi di Mendel** che sono alla base della genetica):

1. i caratteri non si mescolano negli ibridi ma mantengono la propria identità;
2. ogni carattere è controllato da una coppia di "fattori" ereditari, che vengono trasmessi, uno da ciascun genitore, ai figli attraverso i gameti. Oggi si sa che questi fattori sono i geni, che sono presenti sul cromosoma in una delle due forme alternative, dette **alleli**, delle quali una (**allele dominante**) prevale sull'altra (**allele recessivo**), mascherandone la presenza nella F_1 ;

3. al momento della meiosi, ciascuna coppia di cromosomi (uno di origine materna e uno paterno) si separa in modo che in un gamete vada solo un cromosoma; ogni spermatozoo e ogni cellula uovo possiede quindi un solo allele per ogni carattere;

4. con la fecondazione i gameti si combinano a caso e si riformano le coppie di cromosomi (e quindi di alleli);

5. si definiscono **omozigoti** gli individui che hanno i due alleli di un carattere uguali (dominanti o recessivi), **eterozigoti** gli individui che hanno i due alleli diversi (uno dominante e uno recessivo): gli omozigoti possono produrre un solo tipo di gamete, gli eterozigoti due;

Le leggi di Mendel valgono sia per le piante sia per gli animali: anche nell'uomo molti caratteri sono trasmessi secondo queste leggi. Il bruno dei capelli è dominante sul rosso; i capelli crespi dominano su quelli lisci; gli occhi scuri su quelli azzurri; il naso aquilino su ogni altro tipo di naso.

■ Legge della dominanza dei caratteri o della uniformità degli ibridi

Incrociando tra loro individui che differiscono per un solo carattere, si ottengono alla prima generazione ibridi tutti uguali. Indicando gli alleli con le lettere dell'alfabeto e precisamente con *A* il carattere dominante e con *a* il carattere recessivo, nell'incrocio di due linee pure si avrà:

generazione parentale P	AA x aa
gameti di P	A A a a
prima generazione filiale F ₁	tutti Aa

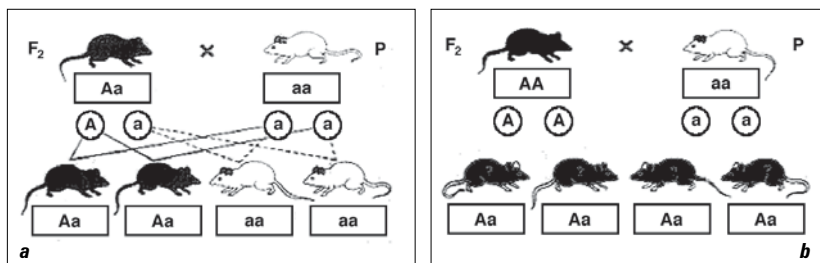
■ Legge della segregazione

Alla seconda generazione, ottenuta incrociando tra loro gli ibridi della prima, **gli alleli che controllano un determinato carattere si separano** (segregano) **e vengono trasmessi a gameti diversi**. Si ottengono 1/4 degli individui con il carattere recessivo e 3/4 con il carattere dominante. Di questi ultimi 2/3 sono eterozigoti, 1/3 è omozigote.

prima generazione filiale F ₁	Aa x Aa
gameti di F ₁	A a A a
seconda generazione filiale F ₂	AA Aa aA aa

Si definisce **fenotipo** il complesso dei caratteri visibili di un individuo; **genotipo** la combinazione di alleli posseduta da un individuo. Da questi incroci si osserva che il fenotipo dominante è espresso sia dagli omozigoti dominanti sia dagli eterozigoti. Per determinare il genotipo dell'individuo con

Fenotipo
e genotipo

**Figura 7.3**

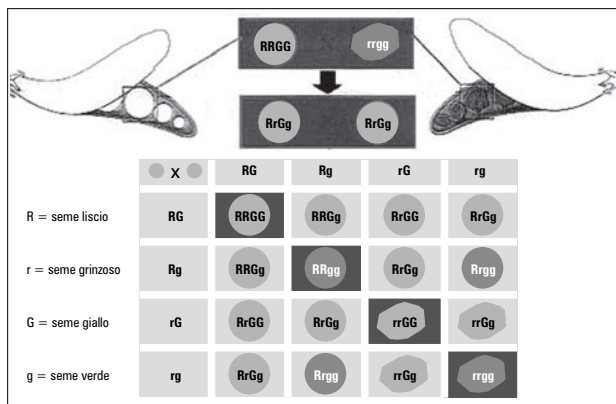
Se il genitore con fenotipo dominante è eterozigote, i discendenti avranno per metà il fenotipo dominante e per metà quello recessivo (a); se è omozigote, avranno tutti il fenotipo dominante (b).

fenotipo dominante si ricorre al **test-cross** (o **incrocio di controllo**) che utilizza l'omozigote recessivo.

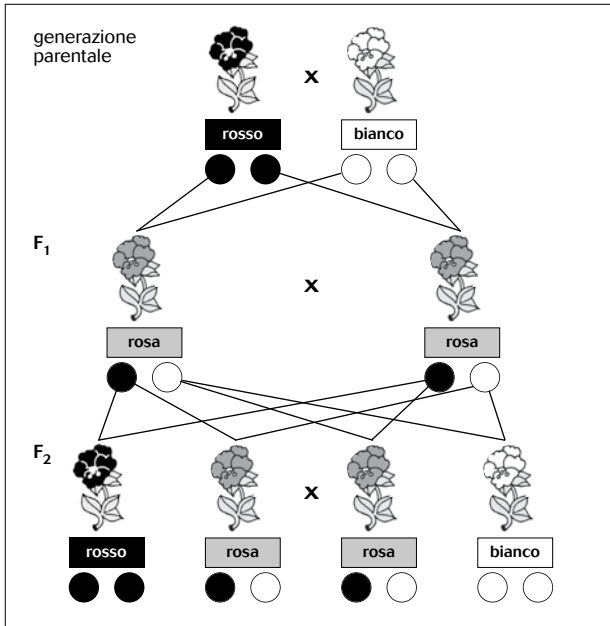
Se il genitore con fenotipo dominante è eterozigote, i discendenti avranno per metà il fenotipo dominante e per metà quello recessivo (v. fig. 7.3 a). Se invece il genitore con fenotipo dominante è omozigote, i discendenti avranno tutti il fenotipo dominante (v. fig. 7.3 b).

■ Legge dell'assortimento indipendente

Incrociando individui che differiscono tra loro per due o più caratteri, ogni coppia di alleli per ciascun carattere viene ereditata in maniera del tutto indipendente dall'altra. Si hanno così tutte le possibili combinazioni degli alleli di ciascuna coppia e la comparsa di individui con caratteri nuovi. Incrociando tra loro 2 diibridi $RrGg$, ogni individuo dà origine a 4 tipi di gameti (RG , Rg , rG e rg) che possono combinarsi in 16 modi diversi (v. fig. 7.4).

**Figura 7.4**

Incrociando due diibridi, ogni individuo dà origine a 4 tipi di gameti che possono combinarsi in 16 modi diversi.

**Figura 7.5**

Esempio di dominanza incompleta: incrociando un individuo con fiori rossi e uno con fiori bianchi, in F_1 compare un carattere intermedio (fiori rosa). I fiori rossi e quelli bianchi ricompaiono in F_2 .

7. 4 Le eccezioni alle leggi di Mendel

Alcuni caratteri non mostrano la classica relazione dominanza-recessività, poiché nessuno dei due alleli domina sull'altro. In questo caso entrambi gli alleli sono espressi negli individui della F_1 , che non assomigliano a nessuno dei due genitori ma presentano un carattere intermedio.

Un esempio di **dominanza incompleta** si trova nei fiori della bocca di leone, in cui il colore dei petali è controllato da due alleli: uno per il colore rosso (R), l'altro per il colore bianco (R'). (Poiché non esiste l'allele recessivo, negli incroci di dominanza incompleta si usa una diversa simbologia.) Dall'incrocio $RR \times R'R'$ non si ottengono ibridi con fiori rossi o bianchi, bensì con fiori rosa RR' . Gli alleli per il colore dei fiori della F_1 non si sono modificati, tanto che nella F_2 ricompaiono fiori rossi e fiori bianchi (v. fig. 7.5).

La legge dell'assortimento indipendente vale solo per i geni che si trovano su cromosomi diversi. Infatti i geni che si trovano sullo stesso cromosoma (**geni concatenati**) tendono a essere ereditati insieme: quanto più due geni sono vi-

Dominanza incompleta

Geni concatenati

Alleli multipli

cini sul cromosoma, tanto maggiori sono le probabilità che siano trasmessi insieme.

Esistono alcuni caratteri che sono determinati da più di due alleli. Per esempio, il tipo di gruppo sanguigno di un individuo è determinato da 3 alleli: I^A , I^B , I^O . Gli alleli I^A e I^B sono **codominanti**, poiché entrambi si manifestano nel fenotipo dell'eterozigote, e sono entrambi dominanti su I^O . Dalle combinazioni dei 3 alleli si ottengono i seguenti fenotipi:

GENOTIPO	FENOTIPO
$I^A I^A$	gruppo A
$I^A I^O$	gruppo A
$I^B I^B$	gruppo B
$I^B I^O$	gruppo B
$I^A I^B$	gruppo AB
$I^O I^O$	gruppo O

7.5 La determinazione del sesso

Cromosomi X
e cromosomi Y

Nell'essere umano, come negli altri vertebrati e in molti insetti, esiste una coppia di cromosomi dall'aspetto caratteristico. Nella femmina questa coppia è costituita da due cromosomi uguali a forma di bastoncino (cromosomi X), mentre nel maschio i due cromosomi sono diversi: uno è a forma di bastoncino, come nella femmina, l'altro è più piccolo e con un'estremità a uncino (cromosoma Y). Questa coppia è definita con il nome di **cromosomi sessuali**.

Femmina =
cromosomi XX;
maschio =
cromosomi XY

Al momento della formazione delle uova e degli spermatozoi, i cromosomi della coppia si separano e ciascun gamete ne riceve uno solo. **Le femmine producono uova tutte uguali, contenenti sempre un cromosoma X**, mentre **i maschi producono due diversi tipi di spermatozoi: metà contenenti il cromosoma X e metà il cromosoma Y**. Al momento della fecondazione, quando l'uovo si unisce a uno spermatozoo contenente il cromosoma X, si riforma la coppia XX e il nuovo organismo sarà femmina; se invece l'uovo si fonde con uno spermatozoo portatore del cromosoma Y, si forma una coppia XY e il discendente sarà maschio.

Il sesso di un bambino viene dunque stabilito fin dal momento della fecondazione e dipende dal tipo di spermatozoo che feconderà l'uovo. **È quindi il padre a determinare il sesso del nascituro e non la madre**, come si credeva in passato.

GLOSSARIO

Allele

Le due, o più, forme alternative di un gene.

Carattere dominante

Carattere che viene espresso in un organismo, anche quando è presente il carattere recessivo.

Carattere recessivo

Carattere che si esprime in un organismo solo se è assente il carattere dominante.

Cromosomi sessuali

Cromosomi che determinano il sesso di un individuo. Nella specie umana sono il cromosoma X e il cromosoma Y: le femmine hanno genotipo XX, i maschi XY.

Eteroigote

Individuo che contiene nel suo genoma un allele dominante e un allele recessivo per un determinato carattere.

Fenotipo

L'insieme dei caratteri visibili di un organismo, l'espressione dei geni.

Gene

Sequenza di nucleotidi del DNA che costituisce l'unità funzionale ereditaria.

Genetica

Scienza che studia le modalità di trasmissione dei caratteri ereditari.

Genoma

Corredo cromosomico di un organismo; l'intero genotipo costituisce il genoma.

Genotipo

L'insieme dei geni presenti in un organismo.

Omozigote

Individuo che contiene nel suo genotipo due alleli dominanti o due alleli recessivi per un determinato carattere.

TEST DI VERIFICA

1

Un individuo omozigote ha:

- a** cromosomi tutti uguali;
- b** due alleli uguali per un determinato carattere;
- c** due alleli diversi per un determinato carattere.

2

Un allele recessivo:

- a** non si manifesta mai;
- b** maschera l'effetto dell'altro allele;
- c** si manifesta solo se anche l'altro allele è recessivo.

3

Il test-cross è:

- a** l'incrocio usato da Mendel;
- b** l'incrocio per riconoscere il genotipo dell'individuo con fenotipo dominante;
- c** l'incrocio che si verifica quando si ha dominanza incompleta.

4

Un gene è:

- a** una sequenza di DNA che determina un carattere ereditario;
- b** il corredo genetico di un organismo;
- c** l'espressione di un carattere ereditario.

5

Qual è la differenza fra genotipo e fenotipo?

6

Che cosa si intende per carattere dominante? E per carattere recessivo?

R

1 b; 2 c; 3 b; 4 a; 5 v. par. 7.3; 6 v. par. 7.2.

8 Le basi molecolari dell'eredità

Mendel aveva fatto luce sui meccanismi che regolano la trasmissione dei caratteri ereditari. Il passo successivo era analizzare la struttura fine del gene. Con una serie di brillanti osservazioni ed esperimenti, gli scienziati hanno stabilito che **i geni sono localizzati sui cromosomi** e che **ogni gene è una porzione della molecola di DNA**.

Oggi i genetisti esplorano la struttura dei geni fin nei minimi dettagli per raggiungere essenzialmente due obiettivi: chiarire il modo in cui **i geni esercitano il loro controllo sulle caratteristiche di un organismo** e come **i geni modificano la loro attività in funzione delle necessità della cellula**. Attualmente **il genoma di un organismo può essere modificato grazie alle tecniche della biotecnologia**.

Sebbene sia ancora molto distante, uno dei principali obiettivi della biotecnologia è correggere i difetti del genoma umano, sostituendo i geni difettosi oppure affiancandone altri normali.

8.1 La teoria cromosomica dell'eredità

I presupposti

La teoria cromosomica dell'eredità, secondo la quale **i cromosomi sono la sede dei geni**, si fonda sui seguenti presupposti:

1. la stretta analogia tra il comportamento dei cromosomi durante la meiosi e quello dei geni, previsto dalle leggi di Mendel;
2. la presenza dei cromosomi nei gameti;
3. la presenza di un cromosoma materno e di uno paterno nelle cellule somatiche.

Gli esperimenti sul moscerino dell'aceto

Diverse sono le **prove a sostegno di questa teoria emerse da studi sul moscerino dell'aceto**. Il biologo statunitense T. Morgan (1866-1945), sperimentando numerosi incroci dell'insetto, dimostrò l'esistenza di un legame fisico tra il gene responsabile del colore dell'occhio del moscerino e un determinato cromosoma.

Un altro tipo di indagine fu compiuta sui cromosomi giganti delle ghiandole salivari dell'insetto, che per le loro dimensioni e per il fatto di essere sempre despiralizzati sono ben visibili al microscopio ottico, dove appaiono costituiti da bande alternate chiare e scure. Dalla loro osservazione si poté appurare che l'assenza ereditaria di certi geni è associata alla scomparsa fisica di determinate bande.

8.2 La natura dei geni

Una volta stabilito che i geni sono localizzati sui cromosomi, il passo successivo era quello di stabilire da quale dei due costituenti dei cromosomi (DNA e proteine) è composto il gene. Per molto tempo si pensò che le proteine fossero il materiale ereditario, ma in seguito l'attenzione si indirizzò sul DNA. Gli studi che portarono all'**identificazione del DNA come costituente chimico dei geni** iniziarono negli anni '20 con gli esperimenti di Griffith e trovarono conferma con le dimostrazioni di Avery e di Hersey e Chase.

■ Gli esperimenti di Griffith

Nel 1928 il batteriologo F. Griffith condusse una serie di esperimenti sul batterio *Streptococcus pneumoniae*, l'agente della polmonite nei topi, che esiste in due forme: una virulenta, protetta da una capsula liscia e viscosa; l'altra innocua, priva di capsula e con la superficie ruvida.

Griffith osservò che poteva rendere innocui gli *Streptococcus* virulenti uccidendoli con il calore. Tuttavia, iniettando nei topi un miscuglio di *Streptococcus* virulenti uccisi con il calore e *Streptococcus* innocui, i topi contraevano la polmonite: nel loro sangue venivano trovati batteri virulenti vivi.

Griffith concluse che **esiste un "principio trasformante" capace di indurre la trasformazione dei batteri innocui in batteri virulenti**. Inoltre questa trasformazione **poteva essere trasmessa ereditariamente**.

L'esistenza del "principio trasformante"

■ Gli esperimenti di Avery

Nel 1944 lo scienziato americano O. Avery, insieme ai suoi collaboratori, dimostrò che il **"principio trasformante"** individuato da Griffith è il DNA.

Egli trattò con enzimi proteolitici (enzimi che rompono i legami peptidici) un miscuglio di *Streptococcus* virulenti uccisi con il calore e *Streptococcus* innocui vivi e osservò che avveniva la trasformazione. Invece, trattando il miscuglio con enzimi che distruggono il DNA, la trasformazione non aveva luogo.

Il "principio trasformante" è il DNA

■ Gli esperimenti di Hersey e Chase

Nel 1952 gli scienziati americani A. Hershey e M. Chase realizzarono degli esperimenti su un ceppo di virus, i batteriofagi o fagi T₂, che infetta i batteri. Essi volevano stabilire quale parte del virus reca con sé le istruzioni necessarie per la produzione di nuove particelle virali all'interno del batterio. Ai ricercatori era noto che:

Gli esperimenti sui virus

1. quando un batterio viene infettato da un fago T₂, la cellula batterica si rompe e si liberano numerosi fagi;
2. i fagi sono costituiti unicamente da un rivestimento proteico e da DNA;
3. la molecola di DNA contiene fosforo; le proteine contengono zolfo.

Hershey e Chase aggiunsero fosforo radioattivo al mezzo di coltura di una popolazione di fagi, e zolfo radioattivo a quella di un'altra popolazione. Si formarono così un ceppo con DNA marcato (cioè contenente l'elemento radioattivo) e un ceppo con proteine marcate.

Quando i batteri venivano infettati dal ceppo di virus con proteine marcate, lo zolfo radioattivo veniva trovato solo nel rivestimento dei fagi al di fuori dei batteri. Non risultavano radioattivi né i batteri, contenenti il materiale genetico dei fagi, né i nuovi fagi. Quando invece i batteri venivano infettati dal ceppo con DNA marcato, il fosforo radioattivo veniva trovato all'interno sia dei batteri infetti, sia dei nuovi fagi prodotti dall'infezione. Ciò dimostrava che **il materiale genetico iniettato dai fagi nei batteri è DNA e non una proteina.**

Il materiale genetico
è il DNA
non una proteina

8.3 I geni influenzano le caratteristiche di un organismo

L'insieme dei geni contenuti in un singolo corredo di cromosomi di un organismo si dice **genoma**. Ogni gene influenza il **fenotipo**, cioè il complesso dei caratteri visibili di un individuo, controllando una tappa specifica di una via metabolica. **Nella maggior parte dei casi i geni controllano la sintesi di proteine** (ipotesi un gene-una proteina); **altri geni hanno una funzione regolatrice nei confronti di geni che codificano le proteine.**

■ L'ipotesi un gene-una proteina

La stretta relazione tra gene e proteina è stata dimostrata negli anni '40 dagli scienziati americani G. Beadle ed E. Tatum, con una serie di esperimenti su un fungo ascomicete (*Neurospora crassa*), in grado di crescere su un terreno di coltura minimo (contenente solo sali minerali, saccarosio e la vitamina biotina). Partendo da questi precursori, il fungo sintetizza gli altri composti organici di cui necessita. Beadle e Tatum irradiarono alcuni campioni di *Neurospora* con raggi X, che produssero una mutazione nel loro patrimonio genetico (v. riquadro a fronte). Gli scienziati osservarono che i funghi mutanti non erano più in grado di crescere sul terreno di coltura minimo, poiché avevano perso la capacità di far

LE MUTAZIONI

Una **mutazione** è un cambiamento nella successione o nel numero delle basi di un gene. Una mutazione può avvenire in qualsiasi cellula di un organismo, ma solo quella che si verifica nei gameti entra a far parte del patrimonio ereditario dell'individuo e si trasmette da una generazione all'altra. Le mutazioni possono interessare singoli nucleotidi (mutazioni geniche) o tratti di cromosoma (mutazioni cromosomiche).

Le **mutazioni geniche**, dette anche **puntiformi**, possono insorgere spontaneamente o per rari errori durante la replicazione del DNA. Possono anche essere prodotte da alcuni composti chimici e da radiazioni. Esse comprendono:

1. la **delezione** (perdita di un nucleotide);
2. l'**inserzione** (aggiunta di un nucleotide);
3. la **sostituzione** (una base sostituisce un'altra base).

Le **mutazioni cromosomiche** sono causate da rotture all'interno dei cromosomi, spontanee o provocate in seguito a esposizione a raggi X o ad agenti chimici. Le estremità rotte tendono a ricongiungersi provocando dei cambiamenti nell'ordine dei geni. Comprendono:

1. la **traslocazione** (scambio di seg-

menti di cromosomi tra cromosomi non omologhi);

2. l'**inversione** (rotazione di 180° di un segmento di cromosoma);

3. la **delezione** (perdita di un segmento di cromosoma).

Le mutazioni cromosomiche possono anche alterare il numero dei cromosomi (**mutazioni genomiche**): si ha poliploidia o monosomia a seconda che uno o più cromosomi siano stati rispettivamente acquistati o persi.

Le mutazioni sono la principale fonte della **variabilità genetica** (v. par. 6.5).

Nel corso di milioni di anni di evoluzione (v. cap. 9), la selezione naturale ha utilizzato le mutazioni per favorire lo sviluppo di organismi ben integrati nel loro ambiente: ogni nuova mutazione altera questo equilibrio e quindi ha molte più probabilità di essere dannosa, anziché utile. In questo modo ciascuna specie è andata via via perfezionando un proprio "programma" genetico altamente specializzato.

Tuttavia un cambiamento ambientale può alterare la stabilità di una popolazione. Allora una mutazione può rivelarsi vantaggiosa (perché migliora l'adattamento della popolazione al nuovo ambiente), tanto da entrare a far parte del genoma di una specie.

avvenire una reazione metabolica catalizzata da un determinato enzima: ne conclusero che la sintesi dell'enzima in questione doveva essere sotto il controllo del gene mutato.

I risultati di queste osservazioni si possono riassumere nella teoria **un gene-un enzima**. Dal momento che un enzima è chimicamente una proteina, è lecito formulare la teoria nella forma **un gene-una proteina**.

8.4 La regolazione dei geni

Una cellula utilizza solo una parte ridotta dei propri geni, più precisamente solo quelli che codificano la sintesi delle proteine di cui ha bisogno in quel momento.

La modulazione
dell'espressione
dei geni

Negli organismi
procarioti

Negli eucarioti pluricellulari, inoltre, i diversi tipi di cellule funzionano in modo differente, perché trascrivono solamente i geni che codificano le proteine necessarie alla loro funzione. La cellula modula l'espressione dei propri geni attraverso meccanismi di regolazione, che si esplicano specialmente attraverso l'azione di molecole, come **proteine regolatrici**, o **molecole segnale** come gli ormoni.

La spiegazione del meccanismo di controllo dei geni nelle cellule procarioti si basa sul fatto che il DNA è spesso organizzato in "strutture", dette **operoni**, in cui i geni che svolgono funzioni affini (geni strutturali) sono situati l'uno vicino all'altro (v. fig. 8.1).

Un operone è formato da quattro parti:

- un **gene regolatore** che codifica una proteina, detto **repressore**;
- un **promotore**, una regione di DNA che viene riconosciuta dalla RNA-polimerasi e segna il punto di inizio della trascrizione (v. a p. 68);
- un **operatore**, che dirige l'accesso della RNA-polimerasi al promotore per la trascrizione e al quale può legarsi il repressore (bloccando in tal modo la trascrizione);
- i **geni strutturali**.

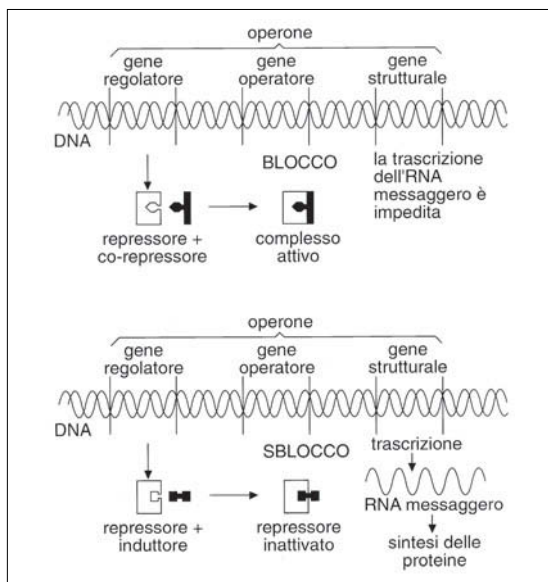


Figura 8.1

Il modello dell'operone. Sopra: nella repressione il regolatore produce un repressore che, combinandosi con un effettore negativo, blocca l'operatore e il funzionamento del gene strutturale. Sotto: nell'induzione il regolatore produce un repressore che si inattiva combinandosi con un effettore positivo. L'operatore e il gene strutturale possono funzionare.

Nei procarioti (batteri) il funzionamento dei geni è sotto il controllo di alcune sostanze presenti nell'ambiente circostante e che fungono da **effettori**.

Gli effettori positivi provocano l'induzione della trascrizione di alcuni geni, o insieme di geni, mentre quelli negativi ne provocano la repressione. Di conseguenza si verifica un aumento o una diminuzione della sintesi dei prodotti di tali geni. Il compito dell'effettore è legarsi al repressore e modificare la conformazione, così da alterarne la capacità di legarsi con l'operatore.

Effettori positivi
e negativi

Se l'effettore è positivo, questa capacità diminuisce, il repressore non si lega con l'operatore, e la RNA-polimerasi non si blocca nella trascrizione del DNA. Se invece l'effettore è negativo, il repressore si lega all'operatore e la trascrizione da parte della RNA-polimerasi è bloccata.

Anche negli eucarioti vi possono essere meccanismi di regolazione a breve termine come quello dei procarioti; ma intervengono anche meccanismi più complessi a lungo termine, che si esplicano a diversi livelli. I **controlli conformazionali** riguardano la distinzione tra le zone di cromatina attiva nella trascrizione (**eucromatina**, meno condensata) e quelle che non vengono trascritte (**eterocromatina**, zone più compatte); il **controllo trascrizionale** è effettuato da **fattori di trascrizione** o **proteine regolatrici** che attivano la trascrizione di un gene; il controllo post-trascrizionale consiste nella rimozione degli introni; il **controllo della traduzione** e della stabilità del DNA regola il numero delle copie di mRNA e la loro durata; il **controllo post-traduzionale** modifica l'attivazione delle catene polipeptidiche e la durata delle proteine.

Negli eucarioti

8.5 La ricombinazione genetica

La costituzione genetica di un organismo può essere modificata in modo casuale e "naturale", oppure artificialmente in modo mirato. Il primo fenomeno avviene tra individui della stessa specie per mezzo del crossing-over (v. a p. 77). Nei batteri, inoltre, può avere luogo tra cellule diverse grazie ai processi di trasduzione, coniugazione e trasformazione. Se invece la struttura genetica di un organismo viene alterata artificialmente, si parla di biotecnologia.

■ La ricombinazione genetica nei batteri

La **trasduzione** è operata da un fago che trasferisce una parte del DNA di un batterio a un'altra cellula batterica: un fago che ha infettato un batterio può incorporare por-

Trasduzione

Coniugazione	zioni del suo DNA e introdurlo nel cromosoma di un altro batterio che ha successivamente infettato. Nella coniugazione il DNA passa da un batterio a un altro con cui viene a contatto mediante un filamento di citoplasma. Le cellule prodotte dalla divisione del batterio che ha ricevuto il DNA avranno un cromosoma riassortito, poiché deriva anche dall'altro batterio.
Trasformazione	La trasformazione consiste nel passaggio da un batterio a un altro di un plasmide , cioè del DNA supplementare rispetto al proprio cromosoma; il plasmide porta i geni che consentono di sviluppare la resistenza agli antibiotici.

■ Le biotecnologie

L'ingegneria genetica	Le biotecnologie sono quelle tecniche che permettono di produrre sia sostanze sia servizi (per esempio, analisi, depurazione delle acque ecc.) con l'impiego di organismi viventi, cellule e loro costituenti, o mediante la loro manipolazione genetica. Propriamente, le tecniche che consentono di alterare il patrimonio genetico degli organismi vanno sotto il nome di ingegneria genetica . A differenza della ricombinazione naturale, l' ingegneria genetica altera in modo mirato il genoma di un organismo , isolando alcuni suoi geni (eventualmente modificati) e inserendoli in cellule di un'altra specie, dove si moltiplicano e sintetizzano le loro proteine. La cellula ospite (nella quale introdurre i geni) è normalmente un batterio. I vantaggi nell'uso dei batteri sono molteplici: semplicità della cellula; conoscenza dei meccanismi di ricombinazione naturale; velocità di crescita.
La tecnica del DNA ricombinante	Una delle metodologie più importanti dell'ingegneria genetica ricorre al DNA ricombinante . Questa tecnica utilizza gli enzimi di restrizione , capaci di tagliare il DNA di due organismi (per es. batterico e umano) in corrispondenza di precise sequenze, in modo tale che le estremità delle due catene siano complementari e possano appaiarsi. Altri enzimi (DNA-ligasi) uniscono tra loro le estremità dei frammenti.
Clonazione del DNA	Mediante vettori di clonazione , i più comuni dei quali sono i plasmidi , il DNA ricombinante è trasferito in una cellula batterica, dove produce la proteina corrispondente al gene umano inserito. A mano a mano che il batterio si riproduce per divisione cellulare, il DNA viene amplificato , cioè riprodotto in un gran numero di copie, ottenendo clone di cellule geneticamente identiche, dotate del DNA ricombinante.
Il cDNA	Dato che le cellule batteriche non sono in grado di rimuovere gli introni, presenti nella maggior parte dei geni degli

eucarioti, e quindi non possono esprimere il gene inserito, si utilizza di preferenza il **cDNA** (DNA complementare); questo è ottenuto mediante la **trascrittasi inversa**, un enzima estratto dai virus a RNA che catalizza la trascrizione "inversa", da un mRNA maturo a DNA. Si forma una molecola ibrida mRNA-cDNA; poi altri enzimi rimuovono l'RNA e ricostruiscono il DNA.

Un metodo alternativo alla clonazione per ottenere grandi quantità di DNA ricombinante utilizza la reazione a catena della polimerasi (PCR). La reazione a catena della polimerasi

La **polimerasi** è un **enzima in grado di sintetizzare sequenze di macromolecole partendo da monomeri**. Per esempio, la DNA-polimerasi sintetizza DNA a partire dai nucleotidi. La tecnica della reazione a catena della polimerasi riesce ad attivare in provetta lo stesso processo di replicazione del DNA che avviene nella cellula.

Le biotecnologie sono utilizzate da millenni per produrre vino, formaggio e in generale i prodotti fermentati. Hanno però assunto grande importanza solo negli anni '80 dopo che, con la scoperta del DNA e del codice genetico, si è compreso il funzionamento dei geni e si è perfezionata la tecnica del DNA ricombinante. Attualmente le biotecnologie trovano impiego nella cura della salute (produzione di sostanze che sono alla base di farmaci), nell'alimentazione (lavorazione dei prodotti, controllo della qualità e dello stato di conservazione degli alimenti), nella difesa dell'ambiente (trattamento dei rifiuti, depurazione delle acque e

Applicazioni delle biotecnologie

IL PROGETTO GENOMA UMANO

Il Progetto Genoma Umano è un programma internazionale di ricerca che si prefigge l'obiettivo di sequenziare i cromosomi umani, cioè identificare la sequenza dei nucleotidi cromosoma per cromosoma. Fu iniziato nel 1987 e ha coinvolto centri di ricerca di Stati Uniti, Inghilterra, Francia, Germania, Giappone e Cina, ciascuno con il compito di decifrare porzioni diverse di genoma.

La prima tappa del Progetto fu di localizzare i geni presenti su ciascuno dei cromosomi umani, per ottenerne una mappa; la seconda fase fu di sequenziare i geni, ossia trovare la successione delle basi su ciascun cromosoma.

Nel 2003 fu completato il sequenzia-

mento dell'intero genoma umano. In realtà è stato decodificato il 99,9% dei geni che sono patrimonio comune di tutti gli individui della specie uomo; il nuovo più difficile compito sarà di studiare il restante 0,1%, che costituisce le varianti individuali.

Il genoma umano consiste di circa 40 mila geni per complessivamente 3 miliardi di coppie di basi distribuite su 46 cromosomi.

La conoscenza del genoma umano è un altro progresso della genetica, che troverà applicazione soprattutto in campo medico, nella ricerca di terapie in grado di rimediare ai geni difettosi (*terapia genica*).

Gli OGM

nell'agricoltura (inserimento di particolari geni utili nel genoma delle piante).

Sono detti **organismi geneticamente modificati (OGM) od organismi transgenici** tutti gli organismi (batteri, piante, animali, in teoria uomo compreso) il cui genoma contiene geni estranei, introdotti per migliorare alcune funzioni o per curare alcune malattie.

8.6 Genetica umana

Gli studi di genetica umana rivelano che **la nostra specie, dal punto di vista genetico, non possiede meccanismi differenti dalle altre specie animali** con riproduzione sessuale. Perciò le conoscenze acquisite su altri animali possono essere applicate anche all'uomo, per studiare le caratteristiche individuali non attribuibili a influenze culturali e ambientali.

Per verificare la comparsa di determinati caratteri nei membri di una famiglia, i genetisti utilizzano mezzi diversi dagli incroci impiegati in studi su animali piccoli e con un breve ciclo vitale, principalmente l'analisi degli alberi genealogici. Gli obiettivi che la genetica umana si pone sono: chiarire il contributo dei geni allo sviluppo fisico individuale e diagnosticare e curare le malattie genetiche (**terapia genica**). In questo ambito di ricerca si colloca il Progetto Genoma Umano (v. riquadro a p. 95).

■ Le malattie genetiche

Le malattie ereditarie possono essere dovute ad alterazioni dei geni o ad alterazioni dei cromosomi, di solito più frequenti con l'aumentare dell'età materna.

Malattie provocate da alleli recessivi

La maggior parte delle alterazioni dei geni è causata da alleli recessivi, che si manifestano solo in individui omozigoti per il gene difettoso. Per esempio, la **galattosemia**, cioè l'intolleranza al lattosio (lo zucchero del latte), si verifica quando un gene difettoso non è in grado di sintetizzare l'enzima che converte il galattosio (un componente del lattosio) in glucosio. In assenza dell'enzima, il galattosio non viene metabolizzato e si accumula nelle cellule, danneggiandole.

Malattie provocate da alleli dominanti

Altre malattie genetiche sono provocate da alleli dominanti. Forme morbbose di questo tipo sono piuttosto rare, poiché le persone che ne sono affette muoiono spesso prima di aver raggiunto la maturità sessuale e quindi non si riproducono. Una forma che si manifesta tardivamente è invece la **corea di Huntington**, malattia gravissima che insor-

ge in età adulta. È caratterizzata da movimenti tipici, detti appunto coreici (involontari, improvvisi, a scatti, presenti a riposo e nell'esecuzione di atti volontari e assenti nel sonno) e progressiva riduzione delle capacità mentali. Dato che i sintomi compaiono in età matura, la persona che ne è affetta può aver avuto figli, il 50 per cento dei quali può manifestare la malattia, prima di conoscere le sue condizioni. Fondamentale è la prevenzione a livello di consulenza genetica (si sconsiglia di avere figli se in famiglia è presente una patologia di questo tipo).

Le anomalie cromosomiche possono interessare sia i cromosomi sessuali (v. a p. 86), o eterocromosomi, sia gli autosomi (cromosomi non sessuali).

Esempi di **anomalie dei cromosomi sessuali** sono la sindrome di Turner e quella di Klinefelter. La maggior parte delle persone affette da **sindrome di Turner**, che colpisce solo le femmine, ha 45 cromosomi invece dei normali 46: quello mancante è un cromosoma X (configurazione cromosomica X0). Le principali caratteristiche sono bassa statura, assenza o forte ritardo dello sviluppo dei caratteri sessuali secondari, assenza di mestruazioni e un certo grado di ritardo mentale. La **sindrome di Klinefelter** è caratterizzata dall'eccedenza di uno o più cromosomi X nelle cellule di un individuo di sesso maschile, per cui è presente una configurazione cromosomica XXY o, più raramente, XXXY. Si manifesta con comparsa di caratteri sessuali secondari femminili, sterilità e intelligenza al di sotto della media.

Infine, un **numero anormale di autosomi** si forma durante la meiosi per un processo di non-disgiunzione: durante la seconda divisione meiotica (v. a p. 76) la segregazione si svolge in modo anormale e un gamete può ricevere entrambe le copie di un cromosoma, oppure nessuna. Con la fecondazione lo zigote può avere 3 copie di uno stesso cromosoma (trisomia) o una copia sola (monosomia). Circa un quarto delle gravidanze con feti portatori di anomalie cromosomiche sono interrotte da un aborto spontaneo. Il caso più noto di anomalia degli autosomi, che non influisce sul normale decorso della gestazione, è la **trisomia 21**, nota anche come **sindrome di Down**, la cui incidenza aumenta con l'aumentare dell'età materna e in caso di parente prossimo affetto da tale sindrome. Dovuta alla presenza di 3 copie del cromosoma 21, si manifesta con un aspetto fisico caratteristico (taglio degli occhi orientaleggiante, lineamenti minuti, parte posteriore della testa appiattita, mani piccole e tozze) e ritardo mentale di grado variabile.

Malattie legate ai cromosomi sessuali

Anomalie del numero degli autosomi

La sindrome di Down

GLOSSARIO

DNA ricombinante

Molecola di DNA che deriva dall'inserimento di un frammento di DNA di una specie all'interno del DNA di un'altra specie.

Ingegneria genetica

Insieme delle tecniche di manipolazione genetica che alterano la costituzione genetica di un organismo. Nei secoli scorsi si ricorreva a incroci selettivi. Attualmente la tecnica

più impiegata è quella del DNA ricombinante.

Mutazione

Cambiamento nella composizione di un singolo gene (mutazione genica) o nella struttura di un cromosoma (mutazione cromosomica).

Genoma

L'insieme dei geni contenuti in un singolo corredo di cromosomi di un organismo.

TEST DI VERIFICA

1 Nell'operone, il repressore si lega:

- a** al promotore;
- b** all'operatore;
- c** al gene regolatore.

2 La cellula regola l'attività dei propri geni:

- a** perché un continuo utilizzo potrebbe provocare una mutazione;
- b** per produrre solo le proteine che servono;
- c** solo in alcuni momenti del ciclo cellulare.

3 Gli enzimi di restrizione:

- a** tagliano il DNA in corrispondenza di particolari sequenze nucleotidiche;
- b** saldano le estremità del DNA umano a quelle del DNA batterico;
- c** impediscono la trascrizione di un gene.

4 Quali sono le modalità naturali di ricombinazione genetica nei batteri?

5 Qual è la differenza tra la ricombinazione naturale dei geni e la biotecnologia?

6 Perché le malattie genetiche causate da alleli recessivi sono più frequenti di quelle dovute ad alleli dominanti?

R

1 b; 2 b; 3 a; 4 v. par. 8.5; 5 v. par. 8.4; 6 v. par. 8.6; 9

EVOLUZIONE E DIVERSITÀ DEI VIVENTI

- 9 L'evoluzione
degli organismi
 - 10 La storia della vita
sulla Terra
 - 11 Introduzione ai viventi:
principi di classificazione
 - 12 Gli organismi unicellulari:
monere e protisti
 - 13 Le piante e i funghi
 - 14 Il regno degli animali
-

9 L'evoluzione degli organismi

*L'idea di **evoluzione** degli organismi è molto antica, ma, dopo secoli di abbandono, fu elaborata in modo scientifico solo nell'800, grazie all'opera di Darwin e Wallace. Basata sui concetti di **variabilità**, **selezione naturale** e lotta per l'esistenza, la teoria evolutiva fu perfezionata con lo sviluppo di nuove discipline biologiche, soprattutto della genetica: oggi è una delle teorie fondamentali della biologia.*

9.1 Il concetto di evoluzione

Alla luce della teoria di Darwin e Wallace, per **evoluzione** si intende il **processo** attraverso cui le diverse specie di **viventi** derivano da forme di vita **preesistenti**, in seguito a graduali modificazioni, o **variazioni geniche**, trasmesse ereditariamente nel corso del tempo in base a un meccanismo determinato dalla **selezione naturale**: sopravvivono e si assicurano una discendenza quegli individui che presentano variazioni favorevoli, tali cioè da renderli **meglio adatti** a **fronteggiare** le condizioni ambientali.

■ Il pensiero evoluzionistico

Un'idea di evoluzione dei viventi era presente già nelle opere di filosofi greci e di poeti latini. Per quasi duemila anni, tuttavia, dominò in contrasto il pensiero del filosofo e naturalista greco Aristotele (384-322 a.C.), che ordinava tutti gli organismi lungo una "scala della natura": ai gradini più bassi si collocava la materia inanimata, mentre l'ultimo gradino era occupato dall'uomo, secondo uno schema definito già dalla creazione.

Le idee di Aristotele confluirono in seguito nel pensiero cristiano, e fino all'illuminismo il pensiero scientifico rimase cristallizzato nella teoria della immutabilità delle specie (fissismo), create all'inizio da una mente divina (creazionismo). Solo nell'800, con lo sviluppo di scienze come la geologia e la paleontologia, si riaccese la discussione sull'evoluzione dei viventi. Molte erano, infatti, le prove che andavano accumulandosi in favore dell'evoluzione:

- l'esplorazione di nuove terre mostrava una grande varietà di forme viventi;
- i fossili di specie estinte mostravano molte somiglianze con organismi viventi;
- l'età della Terra, stimata fino allora in poche migliaia di an-

ni, si rivelò molto più antica, tale da consentire un intervallo di tempo sufficiente per il realizzarsi di graduali modificazioni nelle specie.

Una delle prime teorie evoluzionistiche fu proposta dal biologo e naturalista francese **J.-B. de Lamarck** (1774-1829). La teoria di Lamarck si basa su due assunti principali:

- **uso e non uso degli organi**: gli organi di un animale non ancora adulto possono svilupparsi o atrofizzarsi in rapporto al loro minore o maggiore uso;

- **ereditarietà dei caratteri acquisiti**: le modificazioni dei caratteri acquisiti durante la vita dell'individuo possono essere trasmesse ai figli.

L'esempio più famoso addotto da Lamarck per spiegare la sua teoria è quello della giraffa. Essa avrebbe sviluppato, nel corso di generazioni, un collo lungo nel tentativo di raggiungere le foglie alte degli alberi (meno soggette a esaurirsi di quelle dei rami più bassi).

La teoria di Lamarck, oggi respinta perché non suffragata da valide prove sperimentali, ha tuttavia il merito di aver sottolineato l'importanza della **variabilità dei caratteri ereditari nei meccanismi evolutivi**.

L'ipotesi di Lamarck

9.2 La teoria dell'evoluzione di Darwin-Wallace

Una spiegazione delle cause dell'evoluzione e la formulazione di una teoria su solide basi scientifiche fu merito dei naturalisti inglesi Charles Darwin (1809-1882) e Alfred Russel Wallace (1823-1913). Contemporaneamente e indipendentemente l'uno dall'altro, essi elaborarono idee analoghe, che furono esposte nel 1858 in due saggi passati quasi inosservati. Nel 1859 Darwin pubblicò le sue conclusioni nell'opera *L'origine delle specie*, che, contrariamente ai saggi precedenti, ebbe subito grande risonanza (per questo motivo e anche per la superiore statura scientifica di Darwin, la teoria dell'evoluzione, o darwinismo, è specialmente legata al suo nome).

Darwin e Wallace basavano il loro pensiero su numerose osservazioni dirette (compiute soprattutto durante viaggi in regioni tropicali), che evidenziavano in particolare:

- la grande varietà di specie presenti in una stessa regione;
- il perfetto adattamento di queste specie al diverso tipo di habitat e di alimentazione.

Importanti furono inoltre gli spunti forniti da dottrine in precedenza elaborate in ambito geologico (Lyell) e demografico-economico (Malthus). Secondo il principio dell'attualismo del geologo inglese C. Lyell (1797-1875) **il modellamento del-**

"L'origine delle specie"

Le osservazioni naturalistiche

L'apporto della geologia e della demografia economica

la Terra è il risultato non di immani catastrofi, come terremoti o eruzioni gigantesche, ma di **forze naturali lente e continue**, sempre all'opera. Analogamente, in campo biologico piccole variazioni di forma da una generazione all'altra avrebbero potuto formare, nel corso del tempo geologico, tutte le specie animali e vegetali che conosciamo. Secondo la teoria demografica dell'economista inglese T. Malthus (1766-1834), **le popolazioni umane tendono a crescere in progressione geometrica**, mentre le risorse alimentari in natura crescono in progressione aritmetica, **comportando una scarsità di risorse a danno degli individui più deboli**, che soccombono. Da qui l'idea di una continua lotta per l'esistenza, generalizzabile a tutti gli organismi viventi, e il cui risultato sarebbe quello di favorire i più adatti (selezione naturale).

■ L'evoluzione per selezione naturale

La spiegazione dell'evoluzione di Darwin-Wallace, nota come **teoria dell'evoluzione per selezione naturale**, può essere così riassunta:

I punti fondamentali della teoria dell'evoluzione

- **fra gli individui di una stessa specie vi è grande variabilità genetica** (che si manifesta in piccole differenze nei caratteri, quali corporatura, altezza, pigmentazione della pelle, colore degli occhi ecc.);
- **le variazioni individuali devono essere ereditabili**, perché i figli sono simili ai genitori;
- tutti gli organismi tendono a moltiplicarsi, ma l'ambiente non permette una crescita indiscriminata, per cui **le dimensioni di una popolazione sono frenate dalla mortalità (selezione naturale)**;
- sopravvivono e **si riproducono più facilmente gli individui che hanno raggiunto un migliore adattamento all'ambiente** in cui vivono, e che quindi sono favoriti nella lotta per l'esistenza;
- con questi meccanismi, **le specie nel tempo si evolvono, dando origine a nuove specie**.

Darwin conosceva le tecniche della selezione artificiale, il mezzo attuato da secoli da allevatori e coltivatori per migliorare le razze economicamente utili, e ipotizzò che un meccanismo simile potesse verosimilmente agire anche in natura. Non conosceva invece le leggi dell'ereditarietà (gli studi di Mendel, suo contemporaneo, passarono quasi inosservati fino ai primi del '900) e non seppe quindi spiegare in particolare come si origina la variabilità di caratteri (sia fisici, sia comportamentali) sulla quale avrebbe dovuto agire la selezione naturale.

Variazione genetica e ambiente

La teoria dell'evoluzione ha comunque il merito di aver sottolineato che **i nuovi caratteri si originano indipenden-**

temente dall'ambiente (cioè non è l'ambiente a creare nuovi caratteri, come sosteneva Lamarck), **ma**, una volta comparsi, **sono selezionati dall'ambiente**. L'evoluzione è quindi diretta dalla selezione naturale, ma **procede in modo casuale**.

La teoria dell'evoluzione ebbe grande impatto sul pensiero dell'800 e, in particolare, sulla biologia, di cui rimane ancora oggi una delle teorie unificatrici, perché permette di spiegare e di organizzare in modo logico tutte le conoscenze delle diverse discipline.

9.3 Le prove dell'evoluzione

Dopo la morte di Darwin la teoria evolutiva fu sostenuta con fermezza o fortemente contestata. Tuttavia, molti punti oscuri della teoria sono stati chiariti, e **sono state confermate numerose prove a sostegno dell'evoluzione**. Diverse scienze hanno contribuito a fornire le prove alla teoria dell'evoluzione: la paleontologia, l'anatomia comparata, l'embriologia, la biochimica, la biogeografia.

- **La testimonianza dei fossili**: il loro studio rivela una **graduale successione di forme che variano nel tempo**, dalle più semplici alle più complesse: gli strati rocciosi più superficiali e quindi più recenti contengono organismi più simili a quelli attuali; quelli più profondi, e più antichi, forme con maggiori differenze.

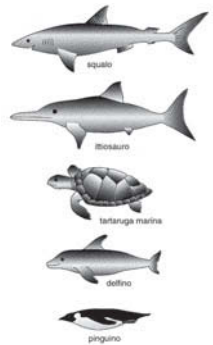
- **L'analogia delle strutture**: molte specie non imparentate che vivono nello stesso ambiente **mostrano strutture simili nella morfologia esterna, ma di diversa origine anatomica**; per esempio, le pinne delle foche (mammiferi) e dei pinguini (uccelli). Questa convergenza evolutiva (v. fig. 9.1) dimostra che la selezione naturale ha favorito in organismi diversi, presenti in uno stesso ambiente, adattamenti simili.

- **L'omologia fra strutture diverse**: in molte specie adattate ad ambienti diversi si osservano **strutture morfologiche diverse, ma con una struttura di base simile**; questo confermerebbe la derivazione da un comune antenato (per esempio, l'arto dei tetrapodi è formato dalle stesse ossa, modificate dall'adattamento nel corso dell'evoluzione in ali o pinne).

- **Presenza di strutture vestigiali, o residuali**: in alcune specie si riconoscono organi molto ridotti, non più funzionali, ben sviluppati invece in altre specie. Anche in questo caso sarebbero **resti di una comune struttura ancestrale non più utile all'adattamento** (per esempio, nell'uomo le ossa del coccige sarebbero "avanzi" della coda dei mammiferi).

Figura 9.1

La selezione naturale ha favorito in organismi diversi, presenti in uno stesso ambiente, adattamenti simili (convergenza evolutiva).



L'omologia di strutture diverse

Strutture vestigiali, o residuali

Somiglianza degli stadi embrionali

Basi biochimiche comuni

L'enorme diversità delle specie

Distribuzione geografica

● **La somiglianza degli stadi embrionali precoci** di animali di gruppi diversi si spiega ammettendo un lontano antenato comune (v. fig. 9.2).

● **Le basi biochimiche della vita** (DNA, proteine ecc.) **sono comuni a tutti gli esseri viventi**: questo confermerebbe una derivazione comune di tutti i viventi da uno stesso organismo primigenio.

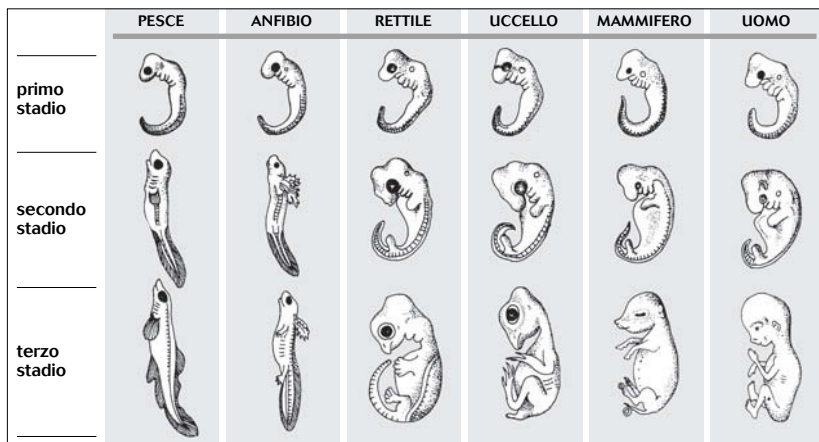
● **L'enorme diversità di specie esistenti**: i diversi gradi di somiglianza permettono di **stabilire legami evolutivi** più o meno stretti e **ricostruire la storia evolutiva degli organismi**. Su questi caratteri comuni si basa anche la classificazione degli esseri viventi, che rispecchia lo sviluppo delle grandi linee evolutive. Oggi, le tecniche di sequenziamento del DNA (v. a p. XXX) permettono un confronto diretto e molto preciso dei geni di specie diverse.

● **La distribuzione geografica dei viventi**: alcune specie si trovano solo in una regione isolata o in un dato continente. Questo può essere spiegato dalla **diversa storia evolutiva** delle singole specie, avvenuta dopo che sono state **separate geograficamente da eventi geologici**.

● **L'evoluzione in atto**: a conferma della continuità del processo evolutivo basterebbero alcuni esempi di **modificazioni di specie osservati in brevi intervalli di tempo**. Per esempio, la rivoluzione industriale ha favorito le specie che si sono adattate a un nuovo ambiente, più ricco di fumi inquinanti (melanismo industriale); l'uso dei pesticidi ha favorito gli insetti resistenti; l'uso degli antibiotici la resistenza di alcuni ceppi batterici.

Figura 9.2

Stadi embrionali di vertebrati. È evidente l'affinità morfologica nel primo stadio, mentre nel secondo e nel terzo si manifestano e differenziano i caratteri tipici di ciascuna specie.



9.4 La teoria moderna dell'evoluzione

Grazie agli sviluppi della genetica all'inizio del '900 si scoprì che le caratteristiche ereditarie sono controllate dai geni, localizzati nei cromosomi della cellula.

Grande importanza fu data anche allo studio statistico della variabilità genetica di una popolazione. Il matematico inglese G.H. Hardy e il medico tedesco W. Weinberg definirono, indipendentemente, le condizioni di stabilità o di equilibrio di una popolazione: si tratta della **legge di Hardy-Weinberg** secondo cui, in mancanza di forze perturbatrici, cioè **in condizioni di equilibrio, le frequenze relative di ciascun allele di una popolazione si trasmettono inalterate di generazione in generazione.**

In natura, tuttavia, è difficile che una popolazione sia perfettamente in equilibrio, perché si verifica sempre almeno una delle seguenti condizioni "perturbatrici":

- mutazioni;
- dimensioni piccole;
- flusso genico
- accoppiamenti non casuali;
- tra popolazioni;
- selezione naturale.

Pertanto la legge di Hardy-Wienberg può essere una conferma in termini matematici del potenziale evolutivo di una popolazione: perché vi sia un'evoluzione, occorre infatti che nel corso delle generazioni le frequenze alleliche di una popolazione non rimangano costanti, cioè che la popolazione non sia in equilibrio.

Verso la fine degli anni '40, in seguito alle conoscenze della genetica, della statistica, della biologia e della genetica molecolari fu così possibile definire una formulazione sintetica della teoria dell'evoluzione: **fra gli organismi di una popolazione esiste una certa variabilità individuale, provocata dall'azione costante di mutazioni e dalla ricombinazione dei geni che si verifica a ogni generazione; tale variabilità è casuale e non orientata e su di essa agisce come fattore direttivo principale la selezione naturale.**

Lo studio statistico della variabilità genetica in condizioni di equilibrio

La formulazione sintetica della teoria evolutiva

9.5 I fattori dell'evoluzione

L'evoluzione è, in sintesi, il cambiamento genetico di una popolazione. I principali fattori coinvolti nell'evoluzione sono dunque: popolazione, variabilità e selezione.

■ La popolazione

La popolazione è l'insieme di individui di una stessa specie che vivono in una medesima area.

Pool genico
e frequenza allelica

Ogni individuo possiede un corredo di geni che costituisce il suo genotipo e, interagendo con l'ambiente, ne definisce il fenotipo, cioè i caratteri morfologici e comportamentali. L'insieme dei geni (e degli alleli, v. a p. 87) di tutti gli individui di una popolazione costituisce il **pool genico** della popolazione; la **frequenza allelica** è invece la proporzione con cui i diversi alleli sono presenti nella popolazione. Compito della genetica delle popolazioni è studiare la frequenza, la distribuzione e l'ereditarietà dei geni di una popolazione.

■ La variabilità

La variabilità
nell'individuo

In un individuo le fonti della variabilità genica sono le mutazioni (v. a p. 91) e la ricombinazione genetica durante la riproduzione sessuale.

Le mutazioni

Le **mutazioni** sono rari cambiamenti dell'informazione genetica: molti non hanno effetti immediati sull'organismo, altri sono dannosi e pochi sono benefici: non sono quindi la causa primaria dell'evoluzione, ma sono fonte di nuovi alleli, su cui possono intervenire altri agenti dell'evoluzione.

La ricombinazione
genetica

La **ricombinazione genetica** si produce durante la riproduzione sessuale all'atto della meiosi, quando i cromosomi omologhi sono distribuiti a caso nei gameti; oppure durante il crossing-over, con scambio di porzioni di cromosomi; o infine all'atto della fecondazione, per l'unione casuale di un gamete maschile e uno femminile.

La variabilità
in una popolazione:
migrazione
e deriva genetica

In una popolazione, fonti di variabilità sono la migrazione e la deriva genetica.

La **migrazione è intesa come flusso di geni tra popolazioni** (e non solo "spostamento" fisico di una popolazione): per esempio, la "migrazione" di un maschio dominante in un nuovo branco fornisce nuovi geni al pool genico del branco. La migrazione può distribuire alleli vantaggiosi nelle diverse popolazioni di una specie e allo stesso tempo contribuisce a mantenere le caratteristiche della specie in tutto il territorio. La **deriva genetica** è la fluttuazione della frequenza allelica in una piccola popolazione dovuta a un evento casuale.

Il meccanismo
a "collo di bottiglia"

Nel **meccanismo detto a "collo di bottiglia"** l'evento casuale è determinato da una **notevole riduzione del numero degli individui della popolazione** (per esempio, per malattia o carestia): se la popolazione non si estingue, la frequenza allelica delle future generazioni sarà determinata dal patrimonio dei pochi individui rimasti.

L'"effetto
del fondatore"

Analogo è **"l'effetto del fondatore"**: se **pochi individui colonizzano una nuova zona e rimangono isolati**, da quei pochi pionieri deriverà una nuova popolazione con frequenze alleliche diverse da quella di origine. In una popolazione am-

pio è meno probabile che questo alteri le frequenze geniche in modo da determinare un cambiamento apprezzabile nella popolazione, cioè un'evoluzione. In una popolazione di pochi individui, invece, la frequenza di alcuni alleli è bassa, per cui avvenimenti casuali possono facilmente eliminarli dal pool genico.

■ La selezione naturale

Uno dei meccanismi cardinali della teoria evolutiva è la **selezione naturale**: l'insieme dei processi che all'interno di una popolazione consentono ad alcuni individui di sopravvivere e riprodursi.

Gli individui in cui si manifesta un carattere favorevole all'ambiente possiedono un maggiore **valore adattativo**, o fitness, e sono dunque "selezionati": hanno cioè più possibilità di riprodursi rispetto al resto della popolazione e nelle generazioni successive sarà presente un maggior numero di individui che possiedono quel carattere "favorevole" (**riproduzione differenziale**).

Valore adattativo
e riproduzione
differenziale

In questo modo la selezione naturale porta a una graduale modificazione della composizione genetica della popolazione, nella quale i caratteri con maggiore fitness si manifesteranno con frequenza sempre maggiore. Nella popolazione si verifica allora una pressione di selezione che modifica la distribuzione dei fenotipi, cambiando la posizione nella popolazione del carattere medio più frequente.

La selezione naturale non provoca cambiamenti genetici negli individui, ma, agendo sulla loro possibilità di sopravvivenza e sulla capacità riproduttiva, controlla indirettamente la variabilità genetica, per cui l'evoluzione si manifesta nella popolazione.

I cambiamenti evolutivi non sono necessariamente "buoni" o finalizzati, ma solo preferibili in quel momento e in quell'ambiente: il risultato della selezione naturale è quindi "solo" l'adattamento all'ambiente, sia alla sua componente abiotica (caratteristiche fisico-climatiche), sia a quella biotica (costituita dagli organismi). Nel riquadro a pagina 108 sono descritti alcuni meccanismi particolari di selezione.

9.6 Il concetto di specie e la speciazione

La modificazione di una popolazione per selezione naturale può procedere fino al punto in cui le diversità della popolazione attuale rispetto a quella originaria saranno tali da poter considerare la popolazione attuale come una nuova specie.

Dal punto di vista biologico, **si definisce specie l'insieme** Definizione di specie

ALCUNI MECCANISMI PARTICOLARI DI SELEZIONE

Alcuni interessanti meccanismi selettivi sono quelli che agiscono a livello delle interazioni tra organismi.

La competizione tra individui della stessa specie per le medesime risorse è uno dei meccanismi più comuni e diretti di selezione.

La **coevoluzione** è la continua reciproca interazione tra due specie, ciascuna delle quali esercita una pressione selettiva sull'altra. Per esempio, l'evoluzione della corolla dei fiori è stata determinata, e a sua volta ha determinato l'evoluzione degli apparati boccali degli insetti

che da essa traevano il nettare; nella predazione si instaura una coevoluzione tra predatore e preda, per cui il predatore è costretto a sviluppare nuove strategie di attacco in seguito al perfezionamento di quelle di difesa della preda (o viceversa). La **selezione sessuale** è la scelta del compagno attuata da alcune specie di pesci e da molte specie di uccelli e mammiferi. È evidente che alcune caratteristiche del maschio (colori appariscenti o un certo tipo di corteggiamento) preferite dalle femmine saranno determinanti del suo successo riproduttivo.

di organismi con caratteristiche simili in grado di accoppiarsi e dare prole feconda; gli individui appartenenti a una stessa specie hanno un patrimonio genetico (pool genico) comune. Fra gli individui di una stessa specie si osserva tuttavia, come abbiamo visto, una certa variabilità: ciascuna specie possiede dunque le potenzialità per una continua evoluzione, in relazione alle modificazioni ambientali.

■ I meccanismi della speciazione

Il processo che porta alla formazione di una nuova specie prende il nome di speciazione. **Si forma una nuova specie quando i componenti di una popolazione hanno subito cambiamenti genetici (*divergenza*) tali per cui non possono più accoppiarsi tra loro o comunque dare prole feconda (*isolamento riproduttivo*).**

I meccanismi della speciazione che favoriscono la divergenza sono ricollegabili all'isolamento geografico, alla radiazione adattativa e alla poliploidia.

● **Isolamento geografico.** Due popolazioni di una stessa specie rimangono separate da una barriera fisica per lungo tempo. Questa barriera può essere dovuta a eventi geologici di grande portata, come la deriva dei continenti, o di portata minore, come la presenza di una catena montuosa, di un fiume o di una colata lavica. Se l'isolamento persiste per lungo tempo, ogni popolazione sviluppa mutazioni differenti e quindi una differente evoluzione e, anche se ricongiunte, non saranno più in grado di accoppiarsi tra loro.

● **Radiazione adattativa.** Diverse popolazioni di una specie invadono nicchie ecologiche differenti e adattandosi si evolvono in nuove specie in tempi relativamente brevi. La ra-

La speciazione:
formazione di una
nuova specie

Isolamento
geografico

Radiazione
adattativa

diazione adattativa avviene, per esempio, nel caso di colonizzazione di nuovi ambienti o quando si perfeziona un adattamento nuovo (come il sangue caldo dei mammiferi).

● **Poliploidia.** La poliploidia è costituita dalla presenza in alcuni individui di copie multiple di cromosomi, invece del numero diploide comune alla maggior parte delle specie animali e vegetali. Si osserva piuttosto frequentemente nelle piante, quando una cellula uovo fecondata duplica i cromosomi, ma non si divide in due cellule figlie. Gli individui poliploidi sono ibridi in genere più vigorosi dei genitori, ma sono sterili: infatti la progenie derivata dalla fecondazione di un gamete poliploide con numero doppio di cromosomi e un gamete “normale” aploide con un numero singolo di cromosomi avrà un numero dispari di cromosomi; questi non riescono ad apparirsi, non possono portare a compimento la meiosi e di conseguenza produrre gameti. Gli individui poliploidi possono tuttavia riprodursi in modo asessuato e dare così origine piuttosto velocemente a una nuova specie.

Poliploidia

■ Il mantenimento dell'isolamento riproduttivo

La nuova specie, una volta differenziata, è importante che mantenga l'isolamento riproduttivo con le altre specie; questo può avvenire con meccanismi prezigotici, cioè che impediscono l'accoppiamento, o postzigotici, cioè che impediscono di generare prole feconda.

Esempi di meccanismi prezigotici sono: 1. l'**isolamento geografico**, quando vi è una barriera fisica; 2. l'**isolamento ecologico**, quando vi è un preciso adattamento a nicchie diverse; 3. l'**isolamento comportamentale**: due popolazioni della stessa specie che vivono nello stesso luogo possono sviluppare un diverso comportamento riproduttivo (diverso periodo riproduttivo, diversi richiami o rituali di corteggiamento); 4. l'**incompatibilità meccanica**, quando due popolazioni sviluppano differenze morfologiche delle strutture riproduttive (per esempio, nelle piante la posizione di stami e pistilli nei fiori).

Meccanismi d'isolamento prezigotici

I meccanismi di isolamento postzigotici comprendono: 1. l'**incompatibilità genetica**, quando lo spermatozoo non può raggiungere la cellula uovo; 2. la **debolezza degli ibridi**, che non sopravvivono; 3. la **sterilità degli ibridi**, che non si riproducono.

Meccanismi d'isolamento postzigotici

■ Le estinzioni

Gli stessi meccanismi dell'evoluzione che possono portare alla formazione di nuove specie possono condurre all'**estinzione** di altre, che non hanno saputo adattarsi a nuove

Le estinzioni
di massa

condizioni ambientali o alla convivenza con nuove specie (per esempio, di predatori). Dall'inizio della vita sulla Terra, molte specie non sono state in grado di continuare la loro evoluzione e nel tempo sono lentamente scomparse.

In alcuni periodi geologici, tuttavia, si sono registrate **estinzioni quasi contemporanee di un gran numero di specie differenti**. Queste spettacolari estinzioni di massa fanno pensare ad avvenimenti catastrofici particolari: per esempio, le estinzioni della fine del Mesozoico in cui scomparvero anche i grandi dinosauri sarebbero state provocate dagli effetti della caduta di un grande meteorite.

Le cause comuni
dell'estinzione

I più comuni **fattori responsabili delle estinzioni**, tuttavia, sono in genere meno vistosi: innanzitutto **la distribuzione localizzata e l'eccessiva specializzazione della specie**, che non offrono molte possibilità di adattamento in caso di variazioni ambientali; cause più dirette di estinzione sono **la competizione tra specie, la comparsa di nuovi predatori** (tra cui ha avuto e ha un ruolo fondamentale l'uomo) o **parassiti, la distruzione dell'habitat**.

9.7 Microevoluzione e macroevoluzione

Microevoluzione

Quasi tutti i processi biologici possono essere studiati a diversi livelli. Anche per l'evoluzione si parla di una microevoluzione e di una macroevoluzione.

La microevoluzione si occupa dei cambiamenti che avvengono in tempi brevi nell'ambito di una specie (mutazioni, deriva genetica, selezione naturale). Un esempio molto studiato è la modificazione della farfalla *Biston betularia* in seguito all'inquinamento.

Macroevoluzione

La macroevoluzione si occupa dei grandi cambiamenti che sono **avvenuti in tempi lunghi**: per esempio, quelli che hanno portato alla diversificazione di gruppi di specie, come la differenziazione dei vertebrati dagli invertebrati o dei mammiferi dai rettili.

L'evoluzione
molecolare

A un differente livello di organizzazione, oggi si studia anche **l'evoluzione molecolare**, che cerca le **affinità nelle diverse specie delle proteine e del DNA**, le molecole più complesse e importanti negli esseri viventi.

Tutti questi studi permettono di valutare il grado di somiglianza anche a livello genetico dei diversi organismi e tracciare con sempre maggiore precisione la storia della vita sulla Terra.

GLOSSARIO

Analogia

Organi di specie diverse simili nella funzione e nella morfologia esterna, ma di diversa origine.

Coevoluzione

Continua e reciproca interazione tra due specie, ciascuna delle quali esercita una pressione selettiva sull'altra.

Deriva genetica

Fluttuazione della frequenza allelica in una piccola popolazione dovuta a un evento casuale.

Divergenza

Differenza genetica nei componenti di una popolazione.

Evoluzione

Processo attraverso cui le diverse specie viventi derivano da forme di vita preesistenti in seguito a graduali modificazioni a variazioni genetiche, nel corso del tempo.

Frequenza allelica

La proporzione relativa dei diversi alleli (cioè il modo in cui si presentano le due forme di un gene nel patrimonio genetico) all'interno di una popolazione determinata.

Isolamento riproduttivo

Meccanismo per cui due individui non possono più accoppiarsi tra loro o comunque dare prole feconda.

Omologia

Organi di specie diverse diversi nella morfologia esterna, ma di uguale origine embriologica.

Selezione naturale

Insieme dei processi che all'interno di una popolazione consentono ad alcuni individui di sopravvivere e riprodursi.

Speciazione

Processo che porta alla formazione di una nuova specie.

TEST DI VERIFICA

1 L'evoluzione darwiniana si basa:

- a sulle somiglianze tra le specie;
- b sulle mutazioni;
- c sullo studio dei fossili;
- d sulla selezione naturale.

2 Il braccio di un uomo è omologo:

- a all'ala di una farfalla;
- b al tentacolo di un polpo;
- c all'ala di un uccello;
- d alla pinna di una foca.

3 La fonte della variabilità di una popolazione è dovuta a:

- a mutazioni;
- b migrazioni;
- c selezione naturale;
- d deriva genetica.

4 La selezione naturale favorisce:

- a l'individuo più grande e forte;
- b la specie più numerosa;
- c l'individuo meglio adattato all'ambiente in cui vive;
- d la popolazione con maggiore variabilità.

5 La selezione naturale agisce:

- a sul fenotipo di un individuo;
- b sul genotipo di un individuo;
- c sulla popolazione;
- d sulla specie.

6 La deriva genetica è un processo:

- a di selezione sessuale;
- b diretto dalla selezione naturale;
- c guidato dall'evoluzione;
- d casuale.

10 La storia della vita sulla Terra

La comparsa delle prime forme viventi fu preceduta, secondo le ipotesi ritenute più attendibili, da una fase detta **evoluzione prebiotica**, in cui si formarono le molecole organiche necessarie alla costruzione del materiale cellulare. Dalle forme di vita ancestrali consistenti di **organismi procarioti**, si svilupparono nel mare organismi dotati di **cellule eucarioti vegetali** (alghe), capaci di fotosintesi, e **animali** (invertebrati marini) progenitrici delle **piante** e degli **animali**, che grazie alla presenza di ossigeno nell'atmosfera poterono a un certo punto passare sulla terraferma. Nel percorso evolutivo degli animali, **la tappa più recente è la comparsa dei mammiferi**, nel cui ambito si diversificarono i primati, l'ordine al quale appartiene l'uomo. L'evoluzione dell'uomo moderno si compì attraverso un insieme di eventi detto **ominazione**.

10.1 Dall'evoluzione prebiotica alle prime cellule

Per evoluzione prebiotica, precedente la comparsa della vita, si intende l'evoluzione chimica che ha portato alla formazione di composti organici partendo da molecole **inorganiche**. Questo processo si è svolto nel corso del primo miliardo di anni a partire dalla formazione della Terra (avvenuta circa 4600 milioni di anni fa).

Per spiegare la serie di eventi con cui si sarebbe svolta l'evoluzione prebiotica, gli scienziati hanno proposto diverse ipotesi (v. riquadro). Secondo una ricostruzione plausibile **l'atmosfera della Terra primordiale era composta in prevalenza da idrogeno, metano, ammoniaca, vapor acqueo e diossido di carbonio** (anidride carbonica); l'ossigeno era invece presente in quantità trascurabile (per questo si dice che l'atmosfera era riducente). La radiazione solare e i fulmini fornivano l'energia necessaria per spezzare i legami di sole molecole inorganiche e formare molecole organiche semplici. Queste ultime, in assenza di ossigeno (con cui avrebbero reagito componendosi), ebbero modo di accumularsi in bacini d'acqua calda. Si formò così il cosiddetto **brodo primordiale**.

Successivamente, **le molecole nel brodo primordiale** (tra cui amminoacidi, lipidi, zuccheri semplici) **si sarebbero aggregate in strutture sferiche, chiamate microsfe**re, ipotiz-

L'atmosfera
primordiale

Il brodo primordiale

Le microsfe

L'EVOLUZIONE PREBIOTICA RIPRODOTTA IN LABORATORIO

Negli anni '20 il biochimico russo A. Oparin (1894-1980) e il biologo inglese J. Haldane (1892-1964) formularono l'ipotesi secondo cui in un'atmosfera riducente comuni reazioni chimiche possono produrre molecole organiche a partire da molecole inorganiche.

Trent'anni più tardi (1953) lo scienziato americano S. Miller (n. 1930) verificò sperimentalmente quest'ipotesi. Egli ideò un'apparecchiatura nella quale i gas dell'atmosfera primitiva erano sottoposti, in assenza di ossigeno, a scariche elettriche. Miller constatò la formazione di molecole organiche, tra cui alcuni amminoacidi.

Ancora negli anni '50 lo scienziato americano S. Fox riuscì a ottenere le microsfe-

re. Egli sperimentò che, riscaldando degli amminoacidi in assenza di ossigeno, si formano spontaneamente dei polipeptidi, che egli chiamò **protenoidi**. Messi in acqua, i protenoidi costituiscono una specie di doppia pellicola che circonda una piccola vescicola, la microsfera.

Secondo ipotesi successive, un ruolo fondamentale sarebbe stato svolto da minerali argillosi che, essendo dotati di attività catalitica, avrebbero facilitato l'aggregazione delle semplici molecole organiche nei corrispondenti polimeri.

Altri scienziati ancora propongono la teoria della **panspermia**, secondo la quale la vita è approdata sulla Terra proveniente dallo spazio.

zate come le prime cellule. Ogni microsfera era dotata di una membrana che separava l'ambiente interno da quello esterno; poteva assorbire del materiale (nutrimento) dall'ambiente esterno, crescere di dimensioni e replicarsi.

10.2 Dalla cellula procariote alla cellula eucariote

In base ai resti fossili rinvenuti, **le prime cellule viventi comparvero circa 3900 milioni di anni fa**. Si tratta di **cellule procarioti anaerobiche ed eterotrofe**, riconducibili a batteri (v. tab. 10.1). Questi si nutrivano dei composti organici presenti nell'ambiente e ricavano l'energia necessaria al proprio mantenimento grazie a processi di fermentazione. Il progressivo impoverimento delle sostanze nutritive nel brodo primordiale favorì quelle cellule che, per sintetizzare i composti organici, avevano sviluppato la capacità di attuare la fotosintesi, cioè utilizzare il diossido di carbonio quale fonte alternativa di carbonio e la radiazione solare per ricavare l'energia necessaria a questo processo. Comparvero così insieme alla fotosintesi **le prime cellule autotrofe, i cianobatteri**.

La trasformazione fotosintetica dell'acqua e del diossido di carbonio in composti organici libera ossigeno come sottoprodotto. L'atmosfera iniziò così ad arricchirsi di ossigeno e si crearono le condizioni favorevoli per l'evoluzione dei batteri aerobici, cioè in grado di effettuare la respirazione cel-

I cianobatteri
e la produzione
di ossigeno

Tabella 10.1 La storia della vita sulla Terra

ERA	PERIODO	EPOCA	ANNI FA (milioni)	EVENTI BIOLOGICI PRINCIPALI
Precambriano			4600-3500 3500-590	Nascita delle prime cellule viventi; dominio dei batteri; comparsa della fotosintesi e sviluppo di ossigeno nell'atmosfera; prime alghe e invertebrati marini a corpo molle
Paleozoico	Cambriano		590-505	Diffusione delle alghe marine primitive; sviluppo della maggior parte dei tipi di invertebrati marini
	Ordoviciano		505-438	Predominio degli invertebrati marini, in particolare artropodi e molluschi; primi pesci, funghi; invasione delle terre emerse a opera delle piante
	Siluriano		438-408	Molti pesci, trilobiti e molluschi nelle acque oceaniche; prime piante vascolari; invasione della terraferma da parte degli artropodi
	Devoniano		408-360	Diffusione di pesci e trilobiti nei mari; comparsa di anfibi e insetti
	Carbonifero		360-286	Foreste palustri di felci arboree e lycopodi; dominio degli anfibi; numerosi insetti; comparsa dei rettili
	Permiano		286-248	Prime gimnosperme; massicce estinzioni marine, compresi gli ultimi trilobiti; grande sviluppo dei rettili e declino degli anfibi
Mesozoico	Triassico		248-213	Primi mammiferi, dinosauri e altri rettili; foreste di gimnosperme e felci arboree
	Giurassico		213-144	Dominio di dinosauri e conifere; primi uccelli; angiosperme
	Cretaceo		144-65	Dominio delle angiosperme; estinzione in massa di forme di vita marine e di qualcuna terrestre, inclusi gli ultimi dinosauri
Cenozoico	Terziario	Paleocene	65-54	Diffusione di uccelli, mammiferi (tra cui primati), insetti e angiosperme; Driopithecine e Ramapithecine
		Eocene	54-37	
		Oligocene	37-24	
		Miocene	24-5	
		Pliocene	5-2	
	Quaternario	Pleistocene	2-0,01	Evoluzione di <i>Homo</i> ; estinzione di molti mammiferi di grosse dimensioni
		Olocene	0,01-oggi	

L'origine delle cellule eucarioti

lulare (v. a p. 59), un processo più efficiente della fermentazione per ricavare energia dagli alimenti.

Secondo le ipotesi circa 1,6 miliardi di anni fa alcuni batteri anaerobici, che si nutrivano inglobando batteri interi, avrebbero dato origine alle cellule eucarioti. Ciò sarebbe avvenuto in seguito al verificarsi di due tipi di simbiosi metaboliche:

1. tra un batterio anaerobico ed eterotrofo e un batterio ae-

robico (che si evolve in mitocondrio): in questo caso si sarebbe formata la cellula animale;

2. tra un batterio contenente dei mitocondri e un cianobatterio (che si evolve in cloroplasto): in questo caso si sarebbe formata la cellula vegetale.

È probabile che anche i flagelli e altri organuli cellulari siano stati acquisiti con questo tipo di simbiosi. La membrana nucleare, invece, si sarebbe formata in seguito a un ripiegamento all'interno della membrana cellulare a formare una cavità.

10.3 L'evoluzione nel mare

L'evoluzione sarebbe proseguita nel mare, poiché l'atmosfera non aveva ancora le caratteristiche per consentire la sopravvivenza dei viventi.

La ricostruzione degli eventi che hanno segnato il passaggio da organismi unicellulari a organismi pluricellulari è ancora incerta. I vantaggi offerti dall'organizzazione pluricellulare sono: l'aumento delle dimensioni (una singola cellula, al contrario, deve mantenersi piccola perché il rapporto superficie-volume sia ottimale; v. riquadro a p. 42), la specializzazione, la riproduzione sessuata.

I primi organismi pluricellulari erano privi di parti dure adatte alla fossilizzazione, perciò di loro si sono conservate solo alcune impronte. Si sa che circa 1,4 miliardi di anni fa comparvero le **algh**e e 600 milioni di anni fa i primi animali, simili a **meduse**.

Circa 590 milioni di anni fa si verificò un cambiamento nella composizione dell'acqua del mare: l'arricchimento di silice e sali di calcio e fosforo favorì lo sviluppo di strutture mineralizzate (gusci e conchiglie) che meglio si conservano come fossili. Da questo momento i resti fossili sono perciò più frequenti e denotano la presenza in mare di organismi dalla forma varia (**trilobiti**, **ammoniti**, "**vermi**" e altri di dubbia classificazione).

Circa 500 milioni di anni fa comparvero gli **ostracodermi**, i primi animali dotati di una struttura di sostegno interna (**endoscheletro**). Gli ostracodermi erano animali privi di mascelle e di arti, ricoperti da una corazza ossea da cui usciva solo la coda. Da questi più tardi si svilupparono i **pesci**.

La formazione di organismi pluricellulari

Lo sviluppo delle strutture mineralizzate

10.4 Il passaggio sulla terraferma

Con il progressivo aumento dell'ossigeno nell'atmosfera e la formazione dello strato di ozono a schermo delle radiazioni ultraviolette (dannose per le cellule perché provoca-

no mutazioni genetiche), l'ambiente della terraferma divenne idoneo all'insediamento dei viventi.

■ L'evoluzione delle piante

Lo sviluppo di strutture specializzate

I primi organismi che si svincolarono dall'acqua furono vegetali derivati dalle alghe verdi, che gradualmente svilupparono strutture simili a **radici** (per l'ancoraggio alla superficie), **vasi** (per il trasporto dell'acqua e della linfa) e **organi adibiti alla riproduzione** (per proteggere i gameti dalla disidratazione).

Felci e licopodi

Il clima caldo-umido che caratterizzò un lungo periodo (360-286 milioni di anni fa) favorì lo sviluppo di **felci arboree** e **licopodi**, i cui resti fossilizzati hanno prodotto i vasti giacimenti di carbone fossile.

Gimnosperme e angiosperme

Un successivo periodo secco (286-248 milioni di anni fa) segnò il passaggio alle **gimnosperme** (sono gimnosperme, per esempio, pini e larici), resistenti alla siccità; da queste 100 milioni di anni più tardi evolsero le **angiosperme** (con i semi racchiusi nel frutto), che attualmente dominano l'ambiente terrestre.

■ L'evoluzione degli animali

Gli artropodi

Poco dopo le piante anche gli animali iniziarono a colonizzare la terraferma.

Per primi gli **artropodi** (crostacei, ragni, insetti ecc.), che già nel mare avevano sviluppato una struttura di sostegno esterna (**esoscheletro**) impermeabile e rigida. Non più sostenuto dall'acqua, l'esoscheletro evitava al corpo di essere "schacciato" dalla forza di gravità. Gli artropodi svilupparono forme varie e di grandi dimensioni, che dominarono incontrastate l'ambiente terrestre per decine di milioni di anni.

Gli anfibi

Circa 350 milioni di anni fa dai **crossopterigi**, un gruppo di pesci dotati di pinne robuste e muscolose e di un'estroflessione del canale digerente (che in caso di necessità poteva essere piegato come rudimentale polmone), derivarono gli **anfibi**. Gli anfibi svilupparono veri e propri arti e polmoni più efficienti. Essi però non si svincolarono definitivamente dall'acqua, dalla quale dipendevano soprattutto per la riproduzione.

I rettili

Da un gruppo di anfibi, che avevano sviluppato degli adattamenti alla siccità, derivarono i **rettili**. Diversamente dai loro progenitori, i rettili hanno la pelle coperta di squame impermeabili, la loro fecondazione è interna e le uova sono protette da un guscio impermeabile. Come gli anfibi, anche i rettili sono animali **ectotermi**, o **eterotermi**, cioè disperdono facilmente il calore corporeo, per cui la loro tempera-

tura non è costante ma varia con quella dell'ambiente. I rettili dominarono sulla fauna terrestre per circa 250 milioni di anni. Durante questo periodo si svilupparono forme di grandi dimensioni, tra le quali i dinosauri. Alcuni rettili si adattarono alla vita acquatica, altri divennero capaci di compiere voli planati, grazie a particolari espansioni della pelle.

Circa 65 milioni di anni fa un mutamento climatico su scala planetaria, provocato probabilmente dall'impatto di un enorme meteorite con la Terra, determinò l'estinzione di numerose specie, tra cui tutte le ammoniti e molti rettili.

Nel frattempo alcuni rettili avevano sviluppato peli e penne per trattenere il calore corporeo (animali **endotermi**, od **omeotermi**). In questo modo essi potevano essere attivi anche di notte ed evitare i predatori ectotermi, che erano intorpiditi dal freddo.

Gli **uccelli** derivano da rettili provvisti di penne, che ne svilupparono di più lunghe e forti alle estremità degli arti anteriori e della coda. Poterono così dapprima planare e in seguito volare, grazie anche ad alcuni adattamenti dello scheletro e della muscolatura.

Dai rettili ricoperti di peli si svilupparono i **mammiferi**, caratterizzati dal fatto di partorire figli vivi e non uova (viviparità) e dalla presenza di ghiandole mammarie. I primi mammiferi erano di piccole dimensioni e attivi solo di notte. Quando la maggior parte dei rettili si estinse, i mammiferi si diversificarono e occuparono tutti gli ambienti.

La grande estinzione

Gli uccelli

I mammiferi

10.5 L'evoluzione dell'uomo

L'insieme degli eventi attraverso cui si è compiuta l'evoluzione della specie umana viene detto ominazione.

Le prime tappe dell'ominazione si svolsero in Africa. Tradizionalmente si fa iniziare l'ominazione 70 milioni di anni fa, quando dai mammiferi si svilupparono i **primati**, l'ordine al quale appartiene l'uomo. I primati originari erano animali notturni, arboricoli, con mani e piedi prensili, muso piatto; gli occhi erano grandi e frontali e consentivano una visione stereoscopica (percezione della profondità). Progressivamente alcuni primati divennero diurni, acquisirono la capacità di vedere i colori e per spostarsi da un ramo all'altro adottarono la **brachiazione**. Questo metodo di locomozione, che consiste nel tenersi sospeso con le braccia, comportò delle modifiche a livello della colonna vertebrale e del bacino, che consentirono la successiva evoluzione della stazione eretta, tipica dell'uomo.

A circa 20 milioni di anni fa risale un gruppo di primati, le

L'ominazione

I primati

Il passaggio
dagli alberi al suolo

Driopitecine, con caratteri umanoidi, ma vita ancora arboricola. Dalle Driopitecine derivarono le **Ramapitecine**, visse da 14 a 8 milioni di anni fa. La loro comparsa avvenne quando un lungo periodo freddo determinò il ritiro della foresta tropicale e lo sviluppo di savane, un tipo di vegetazione che male si accorda con la vita arboricola. In effetti, la dentatura delle Ramapitecine rivela un parziale adattamento alla vita al suolo.

■ La comparsa degli ominidi

Australopithecus

Si definiscono **ominidi i progenitori dell'uomo con stazione eretta e locomozione bipede** (v. tab. 10.2). I primi ominidi appartengono al genere *Australopithecus* e i loro resti fossili sono stati trovati in Tanzania e in Etiopia. Essendo bipede, *Australopithecus* non aveva necessità di impiegare l'arto superiore per la locomozione; questo poté allora perfezionarsi nella manipolazione e nella presa di oggetti. Gli *Australopithecus* comparvero attorno a 4,4 milioni di anni fa con la specie *A. ramidus*, della quale conserviamo solo alcuni denti. Di un'altra specie, *A. afarensis*, è stato scoperto nel 1974 lo scheletro quasi completo di una femmina, che è stata battezzata dagli scopritori Lucy.

Homo habilis

Circa 2 milioni di anni fa, da qualche popolazione di un'altra specie, *A. africanus*, ebbe origine **Homo habilis**, capace di produrre rudimentali utensili in pietra scheggiata.

Homo ergaster

Quasi contemporaneamente comparve in Africa una nuova specie, forse derivata da *H. habilis*: **Homo ergaster**, uomo piuttosto alto e slanciato che viveva nella savana. Probabilmente *H. ergaster* migrò dall'Africa in Asia, dove lasciò come discendenza **Homo erectus** (1,8 milioni di anni fa), più progredito nella fabbricazione degli utensili. *H. erectus* si spostò dalle originarie terre africane in Eurasia; imparò a utilizzare il fuoco per scaldarsi e forse per cuocere i cibi, a cacciare grandi animali, a stabilirsi in accampamenti. Sviluppò il linguaggio, che favorì l'organizzazione degli uomini in tribù.

Homo
neanderthalensis

■ L'uomo attuale

Circa 200.000 anni fa in Europa si trovava **Homo neanderthalensis**, derivato forse da un ramo di *H. ergaster* parallelo a *H. erectus*. Con l'uomo di Neanderthal aumentò il sentimento sociale: le tribù, meglio strutturate, avevano tradizioni proprie, curavano gli anziani e seppellivano i morti; svolgevano forse pratiche rituali.

Homo sapiens

Circa 90.000 anni fa, comparve l'uomo moderno, **Homo sapiens**, che un poco alla volta assimilò le popolazioni del-

Tabella 10.2 Principali caratteristiche degli ominidi

	AUSTRALO- PITHECUS AFARENSIS	A. AFRICANUS	HOMO HABILIS	HOMO ERGASTER	H. ERECTUS	HOMO NEANDER- THALENSIS	HOMO SAPIENS
volume cranico (cm ³)	400	450-500	680-750	1000	800-1300	1300-1600	1300-1600
altezza (cm)	100 F 150 M	120	150	160-170	160-170	150-160	160-180
dentatura	mista tra scimmia e uomo; spazi tra denti; canini sporgenti	canini normali; denti contigui; molari grandi	denti proporzionati ma più grandi di quelli di <i>H. sapiens</i>	denti proporzionati	denti piccoli; ma poco più grandi di quelli di <i>H. sapiens</i>	canini proporzionati molari grandi	denti più piccoli dei precedenti
fronte	sfuggente	inclinata	inclinata	quasi diritta	quasi diritta	inclinata	diritta
mento	assente	assente	assente	accennato	accennato	accennato	presente
cibo onnivoro	frutti secchi; granaglie	frutti secchi; granaglie; bacche; uova; larve	carne di animali morti	vegetali; carne	vegetali; caccia	vegetali; caccia	vegetali; caccia; domesticazione degli animali
abitudini	raccolta	raccolta	raccolta di vegetali e animali morti	raccolta; caccia	raccolta; caccia	raccolta; caccia	raccolta; agricoltura; caccia; domesticazione degli animali

l'uomo di Neanderthal. *H. sapiens* era in grado di lavorare ossa e corna da cui otteneva, tra l'altro, aghi e arpioni per la pesca. Sviluppò un senso artistico, testimoniato da numerosi ritrovamenti di pitture rupestri, statuette di animali e figure femminili. Addomesticò gli animali e sviluppò l'agricoltura.

GLOSSARIO

Brodo primordiale

Soluzione di molecole organiche prodotte dall'evoluzione prebiotica accumulata in mari poco profondi e caldi; in seguito, queste molecole si sarebbero aggregate in strutture sferiche, le microfere. Il brodo primordiale è il luogo in cui nacque la vita.

Evoluzione prebiotica

Insieme dei processi chimici avvenuti nell'atmosfera primitiva, che portarono alla formazione di molecole organiche semplici da molecole inorganiche.

Ipotesi endosimbiotica

Spiega l'origine della cellula eucariote con l'inglobazione, da parte di un batterio, di una cellula aerobica (precursore del mitocondrio) e di una cellula autotrofa (precursore del cloroplasto).

Ominazione

Insieme degli eventi attraverso cui si è compiuta l'evoluzione della specie umana.

Ominidi

Primati dotati di statura eretta e locomozione bipede.

TEST DI VERIFICA

1 Le molecole biologiche prodotte dall'evoluzione prebiotica si accumularono:

- a** nei vulcani;
- b** in bacini d'acqua calda;
- c** all'interno delle cellule procarioti.

2 Le cellule eucarioti si formarono:

- a** da cianobatteri che inglobarono dei batteri aerobi;
- b** da batteri aerobi che inglobarono dei cianobatteri;
- c** da batteri anaerobi eterotrofi che inglobarono cianobatteri e batteri aerobi.

3 Gli artropodi furono i primi animali sulla terraferma perché:

- a** sapevano volare;
- b** avevano l'esoscheletro;
- c** erano di grandi dimensioni.

4 L'esatta successione degli antenati dell'uomo è:

- a** *Homo erectus*, *Australopithecus*, *Homo habilis*, *Homo sapiens*;
- b** *Australopithecus*, *Homo habilis*, *Homo erectus*, *Homo sapiens*;
- c** *Australopithecus*, *Homo erectus*, *Homo habilis*, *Homo sapiens*.

R

1 b; 2 c; 3 b; 4 b.

11 Introduzione ai viventi: principi di classificazione

L'enorme diversità di specie animali e vegetali che si sono evolute sulla Terra in milioni di anni ha reso necessario ideare un **sistema logico per identificare ogni organismo** e assegnarlo a un'opportuna categoria secondo un **criterio di classificazione**; ciò anche in relazione alla probabilità di confrontare più facilmente i diversi organismi per individuarne, tra l'altro, le diverse correlazioni evolutive.

11.1 La classificazione degli organismi

Viene chiamata **sistematica**, o **tassonomia** (dal greco *táxis*: ordinamento), la scienza che studia i criteri di classificazione degli organismi viventi secondo uno schema basato su una serie di categorie sistematiche, o *táxa* (singolare *táxon*), disposte a livelli gerarchici.

Le sette categorie principali sono, in ordine gerarchico decrescente: regno, *phylum* (per gli animali) o divisione (per le piante e i funghi), classe, ordine, famiglia, genere e specie. Ciascuna categoria sistematica superiore comprende tutte quelle inferiori (come se fossero "scatole cinesi"): così, il regno comprende numerosi *phyla*, ogni *phylum* più classi, ogni classe più ordini ecc., fino ad arrivare alle singole specie.

La gerarchia della classificazione

■ La nomenclatura binomia

Un organismo è identificato quando viene indicato a quale specie, genere, famiglia, ordine, classe, *phylum* (o divisione) esso appartiene. In pratica, però, per l'identificazione di un organismo si ricorre alle due categorie inferiori: il genere e la specie. Il nome scientifico di un organismo è infatti indicato per mezzo della nomenclatura binomia ideata nel '700 da Linneo. Questa nomenclatura è costituita da **due nomi latini: il primo designa il genere**, scritto per convenzione in maiuscolo, **il secondo designa la specie**, scritto in minuscolo. Così, il lupo è *Canis* (genere) *lupus* (specie), il cane *Canis* (genere) *familiaris* (specie), l'uomo *Homo* (genere) *sapiens* (specie).

Designazione di genere e specie

Il nome di un nuovo genere o di una nuova specie viene assegnato nel corso di congressi scientifici internazionali, secondo diversi criteri: può essere il nome classico, tramandato dagli antichi greci o latini; può derivare dal nome dello sco-

Come si assegnano i nomi

pritoro; oppure indicare una caratteristica dell'esemplare. La nomenclatura binomia viene usata come riferimento internazionale per superare la confusione che si crea con la varietà dei nomi con cui ciascuna lingua, e quasi ogni dialetto, designa nell'uso comune i diversi animali e piante.

11.2 La tassonomia moderna

Nell'800, con la diffusione delle teorie evoluzionistiche e del nuovo concetto di specie (un insieme di individui che possono incrociarsi fra loro e la cui prole risulta a sua volta fertile, v. a p. 107), prevalsero i sistemi di classificazione che tengono conto delle relazioni filogenetiche (o evolutive) tra le diverse specie, cercandone le derivazioni da antenati comuni.

Oggi la **tassonomia ricerca** con sempre maggiore precisione le **affinità evolutive degli organismi** e si avvale dello studio di nuove discipline: oltre all'anatomia e all'embriologia, grande importanza ha la biochimica. Quest'ultima, tra l'altro, permette di determinare la sequenza di amminoacidi delle proteine; poiché le proteine sono codificate dal DNA, **quanto maggiore è la somiglianza nella composizione proteica tra due specie differenti, tanto più è probabile che i loro rapporti evolutivi siano stretti.**

La tassonomia è una scienza complessa e la sistematica dei diversi raggruppamenti, soprattutto degli organismi inferiori, è tuttora controversa. I *táxa* sono soggetti a continue revisioni in seguito ai risultati delle ricerche nei diversi campi.

■ I regni dei viventi

Attualmente quasi tutte le classificazioni concordano sulla divisione degli organismi nei seguenti cinque regni: **monere** (*Monera*), **protisti** (*Protista*), **piante** (*Plantae*), **funghi** (*Fungi*), **animali** (*Animalia*), comprendenti ciascuno organismi con alcune caratteristiche fondamentali comuni (v. tab. 11.1).

- le monere sono procarioti unicellulari;
- i protisti sono eucarioti autotrofi ed eterotrofi unicellulari e pluricellulari con tessuti non differenziati;
- le piante sono eucarioti pluricellulari autotrofi;
- i funghi sono eucarioti pluricellulari eterotrofi (saprofiti).

I **virus** non rientrano in nessuno di questi regni e vengono sempre considerati a parte, al limite del mondo vivente (v. par. 11.4).

Il contributo
interdisciplinare

I cinque regni

I virus

Tabella 11.1 I cinque regni dei viventi

Regno	MONERE	PROTISTI*	PIANTE	FUNGHI	ANIMALI
<i>Phylum*</i>	Archeobatteri Eubatteri	Euglenofite Bacillariofite Dinoflagellati Rodofite Feofite Clorofite Sarco- mastigofori Sporozoi Ciliati Mixomiceti Acrasie	Rodofite Feofite Clorofite Briofite Pteridofite Coniferofite Antofite	Zigomiceti Oomiceti Ascomiceti Basidiomiceti Deuteromiceti	Poriferi Cnidari Platelminti Nematodi Anellidi Artropodi Molluschi Echinodermi Cordati

* sono indicati solo i principali *phyla* di ogni regno

■ Gli alberi evolutivi

La storia filogenetica dei raggruppamenti sistematici superiori è per comodità schematizzata in raffigurazioni grafiche, con linee che partono dai progenitori più antichi e sintetizzano il loro percorso evolutivo fino alle specie attuali.

Come abbiamo visto (v. cap. 10), tuttavia, la storia evolutiva della Terra e dei suoi abitanti, dalla formazione della vita a oggi, è un processo complesso e per molti versi conosciuto solo per via ipotetica. Pertanto non è possibile tracciare un percorso lineare dell'evoluzione, in quanto la maggior parte delle linee evolutive è interrotta da estinzioni o si divide in nuove specie.

Più spesso, dunque, gli schemi evolutivi, e quindi gli schemi tassonomici che li rispecchiano, assomigliano a grandi alberi ramificati, i cosiddetti alberi evolutivi: il tronco indica gli antenati comuni, i grossi rami le grandi divisioni del mondo vivente e le ramificazioni più piccole gli ulteriori percorsi evolutivi dei diversi gruppi di organismi.

La difficoltà di tracciare una storia lineare dell'evoluzione

11.3 I cicli vitali

Il ciclo vitale è l'intera sequenza delle fasi dello sviluppo di un organismo, dalla cellula fecondata (lo zigote) alla produzione delle cellule sessuali (i gameti) e alla riproduzione. Il ciclo vitale di un organismo è considerato un elemento im-

portante per valutare il grado di evoluzione della specie a cui appartiene e quindi per la sua classificazione.

■ Le generazioni

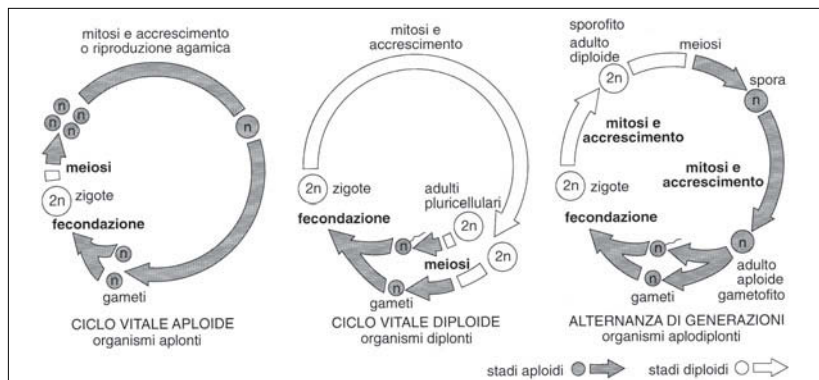
La fase del ciclo vitale di un organismo vivente è caratterizzata da divisioni di cellule in cui viene mantenuto lo stesso numero di cromosomi, ed è detta **generazione**.

Gli organismi che si riproducono asessualmente per semplice divisione (mitosi) mantengono sempre lo stesso numero di cromosomi nelle cellule e il ciclo quindi si esaurisce tra due successive divisioni e conosce **una sola generazione**.

Negli organismi a riproduzione sessuata la produzione di gameti implica invece un dimezzamento, in seguito alla meiosi, del numero di cromosomi di alcune cellule (che si indica con n) e un raddoppiamento del numero dei cromosomi dei gameti in seguito alla fecondazione ($2n$). In questo caso dunque il ciclo vitale è costituito da un'**alternanza di generazione aploide** (cioè con metà numero di cromosomi, compresa tra la formazione delle cellule sessuali, cioè la meiosi, e la fecondazione) e di **generazione diploide** (con numero di cromosomi doppio, compresa tra la fecondazione e la meiosi).

Caratteristica di alcuni gruppi di organismi e indice di minore o maggiore evoluzione è il prevalere di un tipo di generazione sull'altra (v. fig. 11.1). Si possono così distinguere **organismi aplonti** (con prevalenza della generazione aploide, come molti protisti, alghe e funghi), **diplonti** (con prevalenza della generazione diploide, come gli animali) e **aplodiplonti** (con equilibrio tra le due generazioni come molte piante).

Figura 11.1
Cicli vitali degli organismi eucarioti.



In molte piante la meiosi produce spore aploidi che si dividono per mitosi producendo un individuo aploide, o gametofito; il **gametofito** produce due gameti che si fondono in uno zigote diploide; questo formerà un individuo diploide, o **sporofito**, che a sua volta produrrà in seguito a meiosi spore aploidi per ricominciare il ciclo. Nel corso dell'evoluzione la fase gametofitica si va riducendo e nelle piante superiori predomina lo sporofito diploide (la maggior parte delle piante che vediamo), mentre il gametofito è ridotto a poche cellule del fiore per la produzione dei gameti.

Nel ciclo vitale di alcuni animali diplonti, come i celenterati, l'alternanza delle generazioni avviene tra uno stadio a larva natante (medusa), che produce i gameti e si riproduce sessualmente, e l'adulto ancorato al fondale (polipo) che si riproduce in modo asessuato.

Alternanza
di generazione
sporofitica
e gametofitica

Alternanza
di riproduzione
sessuata
e asessuata

11.4 I virus

I virus sono particelle subcellulari, prive cioè di una struttura cellulare, capaci di moltiplicarsi soltanto all'interno di una cellula ospite da loro infettata. Per le loro ridotte dimensioni, che variano dai 17 ai 3000 nanometri, i virus possono essere osservati soltanto al microscopio elettronico.

Tutti i virus sono costituiti da un **involucro proteico (capside)** formato da tante subunità (**capsomeri**) di una stessa proteina. Alcuni virus possiedono all'esterno del capsido uno strato di protezione lipidico che il virus asporta dalla membrana della cellula infettata, quando, alla fine del ciclo infettivo, la cellula si rompe e libera le nuove unità di virus replicatesi. All'interno dell'involucro vi è un acido nucleico, che può essere DNA o RNA.

Struttura dei virus

■ Classificazione dei virus

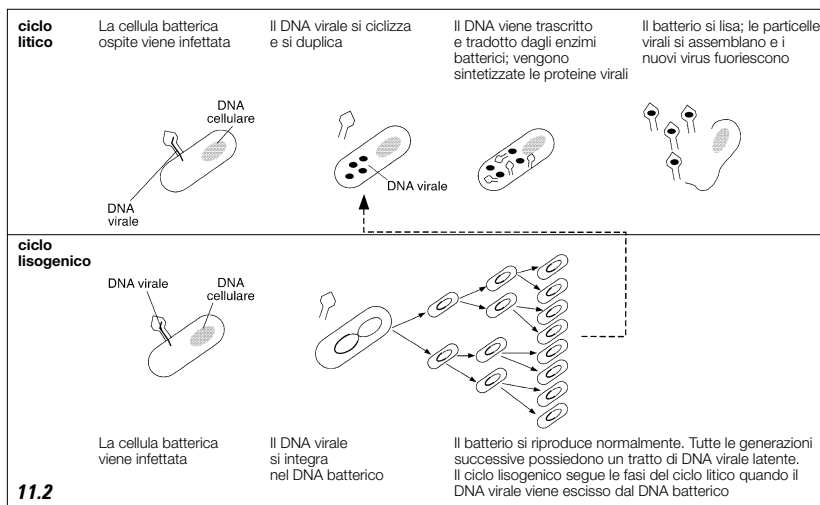
I virus sono classificati, secondo il tipo di acido nucleico presente, in **DNA virus** o **RNA virus**. In base agli organismi che vanno a infettare, si possono dividere in virus veri e propri, che possono infettare cellule eucarioti, e in virus batteriofagi o fagi, che infettano cellule procarioti batteriche.

I **virus veri e propri** hanno generalmente forma di icosaedro (un poliedro a venti facce) e includono i virus del raffreddore, delle verruche, della poliomielite. I virus parassiti di cellule vegetali hanno invece per lo più forma allungata o sferica.

I **fagi** hanno una struttura più complessa, in cui si possono riconoscere cinque parti, costituite da altrettante proteine: testa, stilo, guaina contrattile, piastra basale, fibre della coda.

Virus veri e propri

Fagi



11.2

Figura 11.2

Ciclo infettivo dei virus.

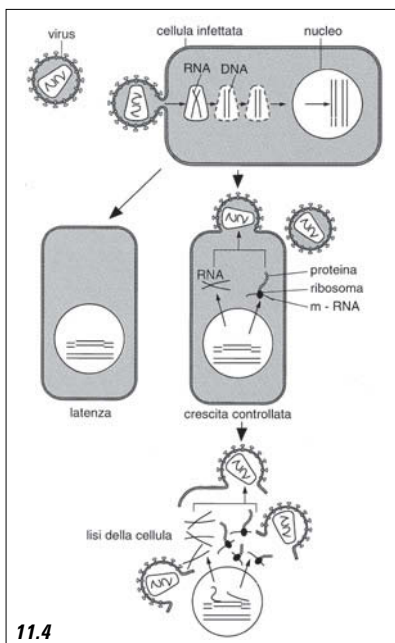
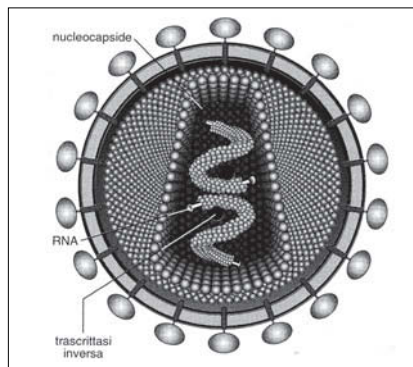
Figura 11.3

Il virus HIV in sezione. Le strutture che sporgono sono proteine. Il nucleocapside contiene l'RNA e l'enzima trascrittasi inversa.

Figura 11.4

Processo di propagazione del virus HIV: il virus introduce nella cellula

il proprio RNA, che si trascrive in DNA, il quale si inserisce nel DNA della cellula; questa può rimanere in latenza, oppure il virus può ritrascrivere il proprio RNA, dando vita a nuove particelle, che si riproducono in modo controllato oppure provocano la lisi della cellula.



11.4

■ Cicli infettivi

I virus si riproducono solo all'interno di una cellula ospite: l'involucro proteico è specializzato per legarsi a un dato gruppo molecolare sulla superficie di una specifica cellula ospite. Alcuni virus – per esempio i fagi – iniettano nella cellula ospite solo l'acido nucleico virale; in altri casi, il virus penetra interamente nella cellula e successivamente si libera dall'involucro, che può essere digerito dagli enzimi dell'ospite. Il materiale genetico del virus si integra con quello dell'ospite, che è costretto in questo modo a “leggere” anche le informazioni genetiche virali e a produrre quindi i diversi componenti virali che verranno poi assemblati rapidamente; i nuovi virus fuoriescono dalla cellula, distruggendola, e invadono le cellule vicine.

In alcuni DNA virus, il doppio filamento di DNA iniettato nella cellula viene duplicato immediatamente e il processo si conclude con la disgregazione, o lisi, della cellula e la formazione dei nuovi virus (**ciclo litico**). In altri virus, il DNA integrato in quello dell'ospite rimane quiescente per un certo tempo, partecipando inattivamente alla crescita e alla divisione della cellula (**ciclo lisogenico**); solo successivamente avvia un ciclo litico con la distruzione della cellula (v. fig. 11.2). Negli RNA virus il materiale genetico, prima di poter essere introdotto nella cellula ospite, deve essere copiato in una molecola di DNA: questo avviene mediante un enzima, detto **trascrittasi inversa**.

Uno dei più noti RNA virus è il retrovirus HIV, responsabile della sindrome da immunodeficienza acquisita, o AIDS (v. fig. 11.3 e 11.4).

L'infezione
da DNA virus

L'infezione
da RNA virus

GLOSSARIO

Aplodiplonti

Organismi nel cui ciclo vitale si osserva un'alternanza di generazioni aploide e diploide, come molte piante.

Aplonti

Organismi nel cui ciclo vitale prevale la generazione aploide, come molti protisti, alghe e funghi.

Diplonti

Organismi nel cui ciclo vitale prevale la generazione diploide, come gli animali.

Ciclo vitale

Identificazione di un organismo in una categoria sistematica. Sequenza delle fasi del-

lo sviluppo di un organismo, dallo zigote alla produzione dei gameti.

Classificazione

Identificazione di un organismo in una categoria sistematica. La classificazione artificiale, basata sulle somiglianze morfologiche più appariscenti dei diversi organismi, è stata sostituita dalla classificazione naturale, che tiene conto delle relazioni filogenetiche tra i diversi organismi.

Fagi o batteriofagi

Virus che infettano cellule batteriche.

Gametofito

Nelle piante, individuo aploide che produ-

segue

ce i gameti che si fondono in uno zigote diploide (lo sporofito).

Generazione

Fase del ciclo vitale di un organismo caratterizzata da divisioni di cellule in cui viene mantenuto lo stesso numero di cromosomi.

Generazione aploide

Fase del ciclo vitale compresa tra la meiosi e la fecondazione caratterizzata da un numero di cromosomi dimezzato (cioè aploide).

Generazione diploide

Fase del ciclo vitale compresa tra la fecondazione e la meiosi caratterizzata da un numero doppio di cromosomi (cioè diploide).

Nomenclatura binomia

Nome scientifico attribuito a un organismo, costituito da due parole latine, una

maiuscola, che indica il genere, l'altra minuscola, che indica la specie.

Sistematica o tassonomia

Scienza che studia le somiglianze e le differenze degli organismi per permettere il loro riconoscimento e la classificazione.

Sporofito

Nelle piante, individuo diploide che in seguito a meiosi produrrà spore aploidi.

Táxa

Categorie sistematiche disposte in ordine gerarchico in modo che la categoria, o *táxon*, superiore comprenda categorie sempre più piccole.

Virus

Particelle subcellulari capaci di moltiplicarsi soltanto all'interno di una cellula ospite che hanno infettato.

TEST DI VERIFICA

1 I moderni criteri di classificazione si basano su:

- a** somiglianze morfologiche;
- b** vicinanze geografiche;
- c** parentele evolutive;
- d** affinità biochimiche.

2 Nella nomenclatura binomia, il primo nome indica:

- a** il regno;
- b** la specie;
- c** il genere;
- d** il nome dello scopritore.

3 I virus sono:

- a** organismi unicellulari procarioti;
- b** molecole di acido nucleico;
- c** parassiti subcellulari;
- d** monere.

4 I fagi:

- a** sono virus che attaccano i batteri;
- b** sono virus a RNA;
- c** sono virus patogeni per l'uomo;
- d** non sono virus.

5 Il ciclo vitale di un virus:

- a** si conclude ogni 20 minuti;
- b** avviene solo all'interno di una cellula ospite;
- c** avviene solo all'interno di una cellula batterica;
- d** comporta sempre due fasi, una litica e una lisogena.

R

1 c, d; 2 c; 3 c; 4 a; 5 b.

12 Le monere e i protisti

Le **monere**, o batteri, e i **protisti** sono gli organismi viventi con il livello di organizzazione cellulare più semplice: sono infatti costituiti da una sola cellula o da più cellule indifferenziate. Questa è di tipo **procariote** nelle monere, di tipo **eucariote** nei protisti. In entrambi i gruppi si osserva già la tendenza dell'evoluzione all'aggregazione: in alcuni casi gli organismi unicellulari si uniscono in colonie, dove iniziano a differenziare le loro funzioni.

12.1 Il regno delle monere

Le **monere**, o batteri, sono **microscopici organismi unicellulari procarioti**. Le loro dimensioni vanno fino a 2 micron di diametro e 100 micron di lunghezza: sono quindi più grandi dei virus, ma molto più piccoli delle cellule eucarioti.

Per la loro grande varietà di adattamenti, i batteri sono gli esseri viventi più numerosi sulla Terra, diffusi in tutti gli ambienti, compresi quelli caratterizzati da condizioni estreme, come l'assenza di ossigeno, le alte temperature o l'elevata salinità.

■ Struttura

Come in tutte le cellule procarioti, in quelle dei batteri **non vi è un nucleo distinto e delimitato da una membrana nucleare**; i ribosomi sono piccoli e mancano gli organuli (v. a p. 46).

Nei batteri il materiale genetico è costituito da **un'unica molecola di DNA circolare libera nel citoplasma (cromosoma batterico)**; vi possono anche essere piccoli anelli di DNA detti **plasmidi**.

La membrana plasmatica, che racchiude il citoplasma, è ricoperta di una **parete cellulare rigida** (ma non contenente cellulosa come nelle cellule vegetali). In alcuni batteri, la parete cellulare è avvolta da uno strato mucoso, detto **capsula**, costituito da polisaccaridi. Alcuni batteri hanno uno o più flagelli (privi però di microtubuli, come hanno le cellule eucarioti) o strutture filiformi relativamente rigide, dette pili o fimbrie, che servono per fissarsi a certi substrati.

La membrana plasmatica

Forme batteriche

I batteri possiedono diversi tipi di forme caratteristiche: le più comuni sono quella a bastoncino dei **bacilli**, quella sferoidale dei **cocchi**, quella a spirale degli **spirilli** e quella a virgola dei **vibrioni**. Inoltre, possono essere isolati o uniti in catenelle o filamenti (v. fig. 12.1).

■ Batteri gram-positivi e gram-negativi

Con la **tecnica di colorazione di Gram** (dal nome del batteriologo danese H.C. Gram che la descrisse nel 1884) è possibile distinguere due tipi di pareti cellulari, in base alle quali si distinguono batteri gram-positivi e batteri gram-negativi. La parete cellulare dei batteri gram-negativi include una membrana che talvolta è tossica per i mammiferi e causa alcune malattie.

■ Riproduzione

In condizioni ottimali i batteri si riproducono velocemente per divisione cellulare (scissione binaria) ogni 15-45 minuti.

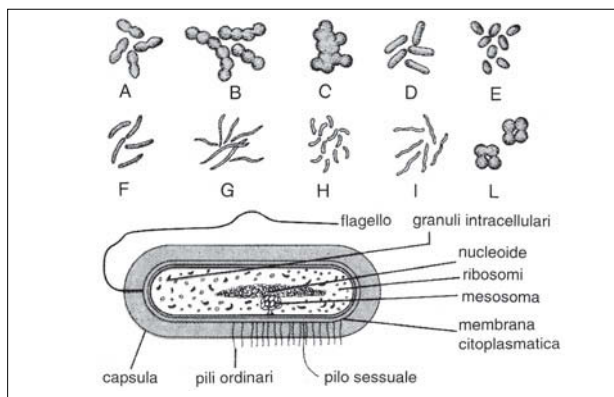
Si osserva anche una forma di sessualità, detta **coniugazione batterica**, per cui due batteri si scambiano materiale genetico, in genere plasmidi, senza tuttavia dividersi.

Alcuni batteri formano **spore**, forme protettive o di resistenza, chiamate anche **endospore** (poiché sviluppate all'interno della cellula), in grado di sopravvivere in condizioni ambientali avverse ed essere trasportate per lunghe distanze nell'aria o nell'acqua. Le spore, che contengono materiale genetico e alcuni enzimi, germineranno quando si troveranno in condizioni favorevoli.

Endospore

Figura 12.1

Sopra: A. diplococchi;
B. streptococchi;
C. stafilococchi;
D. bacilli; E. coccobacilli;
F. bacilli fusiformi;
G. forme filamentose;
H. vibrioni; I. spirilli;
L. sarcine. Sotto,
schema di una sezione
longitudinale
di un batterio ciliato.



12.2 Evoluzione ed ecologia dei batteri

I batteri sono i **più antichi organismi conosciuti**: risalgono a circa 3,5 miliardi di anni fa. Grazie alla semplicità di organizzazione e alla mancanza di competizione con gli eucarioti, **hanno avuto enorme diffusione**, adattandosi in tutti gli ambienti naturali (terreno, acque), oltre che in ambienti “particolari” costituiti da animali e piante (sia all'esterno, sia all'interno di essi).

I batteri sono estremamente specializzati, perché una volta adattati al loro particolare ambiente non possono vivere in altre condizioni.

Specializzazione

Alcuni batteri possono vivere solo in presenza di ossigeno e sono detti **aerobi obbligati**; altri, detti **anaerobi obbligati**, non possono vivere in presenza di ossigeno; altri ancora, infine, possono vivere sia in presenza, sia in assenza di ossigeno e sono detti **anaerobi facoltativi**.

Aerobi e anaerobi

Per quanto riguarda la temperatura, i batteri **psicrofili** vivono solo a temperature inferiori a 20 °C, i **mesofili** tra 20 e 45 °C, i **termofili** a temperature superiori ai 45 °C. I batteri possono condurre vita libera, o essere parassiti o simbionti.

Batteri e temperatura

In relazione al modo in cui ricavano l'energia necessaria per vivere, i batteri possono essere **autotrofi** (in grado di sintetizzare le sostanze organiche necessarie) oppure **eterotrofi** (che utilizzano sostanze organiche già elaborate). I batteri autotrofi includono forme capaci di **fotosintesi** al pari delle piante (come i cianobatteri descritti alla pagina seguente) e forme capaci di **chemiosintesi**, cioè in grado di ricavare energia da reazioni in cui l'ossigeno si combina con composti inorganici (quali zolfo e ammoniaca). Molti batteri eterotrofi sono **decompositori** e partecipano ai più importanti cicli biogeochimici (v. cap. 27).

Forme autotrofe ed eterotrofe

Alcuni batteri sono **azotofissatori**: sono aerobici, in genere flagellati, **capaci di utilizzare l'azoto atmosferico** per la sintesi di sostanze organiche azotate. Alcuni sono a vita libera, altri (*Rhizobium*) vivono nei tubercoli radicali delle leguminose, realizzando una forma di simbiosi. Altri batteri simbionti vivono nell'apparato digerente di numerosi animali, uomo compreso (nel quale costituiscono la flora intestinale).

Batteri azotofissatori

Numerosi batteri, infine, sono **patogeni**, cioè **causano malattie** sia alle piante sia agli animali, uomo compreso (nei cui confronti possono agire attaccando i tessuti direttamente o producendo tossine).

Batteri patogeni

■ Sistematica

Una relativamente recente proposta di classificazione generale delle monere, che sembra destinata a soppiantare le classificazioni tradizionali (alquanto controverse), è quella che distingue due raggruppamenti: quello molto piccolo degli archeobatteri (o batteri antichi) e quello degli eubatteri (o batteri veri), che riunisce la maggior parte di questi organismi.

Archeobatteri

Gli **archeobatteri** (studiati a fondo solo di recente) presentano una serie di caratteristiche peculiari: per esempio, i lipidi della membrana plasmatica, la composizione della parete e l'RNA ribosomico sono differenti da quelli delle altre cellule procarioti e di quelle eucarioti. Sono probabilmente batteri primitivi, che vivono in condizioni oggi considerate estreme, ma che un tempo dovevano essere quelle più comuni sulla Terra.

Fanno parte degli archeobatteri, tra gli altri:

- i **metanobatteri**, che producono metano riducendo CO_2 e H_2 ;
- i **batteri termoacidofili**, che vivono nelle sorgenti termali sulfuree, acide e calde;
- i **batteri alofili**, che vivono in acque salate molto concentrate (come quelle del Mar Morto).

Eubatteri

Gli **eubatteri** riuniscono, come detto, la maggior parte delle classi di batteri conosciute, di cui fanno parte specie di grande utilità per l'uomo, come pure specie patogene.

Particolare importanza tra gli eubatteri rivestono i **cianobatteri**, capaci, come detto, di fotosintesi.

■ I cianobatteri

I **cianobatteri** sono batteri aerobi fotosintetici. Sono detti anche **cianoficee**, o **alghe azzurre**, perché **contengono, oltre alla clorofilla, la ficocianina**, pigmento che conferisce il caratteristico colore blu-verde. La parete cellulare è rinforzata da uno strato di mucillagine che tiene uniti gli individui in colonie; la fotosintesi avviene nei tilacoidi, non inseriti in un cloroplasto (v. a pp. 48-56). Si riproducono agamicamente.

Ecologia
dei cianobatteri

Vivono nelle acque salate o dolci, spesso putride e ricche di detriti organici, che possono utilizzare direttamente. Nei periodi di particolare crescita o "fioritura" si accumulano in superficie, creando problemi agli impianti idrici e agli altri organismi poiché riducono l'ossigeno disponibile per gli altri organismi; molte specie producono tossine. Si trovano anche nel terreno, sulle cortecce degli alberi o sulle rocce umide vicino a sorgenti termali.

I cianobatteri sono tipici organismi pionieri, capaci anche di fissare l'azoto atmosferico (sono importanti nella produttività delle risaie); alcune specie vivono in simbiosi con ife fungine formando i licheni (v. a p. 145).

Si pensa che i cianobatteri siano stati tra i primi organismi viventi, insieme ai batteri fotosintetici anaerobi: lo testimonierebbero le **stromatoliti**, accumuli di calcare depositati dai cianobatteri in ambienti di acqua bassa datati circa 3,5 miliardi di anni fa.

Testimonianze fossili

12.3 Il regno dei protisti

I protisti comprendono organismi eucarioti unicellulari e pluricellulari con tessuti non differenziati. Comprendono specie che possono essere considerate ai confini tra i regni delle piante, degli animali e dei funghi. Si riproducono per lo più asessualmente, per divisione cellulare, e talvolta sessualmente, per coniugazione. Secondo il modo di procurarsi il nutrimento, i protisti si possono distinguere in tre grandi raggruppamenti: protisti autotrofi, fotosintetici, assimilabili alle piante; protisti eterotrofi o protozoi, assimilabili agli animali; protisti saprofiti, che si nutrono per assorbimento, assimilabili ai funghi.

■ I protisti autotrofi

I protisti autotrofi sono acquatici e comprendono quasi tutte le alghe, unicellulari e pluricellulari. Le alghe unicellulari costituiscono complessivamente la biomassa prevalente del **fitoplancton**, responsabile di quasi il 70% di tutta l'attività fotosintetica della Terra. A questo gruppo appartengono tre *phyla* principali: le euglenofite, le crisofite e le pirrofiti.

Le **euglenofite** (dal greco, alghe con la pupilla) si muovono mediante un **flagello**; una macchia oculare rileva la luce e quando non è sufficiente perdono i cloroplasti e si comportano da eterotrofi. Vivono nelle acque dolci e si riproducono per scissione.

Euglenofite

Le **crisofite** (dal greco, alghe d'oro) possiedono placche calcaree o silicee e, oltre alla clorofilla, un **pigmento giallo**, la fucoxantina. Si riproducono sia asessualmente, sia sessualmente. Hanno dimensioni minime e costituiscono pertanto il cosiddetto nannoplancton (insieme di organismi acquatici microscopici che galleggiano alla deriva). Comprendono le **diatomee**, con guscio siliceo, i cui depositi fossili hanno prodotto la cosiddetta "farina fossile".

Crisofite

Le **pirrofite** (dal greco, alghe di fuoco), o **dinoflagellati**, **si muovono mediante due flagelli**. Possono avere un guscio di cellulosa diviso in placche da scanalature. Alcune specie, prive di pigmenti, sono eterotrofe. Vivono nell'acqua dolce, ma soprattutto nel mare; molte specie sono luminescenti. Alcuni (*Gonyaulax*) possiedono pigmenti rossi, che mascherano la clorofilla e sono responsabili del fenomeno della colorazione rossa delle acque. Altri (zooxantelle) vivono in simbiosi con i coralli.

12.3.1 Le alghe

Le **alghe sono piante acquatiche**. Possono essere **unicellulari** (aggregate in colonie) o **pluricellulari**, il cui corpo è **formato da tessuti indifferenziati** (tallo).

Le alghe pluricellulari hanno tuttavia sviluppato dei rizoidi, con i quali si attaccano al substrato.

Le alghe sono le prime piante comparse sulla Terra: le alghe pluricellulari derivano probabilmente da protisti unicellulari autotrofi che non si sono divisi completamente, dando origine a forme filamentose, dapprima semplici, poi ramificate e laminari. Tutte le alghe sono importanti produttori primari degli ambienti acquatici; alcune sono utilizzate anche dall'uomo per diversi scopi.

■ Riproduzione

Le alghe si riproducono **agamicamente**, cioè in modo asessuato, per scissione o mediante spore, **e sessualmente**, con alternanza di generazioni in cui predomina la fase gametofitica.

■ Classificazione

La sistematica delle alghe è piuttosto complessa e controversa: molti autori le considerano eucarioti primitivi; altri le includono nel Regno delle Piante.

Le alghe sono comunque classificate **secondo il tipo di clorofilla e i pigmenti (xantofille) accessori presenti**, che permettono loro di vivere a diverse profondità, dove vi è una differente penetrazione della luce.

Le alghe si distinguono in tre divisioni principali (v. tab. 13.2):

- le alghe rosse, o rodofite;
- le alghe brune, o feofite;
- le alghe verdi, o clorofite;

Le **alghe rosse**, o **rodofite**, contengono, oltre alla clorofilla, la **ficoeritrina**, un pigmento che ne maschera il colore verde (conferendo a esse colorazioni dal rosso vivo al nero) e che permette di assorbire le radiazioni luminose verdi-az-

Le alghe

Alghe rosse

Tabella 12.1 Le principali divisioni di alghe

DIVISIONE	PIGMENTI	HABITAT	SPECIE
rodofite , o alghe rosse	clorofilla ficoeritrina	vivono nel mare, soprattutto in quel- li più caldi, fino a 170 m di profondità	comprendono le bangioidee e le flo- ridee
feofite , o alghe brune	clorofilla fucoxantina	mari freddi	<i>Fucus</i> ha tallo lungo da 30 cm a 1 m e cresce sugli scogli tra la bassa e l'al- ta marea dei mari freddi il sargasso forma dense popolazioni in alto mare; il galleggiamento è favorito da vescicole piene di gas <i>Macrocystis gigantea</i> cresce lungo la costa del Pacifico e raggiunge anche i 100 m di lunghezza <i>Laminaria</i> ha grosse dimensioni, è uti- lizzata come foraggio e per l'estrazio- ne dello iodio
clorofite , o alghe verdi	clorofilla	per lo più di acqua dolce, ma anche marine	clorofite unicellulari sono: <i>Volvox</i> , che forma colonie sferiche in cui al- cune cellule si sono specializzate per la riproduzione e vive per lo più nel- le acque dolci; <i>Chlamydomonas</i> , fla- gellata; <i>Chlorella</i> , che produce un an- tibiotico pluricellulare è <i>Ulva lactuca</i> , detta lat- tuga di mare per la forma e le dimen- sioni, comune nel Mediterraneo

zurre che penetrano a profondità maggiore. Sono conside-
rate le più primitive per la presenza di pigmenti accessori si-
mili a quelli dei cianobatteri e per la struttura semplice del-
la membrana fotosintetica.

Nelle **alghe brune**, o **feofite**, oltre alla clorofilla è presente il pigmento **fucoxantina**, che ne determina le particolari co-
lorazioni giallo-brune. Il tallo è per lo più frondoso e può
raggiungere notevoli dimensioni.

Le **alghe verdi**, o **clorofite**, comprendono forme unicellu-
lari flagellate o coccoidi (rotondeggianti e prive di flagelli),
isolate o riunite in colonie, che potrebbero aver dato origi-
ne alle forme pluricellulari. **Contengono, accanto alla clo-
rofilla, diverse xantofille** che non ne mascherano tuttavia
il colore verde. Sono considerate le più evolute per il tipo
di cloroplasti e di materiale di riserva (amido), simili a quel-
li delle piante superiori.

■ I protisti eterotrofi, o protozoi

I **protisti eterotrofi**, o **protozoi** (dal greco, primi animali) sono prevalentemente acquatici; alcuni sono parassiti, altri sono simbiotici, moltissimi sono presenti dove abbondano le sostanze organiche in decomposizione. Comprendono quattro gruppi principali: zooflagellati, sporozoi, sarcodini e ciliati.

Zooflagellati

Gli **zooflagellati** sono considerati i protozoi più antichi. Vivono nel suolo e nell'acqua, dove si muovono mediante un flagello. Alcuni sono simbiotici o parassiti: *Trypanosoma gambiense* è l'agente della malattia del sonno, trasmessa dalla mosca tse-tse; altri vivono nell'intestino delle termiti, dove partecipano alla digestione della cellulosa.

Sarcodini

I **sarcodini** possiedono **prolungamenti citoplasmatici (pseudopodi) che permettono il movimento** (ameboide) e la cattura delle particelle alimentari. Le **amebe** non hanno forma definita; alcune sono parassite e possono provocare disturbi intestinali nell'uomo (amebiasi). I **foraminiferi**, marini, hanno gusci calcarei che, accumulandosi sul fondo del mare, formano la sabbia a foraminiferi. I **radiolari**, marini, hanno invece scheletri silicei che formano la sabbia a radiolari.

Sporozoi

Gli **sporozoi sono tutti parassiti e formano spore**. Emettono pseudopodi per catturare il cibo, ma si muovono scivolando o flettendosi. **Alternano riproduzione sessuale e asessuale**. Passano da un organismo all'altro utilizzando spesso gli insetti come vettori. *Plasmodium*, trasportato dalla zanzara anofele, provoca la malaria nell'uomo.

Ciliati

I **ciliati** possiedono caratteristiche ciglia, che possono in alcune specie ricoprire tutto il corpo. Sono diffusi soprattutto nelle acque dolci, in forme libere o fisse a un substrato; sono detti anche **infusori** perché scoperti negli infusi di fieno. Si riproducono per scissione e per coniugazione. Sono considerati i protisti più evoluti; comprendono i generi *Paramecium*, *Vorticella*, *Stentor*.

■ I protisti saprofiti

I **protisti saprofiti** comprendono organismi simili a funghi, che **si nutrono per assorbimento di sostanze in decomposizione**. Sono **privi di parete cellulare** e vengono chiamati funghi mucilluginosi. Si dividono in due gruppi principali: gli acrasiomiceti e i mixomiceti.

Acrasiomiceti

Gli **acrasiomiceti** hanno struttura cellulare. Sono **cellule ameboidi**, con prolungamenti citoplasmatici o pseudopodi. In condizioni avverse, possono riunirsi in un den-

so aggregato in cui alcune cellule si specializzano per compiti diversi.

I **mixomiceti** non hanno struttura cellulare individuale: **Mixomiceti formano una massa di citoplasma con miliardi di nuclei** non separati da una membrana, che può diffondersi in uno strato molto sottile per alcuni metri quadrati. Di colore giallo-arancio, vivono nelle foglie e nei tronchi marcescenti. Si riproducono per spore.

GLOSSARIO

Alghe

Protisti acquatici autotrofi.

Coniugazione

Tipo di riproduzione sessuale in cui due organismi unicellulari (soprattutto batteri) si scambiano materiale genetico senza divisione cellulare.

Endospore

Forme di resistenza all'interno della cellula, in grado di sopravvivere in condizioni ambientali sfavorevoli.

Funghi mucilluginosi

Protisti saprofiti simili a funghi perché si nutrono per assorbimento, ma privi di parete cellulare.

Monere o batteri

Organismi unicellulari, procarioti.

Protisti

Organismi eucarioti primitivi, unicellulari o pluricellulari autotrofi, eterotrofi, parassiti o saprofiti.

Protozoi

Protisti simili ad animali perché eterotrofi.

TEST DI VERIFICA

1

Le monere sono:

- a** cellule incomplete;
- b** cellule procarioti;
- c** cellule eucarioti;
- d** particelle subcellulari.

3

Le cianofitiche sono:

- a** alghe unicellulari;
- b** procarioti fotosintetici;
- c** protisti fotosintetici;
- d** parassiti.

2

I protozoi sono organismi:

- a** unicellulari procarioti;
- b** pluricellulari eterotrofi;
- c** unicellulari eucarioti;
- d** pluricellulari autotrofi.

4

Le alghe unicellulari costituiscono:

- a** il fitoplancton;
- b** lo zooplancton;
- c** le mucillagini inquinanti;
- d** i decompositori dell'ambiente acquatico.

R

1 b; 2 c; 3 b; 4 a.

13 Le piante e i funghi

Al **regno delle piante** appartengono organismi con una grande varietà di forme, che corrispondono a diversi stadi evolutivi. Comprendono le **briofite**, forme di transizione dall'ambiente acquatico a quello terrestre, e le piante terrestri più evolute, comprendenti le **spermatofite**, dotate di semi (che includono le piante con fiore o angiosperme).

Il **regno dei funghi** comprende organismi probabilmente derivati dalle alghe, che hanno seguito un percorso evolutivo differente da quello delle piante, perdendo la capacità di fotosintesi e divenendo eterotrofi.

13.1 Il regno delle piante

Al regno delle **piante** appartengono **gli organismi eucarioti, autotrofi** (capaci di fotosintesi), **pluricellulari** (tranne poche eccezioni).

Tallofite

Le piante considerate più primitive (o piante inferiori) sono le **tallofite**, così dette perché hanno un corpo costituito da tessuti indifferenziati, detto **tallo**. Le tallofite acquatiche sono raggruppate sotto il nome di **alghe** (v. *Protisti*) mentre quelle considerate forme di passaggio dall'ambiente acquatico a quello terrestre sono denominate **briofite**.

Cormofite

Le piante più evolute (o piante superiori) sono le **cormofite** terrestri, con un corpo differenziato in radici, fusto e foglie, detto **cormo**; queste piante sono denominate anche **piante vascolari**, o **tracheofite** perché dotate di vasi conduttori, o trachee; sono distinte in **pteridofite**, che comprendono le forme più primitive che si riproducono per spore, e in **spermatofite**, che comprendono le forme più evolute, perché si riproducono mediante semi (v. tab. 13.1). Tutte le piante mostrano un'alternanza di generazione (v. par. 11.5) tra sporofito e gametofito, con una graduale diminuzione della fase gametofitica rispetto a quella sporofitica dalle piante più primitive (alghe) a quelle più evolute (spermatofite).

13.1.1 Le briofite

Le briofite sono tallofite evolute probabilmente come adattamento di un'alga verde all'ambiente terrestre. **Pur non avendo ancora tessuti differenziati, in molte briofite si possono distinguere un fusticino, minuscole foglioline e rizoidi** per attaccarsi al terreno. Non avendo tessuti di conduzione e di protezione sviluppati per la vita sulla terrafer-

Tabella 13.1 Schema di classificazione generale delle piante

tallofite	briofite (terrestri)	
cormofite (o tracheofite)	pteridofite (con spore)	psilofite; licofite sfenofite; pterofite
	spermatofite (con semi)	gimnosperme (con semi nudi)
		cicadofite; coniferofite; ginkgofite
		angiosperme (o antofite, con semi protetti)
		monocotiledoni dicotiledoni

ma, mantengono piccole dimensioni (raggiungono un'altezza di pochi centimetri).

■ Riproduzione

Il ciclo vitale delle briofite comprende un'**alternanza di generazioni**. Nel **gametofito** aploide dominante i gameti femminili sono prodotti negli archegoni e i gameti maschili negli anteridi. Lo **sporofito** diploide, molto ridotto, cresce sul gametofito ed è costituito da un peduncolo (**seta**) e da una **capsula** nella quale si formano meiospore, dalla cui germinazione deriverà il nuovo gametofito.

La **riproduzione delle briofite è ancora strettamente legata all'acqua**: i gameti maschili, per poter raggiungere l'archegonio femminile devono nuotare per mezzo di flagelli anche solo in un velo d'acqua; per questo le briofite vivono nel sottobosco, in luoghi molto umidi e ombrosi. Alcune specie possono tuttavia sopravvivere anche dove l'acqua è scarsa, come nei deserti o sulla nuda roccia.

■ Classificazione

Le briofite comprendono le epatiche e i muschi.

Le **epatiche** hanno tallo a forma di lamina e sono frequenti soprattutto nelle regioni di caldo umido. Vivono sul terreno, dove possono formare densi tappeti verdi, ma anche sulla corteccia degli alberi. Epatiche

I **muschi** formano densi cuscinetti di minuscoli individui. Insieme ai licheni, i muschi sono organismi pionieri che sgretolano le rocce e rendono possibile la formazione di humus e la crescita di altre piante. Gli **sfagni** sono muschi di colore chiaro che vivono ai margini degli stagni e dalla cui decomposizione si forma la torba, usata come combustibile e in giardinaggio, per la capacità di trattenere l'acqua e cederla lentamente. Muschi

13.1.2 Le tracheofite

Le tracheofite sono le piante che hanno sviluppato tessuti specializzati (conduttori e meccanici) necessari per la vita sulla terraferma.

Tessuti conduttori

I **tessuti conduttori**, (il nome tracheofite deriva da trachee, un tipo di tessuto conduttore), costituiscono un sistema di vasi (per cui le tracheofite sono dette anche **piante vascolari**) specializzati per il trasporto dell'acqua e dei sali minerali prelevati dal terreno, e la redistribuzione degli zuccheri, formati dalle foglie mediante fotosintesi, a tutto il corpo.

Tessuti meccanici

I **tessuti meccanici** hanno la duplice funzione di sostegno e di protezione contro il disseccamento e sono indispensabili in un ambiente in cui il corpo non è sostenuto dall'acqua.

Il cormo

Le tracheofite hanno sviluppato una struttura organizzata in apparati con funzioni specifiche (**cormo**), che comprende:

- radice (sistema assorbente e di conduzione);
- fusto (sistema con funzione di sostegno e di conduzione);
- foglie (sistema fotosintetico e traspirante).

Riproduzione e classificazione

Come ulteriore evoluzione, nelle tracheofite **lo sporofito predomina sul gametofito**. Le tracheofite sono classificate secondo il tipo di riproduzione; si distinguono:

- **tracheofite con spore**, o pteridofite (licopodi, equiseti e felci);
- **tracheofite con seme**, o spermatofite, che comprendono le gimnosperme e le angiosperme (v. tab. 13.1).

■ Pteridofite

Molto diffuse nel Carbonifero, con organismi di grandi dimensioni che costituivano enormi foreste, sono oggi ridotte a piccole piante del sottobosco (v. tab. 13. 3).

La riproduzione avviene mediante spore aploidi che formano un piccolo gametofito, in genere laminare (protallo); nel

Tabella 13.2 Le principali pteridofite

licofite	comprendono i licopodi, piccole piante alte pochi centimetri, con foglie a scaglie, come quelle dei muschi
sfenofite	comprendono il solo genere <i>Equisetum</i> , che non raggiunge il metro di altezza. Le spore sono prodotte in particolari strutture a cono all'apice dei fusti
pterofite	comprendono 12.000 specie di felci , con foglie larghe, dette fronde; sulla pagina inferiore portano le spore riunite in sporangi detti sori. Oggi solo le felci tropicali sono arboree

gametofito si formano i gameti maschili e femminili e dopo la fecondazione si sviluppa uno sporofito frondoso.

Come nel caso delle briofite (v. a. p. 139), le pteridofite sono **ancora legate all'ambiente acquatico per la riproduzione** (i gameti maschili “nuotano” in un velo d'acqua fino ai gameti femminili immobili); inoltre, i piccoli gametofiti non hanno vasi conduttori. Alle pteridofite appartengono le **felci**.

■ Spermatofite

Negli ultimi 250 milioni di anni le spermatofite hanno invaso tutti gli ambienti terrestri, diventando le piante dominanti grazie a una più efficace strategia riproduttiva basata su due adattamenti principali: il polline e i semi.

Il **polline è un insieme di microscopici granuli** (da 2,5 a 250 micron) contenenti cellule riproduttive, i gameti maschili. Costituisce dunque il **gametofito maschile** (ridotto quindi a poche cellule), mentre lo **sporofito è la pianta**, spesso di notevoli dimensioni.

Ogni granulo di polline è rotondeggiante (in genere di colore giallo-arancio), formato da due cellule protette da un involucro esterno, rigido, con rilievi e disegni caratteristici per ogni specie.

Vengono prodotte grandi quantità di polline che, leggero e minuto, viene trasportato facilmente dal vento o dagli animali e garantisce una sicura diffusione fino a raggiungere il gametofito femminile (impollinazione): con questo accorgimento la fecondazione è completamente svincolata dall'acqua.

Il **seme** (più ampiamente descritto a p. 184) **è una struttura protettiva che avvolge** con un rivestimento rigido l'**embrione** e **una riserva alimentare per la sua crescita**. Il seme permette di mantenere l'embrione in uno stato di quiescenza finché non vi siano le condizioni ottimali per la germinazione.

Per assicurarne la dispersione, i semi possiedono caratteristiche che li rendono appetibili agli animali, o facilmente trasportabili dall'acqua e dal vento per grandi distanze; in questo modo le spermatofite hanno potuto diffondersi rapidamente.

Le spermatofite comprendono le gimnosperme (spermatofite con seme nudo) e le angiosperme (spermatofite con fiori).

■ Le gimnosperme

Le **gimnosperme sono spermatofite con semi “nudi”**, cioè non avvolti da strutture di protezione.

Gli organi della riproduzione sono ciuffi di foglie trasformate o **sporofilli** (squame) riuniti intorno a un asse centrale (ra-

Gli organi della riproduzione

Tabella 13.3 Le principali gimnosperme

ginkgofite	molto diffuse dal Giurassico, oggi sono quasi scomparse e considerate fossili viventi. L'unica vivente, <i>Ginkgo biloba</i> , diffusa nei parchi e nei giardini, ha foglie a ventaglio incise a metà
cicadofite	assomigliano a palme, con un ciuffo di foglie all'estremità di un tronco non ramificato; vivono nei paesi tropicali; le radici ospitano microrganismi azotofissatori
coniferofite	sono così chiamate perché portano i coni, o pigne; hanno tutte foglie aghiformi, cioè sottili e allungate, in genere appuntite all'apice, come adattamento alla mancanza di acqua: vivono infatti in alta montagna dove per le basse temperature invernali l'acqua gela e non è disponibile per diversi mesi, e nelle regioni mediterranee con scarsa piovosità. Possiedono nella linfa una sostanza che agisce come antigelo, la resina, che permette il trasporto delle sostanze nutritive anche con temperature sotto lo zero. Comprendono i pini, gli abeti, il larice, il cipresso, il tasso, il ginepro, tutte sempreverdi tranne il larice: mantenere le foglie tutto l'anno permette di risparmiare in primavera acqua ed energia per formare i nuovi germogli

chide) in grappoli unisessuali detti **strobili**, o **coni**: quelli maschili (**microsporofilli**), in genere più piccoli e situati all'estremità dei rami più bassi, portano le sacche polliniche, in cui si svilupperanno i gameti maschili (cellule spermatiche); quelli femminili (**macrosporofilli**), più grandi, si trovano sui rami più alti e portano gli ovuli, in cui si svilupperanno i gameti femminili (cellule uovo).

L'**impollinazione** è esclusivamente **anemofila**: i coni maschili liberano immense nuvole di polline che vengono trasportate dal vento. Alla base di ogni squama dei coni femminili si formano due ovuli, contenenti ciascuno una cellula uovo che viene fecondata dalla cellula spermatica di un granulo di polline atterrato vicino.

La cellula uovo fecondata rimane racchiusa nell'ovulo, che diventa una struttura rigida, il seme, in cui si sviluppa l'embrione. Nel frattempo i macrosporofilli lignificano e si aprono a maturità liberando i semi.

Le gimnosperme sono tutte piante legnose e si dividono in ginkgofite, cicadofite e coniferofite (v. tab. 13.4).

■ Le angiosperme

Le **angiosperme**, dette anche antofite, sono **piante a seme provviste di fiore**, con ovuli protetti in un involucro chiuso (ovario), che in seguito a fecondazione si sviluppa nel **frutto** (angiosperma significa infatti "seme racchiuso").

Le angiosperme costituiscono oggi il gruppo dominante di piante: comprendono circa 230.000 specie, diffuse in ogni

ambiente (piante acquatiche, terrestri, parassite). Il loro successo è dovuto a diversi adattamenti, i principali dei quali sono il fiore e il frutto (che saranno descritti ampiamente nei capitoli 17 e 18.)

Il **fiore** è una **struttura riproduttiva complessa**, derivata dalla trasformazione di foglie, **in cui si formano e sono protetti i gametofiti maschili e femminili**, che, come nelle gimnosperme, sono ridotti a poche cellule del granulo pollinico e dell'ovulo. Il fiore

Il fiore, spesso con petali colorati, ha una **funzione vessillare**, rivolta cioè ad attirare gli insetti o gli altri animali impollinatori, garantendo così un maggiore successo riproduttivo. Anche la fecondazione (v. cap. 18) avviene nel fiore e lo zigote rimane racchiuso nell'ovulo trasformato in seme.

Il **frutto** è una **struttura di protezione del seme** derivata dalla trasformazione del fiore, dopo la fecondazione. In genere è colorato e dolce per essere appetito dagli animali, o dotato di adattamenti per essere trasportato dal vento (in modo da assicurare una più ampia dispersione del seme). Il frutto

Il successo delle angiosperme è stato favorito anche dalle **foglie a lamina larga** (latifoglie), che assorbono maggiormente la luce per una più efficace fotosintesi. Le foglie a lamina larga

La sistematica delle angiosperme si basa sulle caratteristiche del fiore, e primariamente sulla presenza nel seme di una o due foglioline embrionali (cotiledoni): si dividono così in **monocotiledoni** (un solo cotiledone) e **dicotiledoni** (due cotiledoni). La classificazione

Le più importanti monocotiledoni sono le glumiflore (a cui appartengono i cereali, fondamentali nell'alimentazione umana), specie alimentari come il banano e le palme, specie conosciute per i fiori come le liliacee e le orchidee.

Le dicotiledoni sono più diffuse: a esse appartengono le principali piante da frutto e innumerevoli specie arboree, arbustive ed erbacee.

13.2 Il regno dei funghi

I **funghi** sono **organismi eterotrofi**, in genere con **corpo filamentoso pluricellulare indifferenziato (tallo)**, che si nutrono per assorbimento.

Derivano probabilmente, come le piante, dalle alghe, ma presto nel corso dell'evoluzione hanno perso il carattere distintivo delle piante, cioè l'autotrofia.

■ Struttura e riproduzione

Le cellule dei funghi hanno per lo più una **parete cellulare**

Le ife e il micelio

di micosina, una sostanza azotata simile alla chitina degli artropodi.

Il tallo è formato da una **massa di sottili ife filamentose detta micelio**, che si accresce nel terreno. In alcune specie le ife sono singole cellule allungate con più nuclei, in altre possono essere formate da più cellule divise da **setti**, perforati per il passaggio delle sostanze nutritive.

Poiché hanno una parete rigida, i funghi si nutrono per assorbimento, secernendo all'esterno enzimi digestivi e assorbendo le sostanze nutritive che vengono così liberate. Le ife si estendono per una grande superficie coprendo così una vasta area di assorbimento.

La riproduzione

Nei funghi si osservano diversi tipi di riproduzione, spesso complessi e generalmente con dominanza della generazione aploide.

La riproduzione asessuata avviene per frammentazione del micelio. Periodicamente, le ife si aggregano in strutture riproduttive, dette **corpi fruttiferi, che sono le sole strutture visibili del fungo** (quelle che si mangiano nei funghi commestibili, per esempio). Nei corpi fruttiferi si sviluppano, per via sia sessuata sia asessuata, microscopiche **spore**, che formano un polvere scura facilmente dispersa dal vento.

■ Importanza ecologica

I funghi vivono in ambienti umidi del sottobosco e sono, con i batteri, **importanti decompositori**; infatti la maggior parte dei funghi è **saprofita** (si nutre cioè di materia organica in decomposizione), e molti sono **parassiti**. Alcuni funghi formano simbiosi mutualistiche con le piante, come nel caso dei **licheni** (v. riquadro), un'associazione tra un fungo e un'alga, e delle **micorrize**, che invadono le cellule radicali di molte piante vascolari, con cui dividono le sostanze nutritive.

■ Classificazione

Anche la sistematica dei funghi è complessa e soggetta a continue revisioni. Generalmente i funghi sono suddivisi in cinque principali gruppi:

- zigomiceti;
- oomiceti;
- ascomiceti;
- basidiomiceti;
- funghi imperfetti o deuteromiceti.

Zigomiceti

Gli **zigomiceti** formano spore sessuali, dette zigospore, per unione di due ife aploidi. Comprendono il fungo coprofilo (che ha cioè il suo habitat nelle feci) *Pilobolus* e la muffa nera del pane *Rhizopus*.

I LICHENI

I licheni sono **associazioni vegetali formate da funghi e alghe**, che vivono in stretta simbiosi formando un unico tallo. Il micelio dei funghi, per lo più ascomiceti, assume acqua e sali minerali dal substrato e trattiene l'umidità; le alghe, clorofite unicellulari o cianobatteri, producono gli zuccheri.

I pigmenti delle alghe sono responsabili dei colori vivaci di alcuni licheni, dal verde all'arancio.

La riproduzione avviene per:

1. diffusione delle spore dei funghi, che, se incontrano un'alga adatta, potranno ricostituire la struttura del lichene;
2. per frammentazione del tallo (tali fram-

menti sono detti isidi e soredi).

La crescita è lentissima.

I licheni si dividono secondo la forma del tallo in licheni **crostosi**, con tallo sottile attaccato completamente al substrato; **fogliosi**, con tallo orizzontale simile a una foglia; **fruticosi**, a forma eretta o cespugliosa, che crescono direttamente nel terreno o pendono dai rami.

I licheni sono i primi organismi pionieri che colonizzano le rocce e le sgretolano seccando degli acidi: si inizia così il processo di formazione del suolo.

I licheni crescono in qualunque ambiente con molta luce, sopportando lunghi periodi di clima secco.

Negli **ascomiceti** le spore sono disposte in strutture a sacco, dette aschi, che si aggregano a formare corpi fruttiferi complessi, l'**ascocarpo**. Gli ascocarpi possono avere forme diverse, sulle quali si basa la sistematica della divisione. I più primitivi sono i cleistoteci, sferici; il peritecio ha invece forma a fiasco aperto; più evoluta sarebbe la forma ad apotecio, simile a una scodella aperta.

Gli **ascomiceti possono riprodursi sessualmente** con la produzione, in seguito a meiosi, di ascospore, **o asexualmente** con la produzione di conidi, speciali spore portate all'estremità di ife. Durante i periodi sfavorevoli gli ascomiceti possono produrre anche spore durature (**clamidiospore**), con pareti spesse e ricche di sostanze di riserva.

Gli ascomiceti comprendono molte muffe che si sviluppano sui cibi avariati o sui vegetali e il ricercato **tartufo**, che cresce completamente sotto terra. Ascomiceti unicellulari sono i **lieviti**, microrganismi capaci di fermentazione alcolica: in scarsità di ossigeno trasformano gli zuccheri in alcol, e questo processo è sfruttato per la produzione del pane, della birra, del vino. *Saccharomyces* si riproduce per gemmazione ma può formare ascospore.

Nei **basidiomiceti** le spore sono contenute in strutture a forma di clava, i **basidi**, portate spesso su sottili filamenti detti sterigmi. Il **corpo fruttifero** ha per lo più la **tipica forma a cappello sorretto da un gambo**. Sulla parte inferiore del cappello i basidi e le ife sterili formano uno strato continuo, o **imenio**, che riveste dei tubuli o delle lamelle. Alcuni basi-

Ascomiceti

Riproduzione degli ascomiceti

I lieviti

Basidiomiceti

GLOSSARIO

Angiosperme

Piante a seme provviste di fiore e con ovuli protetti in un involucro chiuso (ovario).

Briofite

Tallofite evolute probabilmente da un'alga verde adattata all'ambiente terrestre.

Cormo

Corpo diviso in radice, fusto, foglie con funzioni ben definite.

Funghi

Organismi eterotrofi, in genere con corpo filamentoso pluricellulare indifferenziato (tallo), che si nutrono per assorbimento.

Gimnosperme

Spermatofite con semi "nudi", cioè non avvolti da strutture di protezione.

Piante

Organismi eucarioti, autotrofi, in genere pluricellulari.

Polline

Insieme di microscopici granuli contenenti i gameti maschili.

Seme

Struttura protettiva che avvolge con un rivestimento rigido l'embrione e la riserva alimentare per la sua crescita.

Tallofite

Piante pluricellulari il cui corpo è formato da tessuti indifferenziati.

Tracheofite

Piante che hanno sviluppato tessuti specializzati (conduttori e meccanici) necessari per la vita sulla terraferma.

TEST DI VERIFICA

1 Le piante sono:

- a autotrofe;
- b eterotrofe;
- c unicellulari;
- d pluricellulari.

2 Le tallofite:

- a non sono fotosintetiche;
- b non hanno radici;
- c hanno radici, fusto e foglie;
- d hanno grandi dimensioni.

3 Le novità evolutive delle cormofite sono:

- a i tessuti differenziati;
- b le grandi dimensioni;
- c le foglie verdi;
- d le spore.

4 Le gimnosperme sono:

- a piante piccole del sottobosco;
- b alberi senza fiori;
- c piante che si riproducono per spore;
- d grandi alberi del Carbonifero ora estinti.

5 Il successo delle angiosperme è dovuto alla presenza di:

- a radici e tronco;
- b fiori colorati e profumati;
- c fiore e frutto;
- d foglie aghiformi.

6 Quali sono due caratteristiche peculiari dei funghi?

- a mancanza di clorofilla e presenza di micosina;
- b sono eterotrofi e parassiti;
- c presenza di clorofilla e chitina;
- d radici e fusto.

R

1 a, d; 2 b; 3 a; 4 b; 5 c; 6 a.

14 Il regno degli animali

Il regno degli animali comprende gli **organismi pluricellulari eterotrofi che si riproducono sessualmente e le cui cellule**, a differenza di quelle vegetali, **sono prive di parete cellulare**. Derivati presumibilmente da protisti che formavano colonie marine simili alle attuali spugne, gli animali si sono evoluti in una straordinaria varietà di forme, con livelli di complessità i più diversificati, connessi a una crescente organizzazione e **specializzazione cellulare in tessuti**. I phyla animali riflettono questa tendenza a una sempre maggiore complessità.

14.1 Tendenze evolutive degli animali

Caratteristiche degli animali

Sono **animali** gli organismi che, pur nella loro varietà, hanno in comune le seguenti **caratteristiche principali**:

1. sono **pluricellulari**;
2. sono **eterotrofi**;
3. hanno **cellule prive di parete cellulare**;
4. **si riproducono sessualmente** (in molte specie, tuttavia, la riproduzione è anche agamica);
5. **sono mobili**, almeno in un periodo della loro vita;
6. **reagiscono agli stimoli esterni**.

La tendenza alla complessità

Come le piante, anche gli animali hanno subito un processo di evoluzione che ha portato a un'**organizzazione cellulare sempre più complessa**. Questa tendenza alla complessità si osserva nelle seguenti caratteristiche:

1. organizzazione cellulare;
2. disposizione simmetrica degli organi e segmentazione;
3. cefalizzazione;
4. evoluzione di una cavità interna;
5. segmentazione;
6. evoluzione di strutture di sostegno;
7. evoluzione del canale digerente.

Il grado via via crescente di complessità delle strutture e delle funzioni svolte da questi organismi costituisce la chiave per classificare gli animali (v. tab. 14.1).

I prossimi paragrafi descrivono le tendenze evolutive degli animali. Segue una breve descrizione dei principali *phyla* in cui gli animali vengono classificati.

■ Organizzazione cellulare

Nel corso dell'evoluzione le **cellule degli animali si specializzano e si organizzano in tessuti**, i quali a loro volta si

Tabella 14.1 Schema di classificazione degli animali

poriferi	calcisponge ialosponge demosponge	onicofori	
cnidari	idrozoï scifozoï antozoï	artropodi	aracnidi crostacei miriapodi insetti
	ctenofori	molluschi	gasteropodi scafoïdi lamellibranchi cefalopodi
tentacolati		echinodermi	crinoidei asteroidei ofiuroidei echinoidei oloturoidei
platelminti	turbellari trematodi cestodi	cordati	cefalocordati urocordati vertebrati ciclostomi pesci anfibi rettili uccelli mammiferi
gnatostomulidi			
nemertini			
aschelminti			
sipunculidi			
camptozoï			
anellidi	policheti oligocheti irudinei		
pentastomidi			
tardigradi			

uniscono a formare gli organi. Anche gli organi si uniscono in apparati o sistemi di organi (descritti nel capitolo 16). Si osserva una tendenza alla complessità anche per quanto riguarda il numero dei foglietti embrionari (strati di tessuto presenti nell'embrione): accanto ai due strati iniziali (**ectoderma** ed **endoderma**), si forma in uno stadio ulteriore, un terzo strato intermedio (**mesoderma**).

■ Simmetria e segmentazione

Gli animali più semplici (le spugne) sono privi di simmetria.

Il primo tipo di disposizione simmetrica degli organi è a **simmetria raggiata**: gli organi sono disposti attorno a un asse centrale e il corpo dell'animale può essere idealmente attraversato da infiniti piani passanti per l'asse, che lo dividono in due parti uguali. Questo tipo di simmetria è caratteristico degli animali acquatici meno evoluti, che vivono fissi a un substrato (animali sessili) o sono poco mobili.

Propria degli animali più evoluti e capaci di movimento è la simmetria bilaterale, in cui esiste un solo piano che divide il corpo in due parti simmetriche. In questi animali sono presenti una superficie dorsale e una ventrale, un'estremità cefalica e una caudale. In alcuni animali il corpo è segmentato in unità strutturali simili (**metameri**), in cui gli organi si ripetono con identica disposizione. Negli organismi più complessi

Simmetria raggiata

Simmetria bilaterale

la segmentazione non è visibile esternamente, ma riguarda solo alcune parti dei muscoli, dello scheletro e di nervi.

■ Cefalizzazione

La cefalizzazione è il fenomeno per cui gli organi di senso, le cellule nervose e gli organi deputati all'ingestione del cibo si sono localizzati (cioè concentrati) a un'estremità del corpo, cioè la testa dell'animale (estremità cefalica).

■ Cavità corporea

Celoma

Si chiama celoma la cavità interna nella quale sono situati gli organi, interposta tra il canale digerente e la parete interna del corpo. Grazie al celoma, organi quali il cuore, i polmoni, lo stomaco e l'intestino hanno a disposizione un certo spazio in cui accrescersi, muoversi e funzionare senza reciproche interferenze.

Gli animali più semplici sono **acelomati**, cioè privi di celoma. Altri possiedono uno spazio analogo al celoma (**pseudoceloma**), la cui origine nella fase embrionale è diversa rispetto agli animali dotati di celoma.

■ Canale alimentare

Il canale alimentare degli animali più primitivi è un sacco provvisto di una sola apertura, attraverso cui il cibo viene introdotto e i prodotti di scarto espulsi.

Segno di maggiore complessità evolutiva è la presenza di un canale alimentare con due aperture, la bocca e l'ano.

■ Strutture di sostegno

Vertebrati

Invertebrati

Si usa distinguere gli animali in **vertebrati**, provvisti di **endoscheletro**, cioè di uno scheletro interno o colonna vertebrale, e **invertebrati**, che ne sono privi e sopperiscono alla funzione di sostegno con diversi accorgimenti: "aghi" rigidi di sostanze minerali, idroscheletri e scheletri esterni, o **esoscheletri**, di varia natura. I vertebrati costituiscono solo una parte di un singolo *phylum*, quello dei cordati (che comprende: pesci, anfibi, rettili, uccelli e mammiferi).

Di seguito vengono descritti i principali *phyla* degli animali (i rimanenti *phyla* che compaiono nella classificazione degli animali sono riuniti nel riquadro a pagina 157).

14.2 Poriferi

I **poriferi**, o **spugne** (*phylum* Poriphera), sono gli animali più semplici, poiché non possiedono né simmetria né veri e propri tessuti. Possono essere considerati delle colonie di

Tabella. 14.2 Classificazione dei poriferi

CLASSE	CARATTERISTICHE
calcisponge	spugne calcaree; vivono nel mare fino a circa 800 m di profondità
ialosponge	spugne silicee; vivono nel mare tra 25 e 8500 m
demosponge	spugne cornee; vivono anche in acque dolci, ma sono più diffuse nel mare. Il loro scheletro di spungina viene utilizzato come spugna da bagno

organismi unicellulari con funzioni indipendenti.

Le spugne (v. tab. 14.2) vivono in acqua e **hanno il corpo a forma di sacco cavo**, fisso al substrato e **perforato da numerosi pori**, attraverso i quali entrano le particelle alimentari portate dall'acqua. L'interno della cavità è rivestito da **particolari cellule (coanociti)**, **provviste di un flagello che, muovendosi, assicura il continuo flusso dell'acqua**. Una sorta di "collare" che circonda il flagello funziona da setaccio che trattiene i microrganismi entrati dai pori. I prodotti di rifiuto fuoriescono da un'ampia apertura, l'**osculo**.

Tra le cellule epiteliali e i coanociti si trova uno strato gelatinoso (**mesoglea**) che contiene **cellule ameboidi, le quali secernono spicole calcaree, silicee o cornee che danno sostegno all'animale**.

La **riproduzione avviene per gemmazione** oppure è di tipo **sessuato**. Nel primo caso si forma una protuberanza, o gemma, sul corpo della spugna; accrescendosi, la gemma può rimanere attaccata al corpo del genitore oppure staccarsi. Se la riproduzione è sessuata, dalla fecondazione della cellula uovo si forma un larva ciliata libera, che viene dispersa dalla corrente e poi si fissa sul fondo per dare origine a un nuovo individuo.

Struttura

Riproduzione

14.3 Cnidari, o celenterati

Gli **cnidari, o celenterati** (*phylum Cnidaria*), sono **invertebrati marini dal corpo a forma di polipo e medusa**: il polipo è sessile, cioè vive fisso al substrato, solitario o riunito in colonie; la medusa viene trasportata liberamente dalle correnti.

Polipo e medusa rappresentano due fasi del ciclo vitale del celenterato: dalla fecondazione della cellula uovo, liberata da una medusa, si forma una larva ciliata, liberamente natante, che dopo un po' di tempo si fissa al substrato, trasformandosi in polipo. Questo, a sua volta, si allunga e si divide trasversalmente in numerose parti provviste di tentacoli e impilate l'una sull'altra. Staccandosi, ognuna di esse forma una piccola medusa (**efira**), che si accresce fino a diventare medusa sessualmente matura. A questo punto il ciclo ricomincia.

Ciclo vitale di polipo e medusa

Tabella 14.3 Classificazione degli cnidari

CLASSE	CARATTERISTICHE
idrozoï	la generazione di polipo e di medusa si alternano
scifozoï	prevala la generazione di medusa
antozoï	hanno solo la forma di polipo; comprendono le attinie e i coralli. Secernono uno scheletro calcareo che nel corso di milioni di anni ha formato grandi barriere coralline

Struttura corporea

Il **corpo dei celenterati**, a simmetria raggiata, è costituito in larga parte da acqua e **ha perciò aspetto gelatinoso**. Sono presenti **due strati cellulari** (ectoderma ed endoderma) che circondano la **cavità gastrovascolare**. Questa è tappezzata da numerose **cellule ghiandolari con funzioni digestive** ed è comunicante con l'esterno mediante un'apertura circondata da **tentacoli**. Sulla superficie dei tentacoli sono distribuiti gli **cnidoblasti**, particolari cellule che, toccate da un corpo estraneo, estroflettono un filamento cavo. Quest'ultimo inietta nell'aggressore o nella preda un liquido urticante e paralizzante. Cellule nervose con lunghi prolungamenti (**cellule neuroepiteliali**) costituiscono un **rudimentale sistema nervoso**, che consente all'animale di reagire velocemente a uno stimolo ambientale. Specie tipiche sono gli anemoni di mare, le madrepore e i coralli (v. tab. 14.3).

14.4 Ctenofori

Gli **ctenofori** (*phylum Ctenophora*) sono anch'essi **animali marini**, i primi in cui allo stadio larvale compare il **terzo foglietto embrionario**, il mesoderma.

Come i celenterati, anche gli ctenofori **hanno il corpo gelatinoso e trasparente**, formato per il 95% da acqua. Possiedono una bocca e, in posizione opposta, un organo di senso statico (**organo apicale**) dal quale si dipartono 8 strisce ciliate, chiamate **palette vibratili**, utilizzate per la locomozione. Certe specie sono provviste di due lunghi tentacoli che possono secernere sostanze adesive.

Sono animali ermafroditi, cioè uno stesso individuo produce gameti sia maschili sia femminili.

14.5 Tentacolati

I **tentacolati** (*phylum Tentaculata*) sono **piccoli animali marini**, che vivono isolati o in colonie. Il nome del *phylum* deriva da una corona di tentacoli (**lofoforo**) che circonda la bocca; il lofoforo crea un vortice d'acqua che convoglia gli alimenti verso la bocca.

Alcuni tentacolati sono protetti da una conchiglia bivalve, altri vivono in tubuli, altri sono vermiformi.

Gli individui sono ermafroditi e la riproduzione può essere sia agamica sia sessuale.

Comprendono i foronoidei, i briozoi e i brachiopodi. Tra questi vanno segnalati i **briozoi**, che sono sessili e vivono in colonie; hanno inizialmente simmetria bilaterale, ma durante lo sviluppo il corpo si ripiega a U. In questo modo, l'ano e la bocca sono affiancati e rivolti entrambi verso l'alto.

14.6 Platelminti

I **platelminti** (*phylum Plathelmyntes*) hanno **simmetria bilaterale** e il **corpo piatto** (per questo sono anche detti vermi piatti), lungo da pochi millimetri a diversi metri. Sono gli animali più semplici in cui i tessuti siano raggruppati in unità funzionali, gli **organi**.

La testa ha due **macchie oculari**, sensibili agli stimoli luminosi ma incapaci di formare immagini. Sono anche presenti **aggregati di cellule nervose (gangli)** che costituiscono un primitivo cervello. Il sistema nervoso si prolunga per l'intera lunghezza del corpo con 2 cordoni longitudinali uniti da fibre trasversali.

L'**apparato digerente** è provvisto di una bocca e di una cavità gastrovascolare molto ramificata e a fondo cieco. L'apparato escretore è costituito da tubuli anch'essi a fondo cieco (**protonefridi**) che terminano con le **cellule a fiamma**, così chiamate perché provviste di ciglia vibratili, che ondeggiando come una fiammella espellono i prodotti di rifiuto all'esterno del corpo.

La riproduzione può essere sessuale oppure agamica; alcune specie possiedono la capacità di rigenerare parti del loro corpo.

I platelminti comprendono animali a vita libera, marini o terrestri, e parassiti (v. tab. 14.4). Questi ultimi (tra cui la tenia, o verme solitario) hanno sviluppato alcuni adattamenti: per

Tabella 14.4 Classificazione dei platelminti

CLASSE	CARATTERISTICHE
turbellari	conducono vita libera; comprendono la planaria, largamente utilizzata nei laboratori per studiarne le capacità rigenerative
trematodi	forme parassite. Comprendono lo <i>Schistosoma</i> (comune in Africa, Asia e Sudamerica, provoca una forma di anemia, nota come schistosomiasi) e la <i>Fasciola hepatica</i>
cestodi	tutti parassiti; tra questi, la tenia, dal corpo nastriforme, che vive nell'intestino dell'uomo e di altri animali

esempio, il corpo rivestito da una cuticola a protezione dagli enzimi digestivi dell'ospite; strutture specializzate (ventose e uncini) per afferrarsi alla parete intestinale dell'animale che parassitano; l'ermafroditismo per autofecondarsi.

14.7 Nemertini

I **nemertini** (*phylum Nemertini*) sono animali **vermiformi**, lunghi fino a 30 m, che vivono per lo più sui **fondali fangosi dei mari**. Sono gli animali più semplici, in cui il **canale alimentare è provvisto di un'apertura posteriore, l'ano**. Possiedono inoltre un rudimentale **pseudoceloma** (cavità interna) e una specie di proboscide estroflessibile; quest'ultima può essere collegata a ghiandole velenifere ed è impiegata per catturare le prede e, quando non serve, viene riposta in una cavità allungata (**rincocoele**) che decorre dorsalmente al canale alimentare.

14.8 Aschelmini

Gli animali che appartengono agli **aschelmini** (*phylum Aschelminthes*) hanno caratteristiche molto varie, tanto che alcuni studiosi contestano la parentela tra le diverse classi (v. tab. 14.5). Gli elementi che accomunano gli aschelmini sono: **simmetria bilaterale, pseudoceloma, sessi separati**.

14.9 Anellidi

Negli **anellidi** (*phylum Anellida*) compare il **celoma**, ripieno di liquido, con funzione di scheletro idrostatico. Gli anellidi sono **anche detti vermi segmentati**, perché il **loro corpo è diviso in segmenti, o metameri**. In ogni metamero sono presenti due gangli nervosi, una coppia di organi escretori e due vasi sanguigni. I gangli nervosi di ciascun metamero sono uniti tra loro da un cordone trasversale e ai gangli dei metameri adiacenti da un cordone longitudinale. L'**apparato digerente** ha inizio con la bocca, situata nel secondo metamero, e termina con l'ano, nell'ultimo segmento. **Compare per la prima volta l'apparato circolatorio**, formato da 5 paia di "**cuori**" che si contraggono ritmicamente e riversano il sangue in due **vasi**, uno dorsale e uno ventrale; questi ultimi sono uniti, nei singoli metameri, da vasi trasversali. La **respirazione avviene per via cutanea**, ma in alcune specie compare un rudimentale apparato respiratorio, rappresentato da espansioni più o meno ramificate (**branchie**). L'epidermide dei metameri locomotori può presentare del-

Metameria

Tabella 14.5 Classificazione degli aschelmini

CLASSE	CARATTERISTICHE
rotiferi	sono così chiamati perché possiedono un disco ciliato intorno alla bocca (apparato rotatorio) che, facendo ondeggiare le ciglia, crea un vortice nell'acqua che trascina batteri e protozoi verso la bocca. La loro faringe ha uno spesso strato muscolare che muove dei pezzi scheletrici per sminuzzare il cibo. La riproduzione è sessuale o agamica, ma si riproducono anche per partenogenesi
acantocefali	parassiti, sono privi di intestino e di bocca e provvisti all'estremità anteriore di una proboscide armata di uncini
gastrotrichi	il nome deriva dalla presenza, in certe specie, di ciglia sulla faccia ventrale. Sono lunghi fino a 1,5 m
nematodi	hanno corpo lungo, sottile e cilindrico (sono anche detti vermi cilindrici) rivestito da una cuticola. Lo pseudoceloma ripieno di liquido circonda gli organi e forma uno scheletro idrostatico , contro cui i 4 muscoli longitudinali possono fare forza. La riproduzione è sessuata, generalmente con sessi separati. I maschi si distinguono dalle femmine per la forma e le dimensioni (dimorfismo sessuale). I nematodi comprendono forme libere, che vivono in tutti gli ambienti, ma sono soprattutto parassiti dell'uomo, degli animali domestici e delle piante
nematomorfi	simili ai nematodi, allo stadio larvale sono parassiti
chinorinchi	hanno una cuticola provvista di setole o aculei; vivono in mare
priapulidi	sono provvisti di una proboscide armata di uncini; vivono nei mari freddi

le espansioni (**parapodi**) che portano delle setole.

La riproduzione è sessuata e lo sviluppo passa attraverso la larva **trocofora**, assai interessante dal punto di vista filogenetico, perché simile alla larva dei molluschi.

14.10 Artropodi

Gli **artropodi** (*phylum Arthropoda*) sono il *phylum* più vasto del regno animale. Sono provvisti di **appendici articolate atte alla locomozione** (da cui il nome del *phylum*) e di un **esoscheletro** con funzione protettiva, costituito da chitina e sali di calcio; all'interno dell'esoscheletro si inseriscono i muscoli. Essendo rigido, l'**esoscheletro** non può accrescersi insieme all'animale e quindi **deve essere periodi-**

Esoscheletro

Tabella 14.6 Classificazione degli anellidi

CLASSE	CARATTERISTICHE
policheti	il corpo è ricoperto da molte setole. Sono diffusi nel mare, liberamente natanti oppure sessili; in questo caso vivono dentro un tubo secreto dalla loro epidermide
oligocheti	con poche setole, vivono nelle acque marine, nelle acque dolci e sulla terraferma. Comprendono il lombrico
irudinei	privi di setole, sono carnivori o parassiti (per esempio, la sanguisuga) diffusi nelle acque dolci stagnanti e sulla terraferma

Tabella 14.7 Classificazione degli artropodi

CLASSE	CARATTERISTICHE
aracnidi	corpo diviso in cefalotorace e addome; cheliceri e pedipalpi per la cattura degli alimenti; quattro paia di zampe; respirazione per trachee o con un tipo particolare di polmoni; specie marine e terrestri
crostacei	corpo diviso in cefalotorace (coperto dal carapace) e addome; potenti mandibole; respirazione per branchie; specie per lo più acquatiche
miriapodi	corpo segmentato in molti metameri e una testa; apparato escretore costituito da un sistema di tubuli malpighiani; respirazione per trachee; specie terrestri
insetti	corpo diviso in 20 segmenti, riuniti in capo, torace e addome; tre paia di zampe e 2 o 4 ali; specie terrestri

Apparato circolatorio	camente sostituito con un processo chiamato muta. Gli artropodi hanno un apparato circolatorio aperto (il sangue non scorre nei vasi ma bagna direttamente gli organi interni). Respirano per mezzo di branchie se acquatici, oppure mediante trachee o polmoni a libro se terrestri. L'escrezione avviene grazie a nefridi o tubuli malpighiani che si aprono all'esterno.
Struttura corporea	I metameri sono riuniti a formare tre regioni distinte: il capo , dove si trovano le antenne e gli occhi composti , il torace con gli arti e l' addome (v. tab. 14.7).
Metamorfosi	Lo sviluppo dell'uovo fecondato è indiretto e avviene attraverso più stadi larvali (metamorfosi).

14.11 Molluschi

Somiglianze con gli anellidi	I molluschi (<i>phylum Mollusca</i>) hanno questa particolarità: la loro larva presenta somiglianze con la trocofora degli anellidi e ciò ha fatto avanzare l'ipotesi di un antenato comune. Tra i due <i>phyla</i> si osservano perciò dei caratteri comuni, ma anche molte differenze (v. tab. 14.8).
Struttura corporea	Il corpo dei molluschi non è diviso in metameri, ma in un capo e un tronco. Il capo ha la bocca, i gangli cerebrali e i principali organi di senso. Il tronco è formato da un muscolo ventrale, chiamato piede , che serve per la locomozione; è presente anche un sacco dei visceri , contenente gli organi, rivestito da una piega cutanea, chiamata mantello ; il mantello secerne la conchiglia calcarea.
Apparato digerente	Nella bocca si trova la radula , una struttura nastriforme provvista di dentelli che servono per triturare il cibo. L'apparato digerente continua con la faringe , l' esofago , lo stomaco e l' intestino ; una ghiandola, l' epatopancreas , ha funzione digestiva.
Apparato circolatorio	L' apparato circolatorio è aperto (il sangue non scorre nei vasi, ma bagna direttamente i tessuti) e composto da un cuore. I molluschi acquatici respirano per mezzo di branchie a

ALTRI PHYLA DI ANIMALI

I **gnatostomulidi** (*phylum Gnathostomulida*) comprendono animali di piccole dimensioni (0,5-3 mm), dal corpo cilindrico e vermiforme, ricoperto da ciglia; la loro bocca si apre sul ventre. I gnatostomulidi sono animali ermafroditi e vivono nei fondali sabbiosi e fangosi.

I **sipunculidi** (*phylum Sipunculida*) hanno il corpo allungato che si restringe all'estremità anteriore, dove forma una proboscide. Vivono sepolti nei fondali.

I **camptozoi**, o endoprocti (*phylum Kamptozoa*), sono animali acquatici che vivono in colonie. Ogni individuo è sostenuto da un peduncolo che in cima si dilata per contenere gli organi. La bocca è circondata da una corona di tentacoli.

I **pentastomidi** (*phylum Pentastomidi*) comprendono animali tutti parassiti di vertebrati terrestri. Come adattamento, nello

stadio larvale possiedono quattro paia di "arti" muniti di uncini. Durante lo sviluppo, due paia di "arti" scompaiono e le rimanenti due sono riposte in quattro tasche situate attorno alla bocca (da cui il nome del *phylum*, "cinque bocche").

I **tardigradi** (*phylum Tardigrada*) sono animali di dimensioni microscopiche, con quattro paia di "arti" che terminano con unghie. La bocca è provvista di stiletti retrattili atti a pungere.

Gli **onicofori** (*phylum Onicophora*) ricordano gli anellidi per il corpo segmentato, in questo caso rivestito da una cuticola sottile. La testa è ben riconoscibile per la presenza di due antenne. Sul ventre sono presenti numerose appendici locomotorie munite di unghie (in greco, *ónicos*). I sessi sono separati e il dimorfismo sessuale è accentuato.

forma di pettine (**ctenidi**), mentre quelli terrestri attraverso un "polmone" derivato da una porzione della cavità del mantello.

La **riproduzione è sempre sessuata** (in qualche specie gli individui sono ermafroditi). Lo sviluppo in alcuni casi è diretto, per cui dall'uovo fecondato nasce un individuo simile all'adulto; in altri casi è indiretto, con la formazione di una larva e metamorfosi complessa.

Riproduzione

Tabella 14.8 Classificazione dei molluschi

CLASSE	CARATTERISTICHE
bivalvi, o lamellibranchi, o pelecipodi	conchiglia a due valve; assenza di un capo definito; acquatici; filtrano il cibo dall'acqua. Comprendono ostriche e mitili
cefalopodi	simmetria bilaterale con capo differenziato, provvisto di tentacoli con ventose; mantello saldato, con conchiglia interna, quando presente; sistema nervoso molto sviluppato; marini; un imbuto muscoloso spinge l'acqua permettendo un brusco movimento all'indietro; il nuoto in avanti avviene per mezzo di pinne. Comprendono polpi, seppie, calamari
gasteropodi	conchiglia a una sola valva, a spirale; capo ben differenziato, con due occhi spesso in cima a un paio di tentacoli; spesso ermafroditi; presenti in ogni habitat. Comprendono lumache e chiocchie
scafopodi	conchiglia a zanna di elefante; vivono sul fondo marino. Comprendono il genere <i>Dentalium</i>

14.12 Echinodermi

Struttura corporea

Negli echinodermi (*phylum* Echinodermata) la larva è a simmetria bilaterale, mentre l'adulto ha simmetria pentaraggiata. Il corpo è sostenuto da un **dermascheletro**, cioè un rivestimento di piastre calcaree posto sotto l'epidermide. **Non si distingue una vera e propria testa**, ma un polo orale, dove si apre la bocca, e un polo aborale, dove si apre l'ano. Tipico degli echinodermi è l'**apparato acquifero**: questo è formato da un canale circolare posto attorno alla bocca da cui si diramano 5 canali pieni di liquido. In corrispondenza dei canali radiali fuoriescono delle appendici munite di ventose (**pedicelli ambulacrali**) utilizzate per la locomozione e la respirazione. Quest'ultima funzione è svolta anche, a seconda delle specie, da polmoni o da branchie.

Apparato circolatorio

L'apparato circolatorio è formato da lacune parallele ai canali dell'apparato acquifero; un anello posto attorno alla bocca e 5 tronchi radiali formano il sistema nervoso. Anche gli organi riproduttori (gonadi) sono di regola 5.

Riproduzione

I sessi sono separati e la riproduzione è sessuata. Lo sviluppo è indiretto con formazione di larve.

14.13 Cordati

Caratteristiche

In tutti i **cordati** (*phylum* Chordata), nonostante la notevole varietà morfologica, sono presenti le seguenti caratteristiche:

1. una **corda dorsale (notocorda)** di tessuto cartilagineo od osseo, flessibile ed elastica, che fornisce il punto d'attacco per i muscoli;
2. un **tubo neurale**, che nella regione cefalica si dilata a for-

Tabella 14.9 Classificazione degli echinodermi

CLASSE	CARATTERISTICHE
crinoidi	fissi al substrato marino anche allo stadio larvale, hanno l'aspetto di stelle vivacemente colorate e dotate di uno stelo lungo e sottile (da cui il nome di "gigli di mare"); in alcune specie lo stelo si spezza una volta raggiunta la maturità e gli individui conducono vita libera
asteroidi	sono le stelle di mare, con tipica forma a 5 raggi; animali voraci, possono arrivare a distruggere le coltivazioni di molluschi
ofiuroidi	sono chiamati stelle serpentine per le braccia sottili e cilindriche e per i caratteristici movimenti con cui strisciano sul fondo
echinoidi	sono i ricci di mare, con un corpo globoso rivestito di un esoscheletro rigido provvisto di aculei mobili che servono per la locomozione e la difesa
oloturoidi	sono i cetrioli di mare, considerati gli echinodermi più primitivi per la forma a sacco, che maschera la simmetria raggiata

Tabella 14.10 Classificazione dei cordati

SOTTOTIPO	DESCRIZIONE
urocordati	la corda dorsale è solo in posizione caudale nella larva; sono chiamati anche tunicati perché rivestiti da una cuticola simile alla cellulosa; il sistema circolatorio è composto da un cuore tubulare e da un sistema di lacune; manca un sistema escretore differenziato; il sistema nervoso è ridotto a un ganglio cerebrale; sono prevalentemente ermafroditi, a sviluppo indiretto; comprendono animali marini come le ascidie e le appendicolarie
cefalocordati	la corda dorsale si sviluppa dalla testa alla coda e permane tutta la vita; non hanno ancora un vero cervello né organi di senso; il cuore è un grosso vaso contrattile; la specie più nota è l'anfiosso, animale marino che ha caratteristiche dei cordati primitivi, ma muscoli, nervi e sistema circolatorio chiuso tipici dei vertebrati
vertebrati	la corda dorsale è presente solo nell'embrione e si estende fino al cervello; nell'adulto è sostituita dalla colonna vertebrale cartilaginea (come nella lampreda e in alcuni pesci) od ossea; il corpo è diviso in capo e tronco; il primo è sede dell'encefalo e degli organi di senso, sul secondo si inseriscono gli arti. Comprendono le classi: ciclostomi (animali marini come la lampreda), pesci, anfibi, rettili, uccelli e mammiferi

mare il **cervello** e dal quale si dipartono i nervi;

3. delle **fessure branchiali faringee**, che possono restare aperte oppure possono chiudersi durante i primi stadi di sviluppo;

4. una **coda** che prolunga l'estremità posteriore dello scheletro dell'animale.

I cordati rappresentano, con gli artropodi e i molluschi, **una delle linee evolutive di maggior successo**: la ragione di ciò

Tabella 14.11 Principali caratteristiche dei vertebrati

CLASSE	RIVESTIMENTO ESTERNO	TEMPERATURA CORPOREA	ARTI	RESPIRAZIONE
agnati o ciclostomi	pelle viscida	eterotermi	assenza di arti pari	branchie
pesci cartilaginei	scaglie	eterotermi	2 paia di pinne	branchie
pesci ossei	scaglie e muco	eterotermi	2 paia di pinne	branchie
anfibi	pelle umida coperta di muco nella maggior parte dei casi	eterotermi	2 paia di arti; assenza di unghie	branchie; polmoni
rettili	pelle secca; squame	eterotermi	2 paia di arti; unghie	polmoni
uccelli	penne; squame sulle zampe	omeotermi	1 paio di ali; 1 paio di zampe; unghie	polmoni
mammiferi	peli	omeotermi	2 paia di zampe; unghie nella maggior parte dei casi	polmoni

Urocordati
e vertebrati

si trova soprattutto nella presenza della notocorda sulla quale si inseriscono i muscoli: questo apparato permette lo sviluppo di movimenti complessi e veloci, come il nuoto, la corsa e il volo.

La sistematica dei cordati si basa sulla posizione della corda (v. tab. 14.10): sono considerati più primitivi gli **urocordati**, in cui la corda è presente solo nella regione caudale della larva, e più evoluti i **vertebrati** (v. tab. 14.11), in cui la corda è circondata o sostituita da uno scheletro cartilagineo od osseo (v. cap. 18).

GLOSSARIO

Cefalizzazione

Tendenza a raggruppare gli organi di senso, il cervello e la bocca all'estremità anteriore del corpo.

Celoma

Cavità corporea nella quale sono contenuti gli organi.

Ermafroditismo

Presenza di organi riproduttori sia maschili sia femminili in un unico individuo.

Gemmazione

Un tipo di riproduzione agamica in cui il nuovo individuo si forma da una gemma che si sviluppa dal corpo del genitore.

Invertebrati

Animali privi di scheletro interno.

Metameri

Segmenti contenenti tutti gli stessi organi in cui è diviso il corpo degli anellidi.

Metamorfosi

Profonda trasformazione della larva nella forma adulta.

Muta

Perdita periodica dell'esoscheletro per consentire all'animale di accrescersi; è tipica degli artropodi.

Pseudoceloma

Cavità corporea che assolve le medesime funzioni del celoma, ma ha origine embrionale diversa.

Vertebrati

Animali provvisti di scheletro interno.

TEST DI VERIFICA

1 In quali animali è comparsa per la prima volta la simmetria bilaterale?

- a platelminti;
- b nematodi;
- c anellidi.

2 L'esoscheletro protegge il corpo:

- a dei celenterati;
- b degli echinodermi;
- c degli artropodi.

3 In quali animali si trova il dermascheletro?

- a spugne;
- b molluschi;
- c echinodermi.

4 I cordati possiedono:

- a l'apparato acquifero;
- b le fessure branchiali;
- c le cellule a fiamma.

5 Quali caratteristiche accomunano tutti i cordati?

R

1 a, 2 c, 3 c, 4 b, 5 v. par. 14.13.

ORGANIZZAZIONE E FUNZIONI DEGLI ORGANISMI

- 15 La struttura
delle piante superiori
 - 16 Le funzioni
delle piante superiori
 - 17 I tessuti e gli organi
degli animali
 - 18 Gli apparati di
sostegno e movimento
 - 19 Circolazione
e respirazione
 - 20 Digestione
ed escrezione
 - 21 Percezione,
coordinamento
e controllo
 - 22 Riproduzione
e sviluppo embrionale
negli animali
 - 23 Il sistema immunitario
-

15 La struttura delle piante superiori

Come gli animali, **anche le piante hanno raggiunto**, nel corso dell'evoluzione, due obiettivi principali: **la conquista dell'ambiente terrestre e l'aumento delle dimensioni**. Nel tempo hanno dunque dovuto sviluppare **tessuti e organi specializzati** oltre che per la riproduzione e la fotosintesi, anche per nuove funzioni, come sistemi di sostegno nell'ambiente aereo, di assorbimento dell'acqua, di trasporto delle soluzioni verso l'alto.

15.1 Dalle cellule ai tessuti

Negli organismi pluricellulari tutte le cellule si formano in seguito a successive divisioni mitotiche di un'unica cellula, lo zigote (cioè la cellula uovo fecondata dal gamete maschile). Man mano che si dividono, le cellule dell'embrione, che in origine sono totipotenti, cioè uguali e con le stesse possibilità di sviluppo, si differenziano e diventano cellule adulte, destinate a svolgere un compito preciso nell'organismo.

■ Le cellule delle piante

La parete cellulare

Nelle piante il processo di differenziamento porta all'**ispessimento della parete cellulare**, che si impregna di diverse sostanze. Le **cellule lignificate**, cioè impregnate di **lignina**, sono rigide ma poco elastiche, adatte a svolgere una funzione di sostegno. Le **cellule suberificate**, cioè impregnate di **suberina**, sono impermeabili, adatte a una funzione protettiva e isolante. Le **cellule impregnate di sali minerali** (soprattutto calcare o silice) sono durissime e possono essere taglienti.

I principali tipi di cellule vegetali

Al termine del differenziamento si possono formare fino a 70 tipi diversi di cellule; molte di queste assolvono la loro funzione come cellule morte, con pareti fortemente ispessite. Di seguito sono elencati i principali tipi di cellule vegetali:

1. **cellule epidermiche**: sono cellule vive, senza forma definita, ma dal contorno sinuoso che consente loro di incastrarsi perfettamente, senza lasciare spazi intercellulari. Sono appiattite, spesso rivestite di sostanze cerosi (cutina) che le rendono impermeabili all'acqua; alcune producono sottili prolungamenti (peli);

2. **tracheidi**: cellule morte lignificate, sottili, a forma allungata e pareti trasversali oblique; presentano perforazioni nella parete, dette punteggiature;
3. **elementi delle trachee**: cellule morte lignificate, di forma cilindrica, più lunghe delle tracheidi; le pareti trasversali sono perforate o assenti;
4. **cellule cribrose**: cellule vive, allungate, con pareti ricche di pori;
5. **fibre**: cellule morte, allungate, con parete lignificata;
6. **sclereidi**: cellule morte, tondeggianti, lignificate;
7. **cellule del collenchima**: cellule vive, allungate e di forma poligonale, con parete cellulare ispessita agli angoli o su tutta la faccia;
8. **cellule parenchimatiche**: poco differenziate, hanno parete cellulare poco ispessita e raramente lignificata.

15.2 I tessuti delle cormofite

Ricordiamo che il corpo delle piante pluricellulari più primitive (alghe e briofite) è costituito da un tallo indifferenziato (v. a p. 136), formato da **pseudotessuti**, che non hanno le caratteristiche sottodescritte; pertanto i tessuti qui descritti sono sempre quelli delle piante superiori, o cormofite, che hanno il corpo differenziato in radici, fusto, foglie.

Un **tessuto** è un insieme di cellule che mantiene alcune caratteristiche:

- tutte le cellule che lo compongono svolgono la medesima funzione;
- si forma per divisione di una o più cellule nelle tre direzioni dello spazio;
- mantiene tra le cellule delle connessioni plasmatiche, mediante filamenti citoplasmatici detti plasmodesmi;
- l'accrescimento delle cellule è accompagnato quasi sempre dalla formazione di spazi intercellulari.

I tessuti delle cormofite sono divisi in due gruppi: i tessuti embrionali, o meristemati, e i tessuti permanenti, o definitivi.

■ Tessuti meristemati

Sono caratterizzati da cellule indifferenziate, capaci di dividersi continuamente; sono sempre presenti nella pianta, che quindi può accrescersi e formare nuovi tessuti per tutto il suo ciclo vitale. Sono distinti in tessuti meristemati, o meristemi, primari e secondari.

I tessuti meristemati primari hanno origine all'inizio del Meristemi primari

Tabella 15. 1 I principali tessuti vegetali

	TESSUTO	CARATTERISTICHE	FUNZIONE	LOCALIZZAZIONE
tegumentali	epidermide	cellule vive generalmente monostratificate, appiattite e strettamente vicine, ricoperte verso l'esterno da una sostanza cerosa (cutina)	protezione e riduzione delle perdite d'acqua	rivestimento esterno di fiori, frutti, semi, foglie, fusti e radici in struttura primaria
	sughero	cellule morte, appiattite, strettamente vicine, con parete spessa impregnata di una sostanza impermeabile (suberina)	impermeabilizzazione all'acqua e ai gas; protezione	rivestimento di fusti e radici in struttura secondaria
conduttori	legno, o xilema	cellule morte, allungate, con parete lignificata, disposte a formare lunghi "tubi"; sono dette tracheidi se sottili, con pareti trasversali; elementi delle trachee se di diametro maggiore, prive di parete trasversale: formano i vasi o trachee	conduzione di acqua e sali minerali; sostegno	fasci conduttori di radici e fusto (legno)
	libro, o floema	cellule vive, allungate, con parete ricca di pori, soprattutto sulle pareti trasversali (cellule cribrose); se una sull'altra formano i tubi cribrosi; sono in connessione con cellule compagne, vive, allungate, a parete sottile	conduzione di sostanze nutritive	fasci conduttori di radici e fusto (libro)
meccanici	sclerenchima	cellule morte, con parete spessa e lignificata; sono dette fibre se allungate, sclereidi se tondeggianti	sostegno di organi adulti	fasci conduttori di fusto e radici; rivestimento dei semi; polpa di alcuni frutti
	collenchima	cellule vive, allungate, con parete irregolarmente ispessita	sostegno di organi in accrescimento per distensione	cordoni o strati subepidermici di giovani fusti e piccioli
parenchimatici	parenchima	cellule vive, con parete sottile	rimarginazione di ferite; secrezione e immagazzinamento di acqua, aria o altre sostanze; trasporto di acqua e sostanze nutritive	corteccia dei fusti e delle radici; midollo e raggi midollari dei fusti; mesofillo delle foglie; polpa dei frutti

lo sviluppo della pianta e comprendono i **meristemi apicali**, localizzati agli apici delle radici e dei fusti; si differenzieranno nei tessuti primari della pianta, che ne definiscono la struttura primaria, cioè l'accrescimento in altezza.

I **tessuti meristemati secondari** derivano da cellule già differenziate che riacquistano le caratteristiche meristematiche in un secondo tempo: si tratta dei **meristemi laterali**, o **cambi**, che avvolgono come cilindri concentrici la radice e il fusto; si differenzieranno nei tessuti secondari, responsabili della struttura secondaria della pianta, cioè dell'accrescimento in diametro. Si distinguono:

- il **cambio cribro-legnoso**, che forma nuovi tessuti di conduzione (**legno**, o **xilema**, verso l'interno; **libro**, o **floema**, verso l'esterno di radici e fusti);
- il **cambio subero-fellodermico**, o **fellogeno**, che forma felloderma verso l'interno e sughero verso l'esterno.

Meristemi secondari

■ Tessuti definitivi

I **tessuti definitivi** (v. tab. 15.1) sono formati da **cellule adulte specializzate per diverse funzioni, che hanno perso la capacità di dividersi**. Si distinguono in:

- **tessuti tegumentali**, che comprendono l'epidermide e il sughero, specializzati per le funzioni di protezione e che ricoprono la superficie esterna della pianta;
- **tessuti conduttori, o vascolari**, che comprendono il legno, tessuto specializzato per il trasporto dell'acqua e dei sali, e il libro, tessuto specializzato per il trasporto della linfa; il sostegno meccanico della parte aerea viene assolto in parte anche dagli stessi tessuti conduttori lignificati;
- **tessuti fondamentali**, che svolgono diverse funzioni: **tessuti meccanici**, che comprendono lo sclerenchima e il collenchima e hanno funzioni di sostegno; **tessuti parenchimatici**, o parenchima, che hanno varie funzioni di riempimento e di accumulo.

Tessuti tegumentali

Tessuti conduttori

Tessuti fondamentali

Insieme i diversi tessuti formano le differenti strutture – apparati e sistemi – che costituiscono l'unità funzionale della pianta. Le principali strutture delle piante sono le **radici**, il **fusto** e le **foglie** (i fiori sono la struttura riproduttiva che deriva dalla trasformazione di particolari foglie).

15.3 Radice

La **radice** è la **parte sotterranea (ipogea) delle cormofite**, che ne **assicura l'ancoraggio al suolo, assume acqua e sali minerali dal terreno** e svolge talvolta funzione di riserva. Nella radice si distingue (v. fig. 15.1):

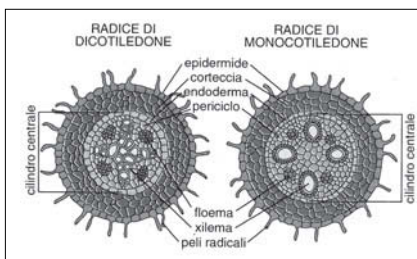
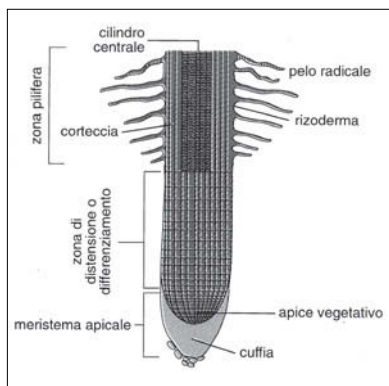


Figura 15.1
Struttura della radice.

Figura 15.2
Sezione trasversale di radice.

Struttura
della radice

- un **apice**, avvolto dalla **cuffia** (o caliptra, o pileoriza), che secerne sostanze mucillaginose e la protegge dall'abrasione del terreno durante la crescita;
- una **zona di distensione**, con cellule allungate che iniziano a differenziarsi in tessuti conduttori;
- una **zona pilifera**, provvista cioè di sottili espansioni delle cellule epidermiche, o peli radicali, che ampliano la superficie di assorbimento (i peli radicali hanno vita breve e sono continuamente sostituiti; nelle zone dove sono caduti, la radice perde la funzione di assorbimento, mantenendo solo quella di conduzione; la regione pilifera si sposta quindi sempre più verso l'apice).

In sezione trasversale in una radice si distinguono, dall'esterno all'interno, le seguenti parti (v. fig. 15.2):

- **epidermide**;
- **corteccia**, che comprende il sughero, il fellogeno, il fellogenoderma e l'endoderma; le pareti delle cellule dell'endoderma hanno una striscia di materiale impermeabile che forma la banda del Caspary;
- **cilindro centrale**, costituito dal periciclo e dai fasci conduttori (libro, cambio e legno), in continuità con quelli del fusto.

Radici laterali

Dal periciclo, formato da residui di cellule meristematiche, inizia la formazione, a seguito di stimoli ormonali, delle **radici laterali**, o **secondarie**, che per azione di enzimi degradativi si fanno strada attraverso la corteccia e l'epidermide uscendo all'esterno; la loro funzione è quella di aumentare l'area di esplorazione del terreno. In alcune piante, la parte più interna del cilindro centrale costituisce il midollo, un tessuto parenchimatico di riserva.

La radice ha **geotropismo positivo**, cresce cioè sempre verso il basso. La crescita in lunghezza, o **accrescimento primario** deriva dall'attività delle cellule meristematiche dell'apice. Nelle dicotiledoni e nelle gimnosperme vi è anche un **accrescimento secondario**, in diametro, dovuto al **cambio cribro-legnoso**, presente tra libro e legno, e al **felloge**no presente nella corteccia.

Geotropismo
e accrescimento

■ Tipi di radice

Le **monocotiledoni** hanno **radice fascicolata**: le radici secondarie hanno quasi la stessa lunghezza della principale o anche la superano (v. fig. 15.3).

Le **dicotiledoni** hanno invece **radice a fittone**: la radice principale è spesso molto ingrossata, con funzioni di riserva, e si ramifica in radici laterali.

Alcune piante rampicanti hanno **radici avventizie** lungo tutto il fusto per aggrapparsi ai sostegni.

Le piante galleggianti hanno radici libere nell'acqua e con clorofilla.

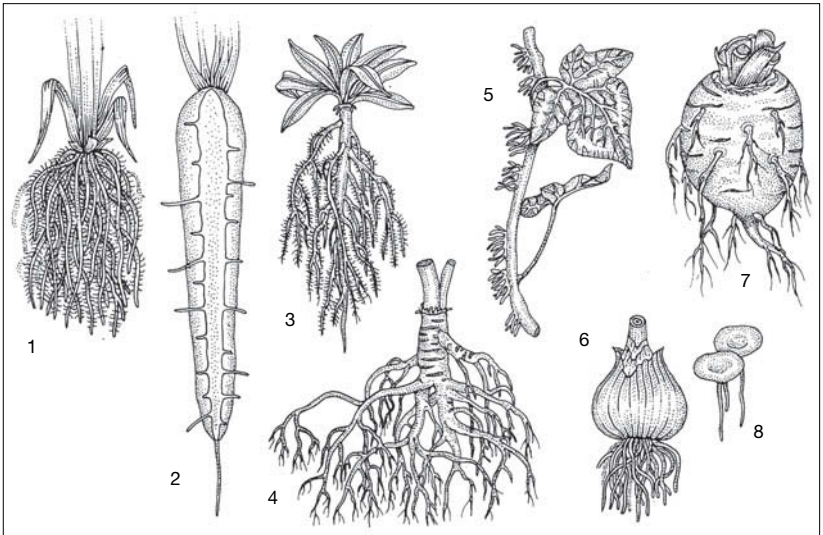
Le epifite (piante che crescono sugli alberi) hanno **radici aeree** con clorofilla.

In alcune piante delle paludi (mangrovie) le radici sono provviste di sacche aeree, o **pneumatofori**, come riserva di ossigeno.

Figura 15.3

I diversi tipi di radice:

1. radice fascicolata (graminacee);
2. radice con fittone tuberizzato;
3. fittone (angiosperme);
4. radice legnosa (piante arboree);
5. edera con radici avventizie;
6. bulbo con radici fascicolate (cipolla);
7. radice tuberizzata (barbabietola);
8. lenticchia d'acqua.



Nelle regioni temperate, dove vi è acqua in quantità sufficiente, la parte aerea è più sviluppata della radice, mentre nelle regioni aride le piante sono distanziate e l'apparato radicale è più sviluppato di quello fogliare. Alcune piante dei deserti sviluppano le radici in superficie per assorbire rapidamente l'acqua appena è resa disponibile; in altre, come le palme, la radice si spinge molto in profondità, verso la falda freatica.

15.4 Fusto

Struttura del fusto

Il fusto è l'organo epigeo (fuori dal terreno) della pianta e offre sostegno all'apparato fogliare. Nel fusto avviene il trasporto delle soluzioni assorbite dalla radice fino alle foglie, e della linfa elaborata dalle foglie al resto dell'organismo.

Il fusto è costituito per la maggior parte da tessuti conduttori (legno e libro), che formano con tessuti di sostegno e cambio i fasci conduttori.

Come per la radice si distinguono, dall'esterno all'interno:

- **epidermide**;
- **corteccia**, che comprende il sughero, il fellogeno e il feloderma;
- **fasci cribro-vascolari**, costituiti da libro, cambio e legno;
- **midollo**.

Nell'epidermide vi sono minuscole aperture tondeggianti od ovali, le **lenticelle**, che permettono gli scambi gassosi tra ambiente esterno e interno.

Differenze
tra gimnosperme
e angiosperme

Nelle gimnosperme il legno è costituito solo da tracheidi, considerate più primitive: infatti la loro sottigliezza e le pareti trasversali limitano la velocità del flusso ascendente. Nelle angiosperme oltre alle tracheidi vi sono trachee che, per il riassorbimento delle pareti trasversali e il maggiore diametro, assicurano un flusso più veloce ed efficiente.

Nei fusti delle monocotiledoni i fasci cribro-vascolari sono distribuiti in modo uniforme nel tessuto fondamentale; nei fusti delle dicotiledoni, invece, sono disposti in un anello continuo che divide la corteccia dal midollo.

■ Accrescimento

Accrescimento
primario (in altezza)

Lo **sviluppo in altezza** del fusticino dal seme germogliato, o **accrescimento primario**, è opera del tessuto meristematico apicale (v. a p. 165): la zona tra due nodi successivi nei quali sono inserite le bozze fogliari si allunga allontanando tra loro le foglie via via che si formano.

Nelle monocotiledoni all'accrescimento apicale primario si sovrappone un **accrescimento intercalare**, in corrispon-

denza dei nodi, per cui la crescita è molto veloce. Inizia poi il differenziamento delle cellule nei vari tessuti: epidermide, corteccia primaria, fasci conduttori, midollo.

Nelle gimnosperme e nelle dicotiledoni perenni vi è anche un **accrescimento in diametro**, o **accrescimento secondario**, per opera dei meristemi secondari; il cambio cribro-legnoso forma nuovo legno verso l'interno e libro verso l'esterno; il fellogeno, che si forma contemporaneamente nella corteccia, produce verso l'esterno il sughero, costituente principale della corteccia secondaria. Il sughero è un tessuto morto e non può più aumentare in diametro; con la crescita della pianta l'epidermide si lacera e gli strati più esterni di sughero tendono a staccarsi in tratti più o meno larghi, che formano il **ritidoma** (detto anche **scorza** o impropriamente "corteccia" dell'albero) che riveste esternamente il fusto; le fessurazioni del ritidoma formano disegni tipici per le diverse specie.

Dopo l'allungamento, rimangono lungo il fusto delle cellule meristematiche che formano le **gemme laterali**. Con appropriati stimoli ormonali le gemme si sviluppano in **rami**, con la stessa successione di nodi e internodi tipica della pianta e un sistema conduttore collegato a quello del fusto principale.

Accrescimento
secondario
(in diametro)

Ramificazione

LA DENDROCRONOLOGIA

La dendrocronologia è un metodo di datazione assoluta basato sullo studio e sul conteggio degli anelli annuali di accrescimento degli alberi, attraverso cui è possibile trarre indicazioni sulle variazioni climatiche passate e stabilire una cronologia.

● **Informazioni fornite dagli anelli.** I vasi conduttori delle piante si modificano secondo la maggiore o minore presenza di acqua (in primavera, per esempio, quando si schiudono le gemme e occorre un maggior apporto di acqua, le pareti sono più sottili per permettere una maggiore conduzione); ogni stagione vegetativa determina inoltre un accrescimento del diametro del fusto, con formazione di nuovo tessuto. Nella sezione trasversale di un tronco appariranno quindi "anelli" annua-

li, ciascuno formato da una zona più chiara e larga, corrispondente al legno primaverile, e una più scura e compatta corrispondente al legno estivo.

Le sezioni di un tronco possono fornire anche altre informazioni: per esempio, possono evidenziare l'inquinamento da metalli pesanti o le relazioni tra la crescita e gli inquinanti o la pioggia acida.

● **Carotaggio.** Per stabilire l'età di un albero senza abbatterlo, si effettua un "carotaggio", cioè si preleva un tassello di legno corrispondente al raggio del tronco. Si datano quindi i diversi cerchi annuali e si confrontano con "carote" prelevate da alberi vicini, presumibilmente più vecchi o abbattuti in tempi precedenti, in modo da poter risalire a epoche sempre più lontane.

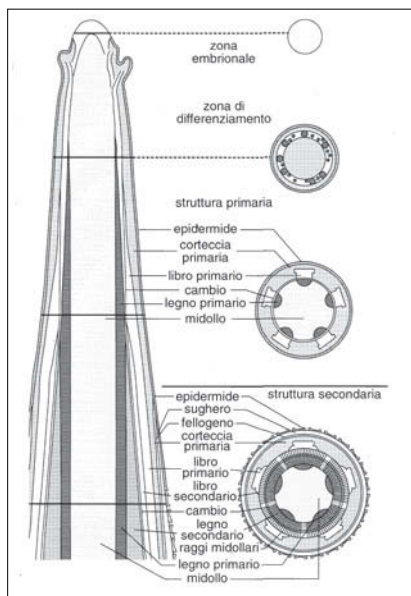


Figura 15.4

Allo schema del fusto di una pianta dicotiledone sono affiancate le sezioni relative che mostrano la disposizione dei vari tessuti. Nella zona embrionale mancano tessuti differenziati, mentre la zona di struttura secondaria è quella relativa all'accrescimento in diametro della pianta.

■ Tipi di fusto

L'altezza dei fusti è molto variabile: si va da pochi centimetri, in numerose piante erbacee, a oltre 100 metri nelle sequoie. In alcune piante il fusto può essere molto ridotto o mancante (piante acauli, a cuscinetto o pulvino); può strisciare sul terreno, come lo **stolone**, o rimanere interrato e ingrossato come il **bulbo**; può diventare organo di riserva di amido come il **rizoma** o il **tubero**, o di acqua (come nel baobab). Nei cactus il fusto assume esso stesso anche la funzione clorofilliana.

Secondo il tipo di lignificazione, le piante possono essere **erbacee** o **legnose**; secondo il portamento sono dette **prostrate**, **erette** o **rampicanti**; secondo il tipo di ramificazione, **arbustive** o **fruticose** (quando le ramificazioni partono dalla base del fusto) oppure **arboree** (quando le ramificazioni partono a una certa altezza dal suolo).

15.5 Foglia

La foglia è l'organo della pianta che regola la fotosintesi, la respirazione e la traspirazione, impedendo l'eccessiva dispersione di acqua.

Secondo il tipo di lignificazione

Dopo la germinazione le foglie compaiono come abbozzi ai lati dell'apice del germoglio; quindi si sviluppano in una parte appiattita, **lamina** o **lembo**, attaccata al fusto o al ramo mediante il **picciolo**, in cui passano i tessuti conduttori (**fasci cribro-vascolari**) provenienti dal ramo. Nella lamina i fasci cribro-vascolari si ramificano formando le **nervature**.

Il picciolo può essere provvisto di espansioni (**stipole**) o allungarsi ad avvolgere il fusto (**guaina**) o mancare del tutto e allora le foglie si dicono sessili.

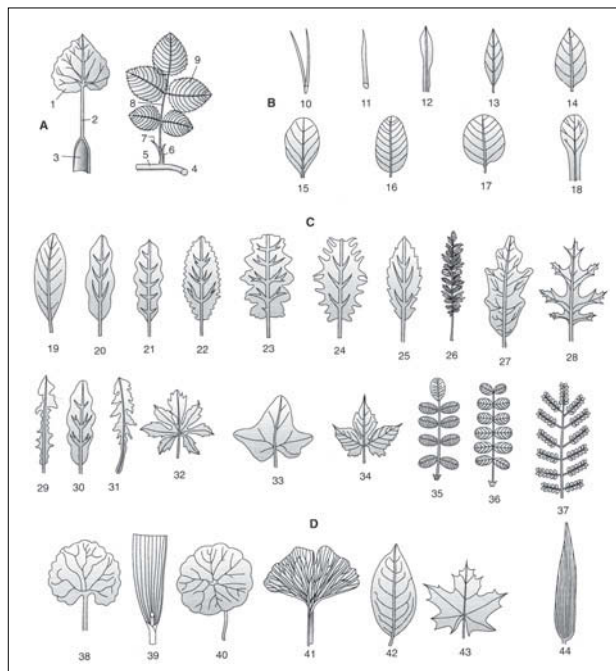
In sezione la foglia è formata dai seguenti tessuti:

- **epidermide superiore**;
- **mesofillo**, un tessuto parenchimatico diviso in uno strato superiore, detto a palizzata, per le cellule allungate e parallele, e uno inferiore, detto lacunoso, per la presenza di numerosi spazi intercellulari;
- **epidermide inferiore**, dove sono numerose aperture (**stomi**) che consentono lo scambio di vapor d'acqua e di gas (CO_2 e O_2) fra l'interno della foglia e l'ambiente esterno.

Struttura della foglia

Figura 15.5

Parti della foglia (A) e tipi di foglia in base alla forma della lamina (B), alla forma del margine della lamina (C) e al picciolo (D). 1. lamina; 2. picciolo; 3. guaina; 4. foglia composta di rosa; 5. fusto; 6-7. stipole; 8. rachide; 9. fogliolina; 10. aghiforme; 11. lesiniforme; 12. lineare; 13. lanceolata; 14. ovale; 15. obovata; 16. ellittica; 17. rotonda; 18. spatolata; 19. foglia intera a margine liscio; 20. a margine ondulato; 21. ondulato-dentata; 22. dentata; 23. doppiamente dentata; 24. dentato-spinosa; 25. seghettata; 26. bipennatosetta; 27. lobata; 28. fessa; 29. settata; 30. crenata; 31. roncinata; 32. palmatopartita; 33. palmatolobata; 34. palmata; 35. imparipennata; 36. paripennata; 37. bipennata; 38. picciolata; 39. sessile; 40. peltata; 41. a nervazione dicotoma; 42. retinervia; 43. palminervia; 44. parallelinervia.



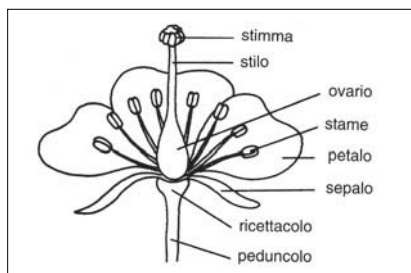


Figura 15.6
Il fiore delle
angiosperme.

■ Tipi di foglie

Le foglie possono essere **semplici**, oppure **composte** se formate da più foglioline su uno stesso picciolo; variano inoltre secondo la consistenza (**coriacee** o **molli**) e la forma della lamina, del margine, o del picciolo (fig. 15.5).

Inoltre le foglie possono modificarsi in strutture con funzioni diverse, come le **squame** dei bulbi, i **cirri** che ancorano il fusto a sostegni, le **brattee** colorate di molti fiori; gli stessi fiori sono derivati da foglie modificate nel corso dell'evoluzione.

15.6 Fiore

Funzione del fiore

Il fiore è la struttura riproduttiva delle angiosperme in cui avviene l'**impollinazione**, cioè la fecondazione del gamete femminile, contenuto nell'ovulo, con il gamete maschile, contenuto nel polline (v. anche riquadro in basso); è formato da verticilli di foglie (sporofilli) trasformati.

Struttura del fiore

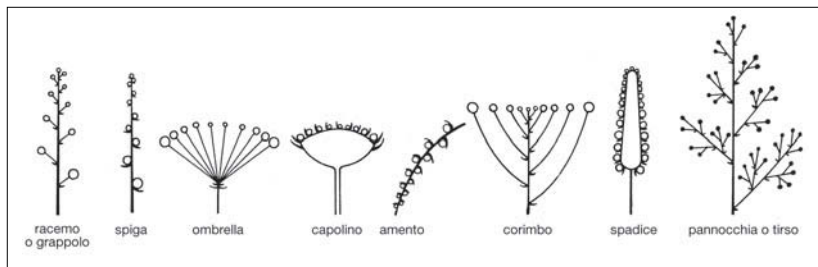
Nel fiore delle angiosperme si riconosce un **asse fiorale** sulla cui estremità ingrossata (**ricettacolo**) si inseriscono i diversi verticilli fogliari trasformati (v. fig. 15.6):

- il **calice**, più esterno, formato dai sepalì, generalmente verdi, che hanno la funzione di avvolgere e proteggere la gemma fiorale;

LA COEVOLUZIONE DEL FIORE E DEGLI INSETTI

Il fiore delle angiosperme mostra nelle diverse specie un'incredibile varietà di forme e di colori, conferma del successo evolutivo di questa struttura, che si è sviluppata soprattutto in coevoluzione con gli insetti che ne favoriscono l'impollinazione. Rispetto alle gimnosperme, la quantità

di polline prodotto è molto minore e si sono sviluppati petali e strutture vistose e colorate, con profumi particolari e produzione di soluzioni zuccherine (nettare) allo scopo di attirare gli **insetti pronubi**, destinati a raccogliere il polline dagli stami e ridepositarlo sui pistilli.

**Figura 15.7***Tipi di infiorescenze.*

- la **corolla**, più interna, formata da petali, in genere vistosi e colorati con funzione vessillare, cioè di richiamo degli insetti;
- l'**androceo**, l'apparato riproduttivo maschile, formato dagli **stami**, ognuno composto da un filamento che porta un'antera, su cui si forma il polline;
- il **gineceo**, l'apparato riproduttivo femminile, è il **pistillo** (o **carpello**), formato da un ovario che contiene gli ovuli, uno stilo allungato e lo stimma, apertura in genere appiccicosa per trattenere i granuli pollinici.

I fiori possono essere **ermafroditi** (stami e pistilli nello stesso fiore) o **unisessuali** (maschili o femminili). Nelle piante dioiche i fiori maschili e femminili sono portati su piante diverse; in quelle monoiche sono entrambi presenti sulla stessa pianta. I fiori possono essere **solitari** o raggrupparsi in **infiorescenze** (v. fig. 15.7).

Fiori ermafroditi
o unisessuali

GLOSSARIO

Accrescimento primario

Allungamento del fusto e della radice, dovuto alla divisione delle cellule del meristema apicale.

Accrescimento secondario

Crescita in diametro del fusto e della radice, dovuta alla divisione e al differenziamento delle cellule dei cambi cribro-vascolare e subero-fellodermico.

Cambio

Tessuto meristematico secondario le cui cellule si differenziano in tessuti diversi verso l'interno o l'esterno; è responsabile dell'accrescimento secondario della pianta.

Corteccia

Tessuto parenchimatico del fusto e della radice, tra l'epidermide e il cilindro centrale.

Endoderma

Strato di cellule della corteccia della radice che la separa dal cilindro centrale; le pareti sono ispessite dalla banda del Caspary.

Fascio conduttore

Insieme di tessuti di conduzione (trachee, tracheidi, tubi cribrosi) e di sostegno, che percorrono senza interruzione la radice, il fusto e le foglie.

Legno, o xilema

Tessuto di conduzione che trasporta l'acqua

segue

e i sali minerali dal terreno alle foglie.

Libro, o floema

Tessuto di conduzione che trasporta le sostanze nutritive dalle foglie alle radici.

Meristema

Tessuto embrionale capace di continue divisioni cellulari.

Periciclo

Parte più esterna del cilindro centrale della

radice, da cui partono le radici laterali.

Ritidoma, o scorza

Parte più esterna del sughero, detta impropriamente "corteccia", che con la crescita della pianta si sfalda e si stacca.

Sughero

Tessuto tegumentale secondario derivato dal fellogeno, presente nella corteccia del fusto e della radice.

TEST DI VERIFICA

1 L'accrescimento primario delle piante è dovuto a:

- a** cambio cribro-vascolare;
- b** meristema apicale;
- c** tessuti fondamentali;
- d** cambio subero-fellodermico.

2 L'accrescimento secondario delle piante è dovuto a:

- a** cambio cribro-vascolare;
- b** fellogeno;
- c** meristema apicale;
- d** parenchima.

3 I meristemi si trovano:

- a** nelle piante giovani;
- b** per tutta la vita delle piante;
- c** solo nelle piante a crescita secondaria.

4 Indicare quali delle seguenti sono caratteristiche delle trachee:

- a** cellule morte;
- b** cellule a lume stretto;
- c** pareti trasversali mancanti;
- d** cribri;
- e** flusso veloce di soluzioni;
- f** trasporto di acqua e sali minerali.

5 Le foglie:

- a** non hanno tessuti di conduzione;
- b** hanno fasci conduttori come il fusto;
- c** non hanno tessuti differenziati.

6 Il fiore:

- a** deriva dalla trasformazione di foglie;
- b** è il luogo in cui avviene la riproduzione delle piante;
- c** è sempre molto vistoso e colorato.

7 Indicare se i seguenti tessuti si trovano tipicamente nella radice (R), nel fusto (F) e/o nella foglia (Fo):

- a** mesofillo
- b** epidermide
- c** endoderma
- d** periciclo
- e** felloderma
- f** sughero
- g** fasci conduttori
- h** xilema
- i** meristema apicale

R

1 b, 2 a, b, 3 b, 4 a, c, e, f, 5 b, 6 a, b, 7 a Fo; b R, F, Fo; c R; d R; e F, R; f R, F; g R, F, Fo; h R, F, Fo; i F

16 Le funzioni delle piante superiori

*Le piante si sono specializzate nella nutrizione di tipo autotrofo, e questo non ha reso necessario lo sviluppo di alcuni apparati come quello locomotore, quello digerente, quello respiratorio, quello escretore e i sistemi circolatorio e nervoso. Tuttavia le piante, per conseguire il migliore adattamento all'ambiente, sfruttano altre strategie particolari che permettono loro tutte le funzioni vitali: **sostegno, nutrizione, circolazione delle soluzioni, riproduzione e sviluppo, movimento**, regolate da una serie di azioni e reazioni coordinate da **ormoni**.*

16.1 Sostegno

Uno dei primi adattamenti delle piante all'ambiente terrestre fu lo sviluppo di una **struttura in grado di sostituire l'acqua nel sostenere il corpo**. Il sostegno delle piante è assicurato dalle pareti cellulari, dallo stato di turgore delle cellule, da tessuti di sostegno e di conduzione.

La **parete** della cellula vegetale (v. a pp. 48 e 162) è rigida per la presenza di cellulosa e dà forma alle cellule.

Il **turgore** delle cellule è la **tensione assicurata dalla presenza di acqua al loro interno**; è regolato da processi osmotici. Il turgore assicura rigidità e consistenza ai tessuti non lignificati della pianta; quando l'acqua è scarsa, queste parti **appassiscono** perché la diminuzione del turgore provoca il rilasciamento dei tessuti.

Il turgore delle cellule

Nelle **cormofite** il **sostegno** è inoltre **compito di tessuti specializzati**: sclerenchima, collenchima e i tessuti del sistema vascolare (legno e libro; v. par. 15.2), che permettono un accrescimento in altezza anche di decine di metri.

16.2 Movimenti e spostamenti

Le piante non sono fornite di movimenti "attivi" e sono ancorate al suolo mediante l'impalcatura delle radici. Tuttavia anche le piante effettuano movimenti per cercare il nutrimento (acqua e luce) con particolari reazioni agli stimoli esterni. Questi "movimenti" si distinguono in tattismi, tropismi, nastie e movimenti autonomi; si dicono **positivi** se si effettuano verso la fonte dello stimolo; **negativi** se in direzione opposta.

I **tattismi**, movimenti tipici degli organismi unicellulari, nel-

Tattismi

ALCUNI ESEMPI DI MOVIMENTI DELLA PIANTA

Le radici "si muovono" nel terreno in diversi modi: verso il basso, secondo un **geotropismo positivo**, stimolato dalla forza di gravità, per ancorarsi più in profondità; verso l'acqua, con un **idrotropismo**; in direzione opposta a quella della luce con un **fototropismo negativo**.

Il fusto, che ha il compito di portare le foglie dove c'è più luce, cresce sempre verso l'alto con un geotropismo negativo; si piega verso la luce per fototropismo positivo; l'apice del fusto in accrescimento descrive nello spazio una linea a spirale (nutazione).

Altre parti della pianta mostrano **movi-**

menti igroscopici: i rami di alcune conifere si incurvano quando l'ambiente è umido, si rialzano quando è secco. Il pericarpo di alcuni frutti secchi indeiscenti si apre a maturità secondo il diverso stato di umidità. I piccioli e i viticci manifestano un **tigmotropismo**, che provoca un'accelerazione della crescita sul lato opposto alla parte sollecitata dallo stimolo. Questo stesso tigmotropismo permette ai fusti di alcuni rampicanti di crescere avvolti a sostegni. Le foglie di alcune piante (mimosa sensitiva) o i fiori di altre si chiudono e si aprono secondo un ritmo notte-giorno, o anche per semplice contatto, per nastia.

Tropismi

le piante pluricellulari **interessano le parti mobili delle cellule** (cloroplasti, organuli cellulari) e le cellule sessuali, **che tendono a spostarsi verso la sorgente dello stimolo** (luce, calore, sostanze chimiche).

Il **tropismo è una crescita orientata in risposta a uno stimolo**, che può essere la luce (*fototropismo*), la gravità (*geotropismo*), l'umidità (*idrotropismo*), una sostanza chimica (*chemiotropismo*), il contatto (*tigmotropismo*).

Nastia

La **nastia è un movimento la cui orientazione è definita unicamente dalla struttura dell'organo**, cioè è indipendente dalla direzione dello stimolo. È più rapida dei tropismi ed è provocata da variazioni improvvise del turgore di alcune cellule.

Movimenti autonomi

I **movimenti autonomi sono dovuti a stimoli interni**: ne sono esempi la nutazione, movimento a spirale che il fusto di alcune piante rampicanti o i viticci in altre compiono durante l'accrescimento, e i movimenti igroscopici, dovuti alla maggiore o minore umidità (v. anche il riquadro).

16.3 Nutrizione

L'autotrofismo delle piante

Al contrario degli animali, che si nutrono per digestione, cioè demolizione, di molecole organiche complesse che introducono dall'esterno, **le piante sono organismi autotrofi, cioè si nutrono di molecole organiche che esse stesse sintetizzano mediante la fotosintesi a partire da molecole inorganiche semplici** (tra cui diossido di carbonio, o anidride carbonica secondo la vecchia dizione, e acqua) che assorbono dall'esterno.

■ La fotosintesi

La fotosintesi è un processo attivato dall'energia luminosa che porta alla produzione di glucosio in seguito alla reazione tra acqua e diossido di carbonio (v. anche a p. 56).

La fotosintesi avviene nelle foglie (v. par. 15.5 a p. 170), organi specializzati per catturare la luce del Sole, assicurare gli scambi gassosi tra l'organismo e l'ambiente esterno e regolare il flusso d'acqua:

- l'energia luminosa proveniente dal Sole è assorbita dalla clorofilla presente nei tilacoidi all'interno dei cloroplasti delle cellule del mesofillo (v. fig. 16.1);
- il passaggio dei gas avviene attraverso gli stomi e il percorso verso le cellule è facilitato dagli spazi del tessuto lacunoso della foglia: il diossido di carbonio è assorbito dall'aria esterna e utilizzato per la fotosintesi, con contemporanea emissione verso l'esterno di ossigeno; durante la respirazione cellulare l'ossigeno viene assorbito dall'aria, mentre il CO_2 viene eliminato dalle cellule;
- l'acqua necessaria per la fotosintesi arriva alle foglie dalle ramificazioni (nervature) dei vasi dello xilema.

■ Assorbimento dell'acqua e dei sali

La pianta assorbe l'acqua e i sali in essa disciolti dall'ambiente esterno attraverso la radice e li trasporta fino alle foglie attraverso un sistema di vasi conduttori. L'assorbimento dell'acqua e dei sali avviene per un insieme di processi fisici, chimici e biologici.

L'acqua che si trova nel terreno entra nei peli radicali per osmosi (v. cap. 4): infatti l'acqua del terreno, che ha pochi sali disciolti, è una soluzione meno concentrata di quella

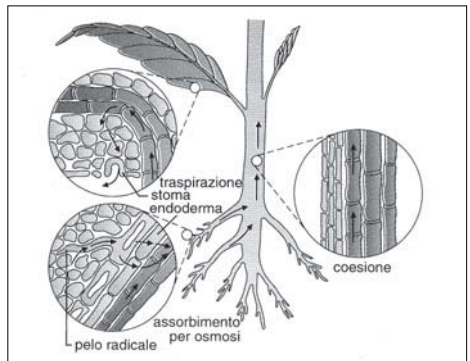
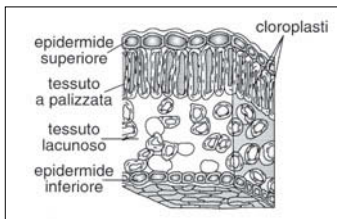
Figura 16.1

Sezione di foglia.

Figura 16.2

Flusso dell'acqua in una pianta.

L'assorbimento è regolato dalla traspirazione e dalla coesione.



presente all'interno delle cellule (nell'osmosi il flusso di solvente è diretto dalla soluzione meno concentrata alla soluzione più concentrata, separata dalla prima da una membrana semipermeabile).

La maggior parte dell'acqua passa poi attraverso l'epidermide e la corteccia seguendo la via di minor resistenza, cioè fluisce tra le pareti delle cellule, fino all'endoderma: qui la banda del Caspary, formata da cellule con pareti parzialmente impermeabili (v. par. 15.3), la costringe a passare attraverso il citoplasma e a entrare per osmosi nei vasi legnosi del cilindro centrale, dove la soluzione acquosa è più concentrata; in questo modo si impedisce all'acqua di fuoriuscire di nuovo attraverso gli spazi tra parete e parete.

L'assorbimento
dei sali

La maggior parte dei sali minerali presenti nell'acqua del terreno **entra nelle cellule dei peli radicali per trasporto attivo** (v. a p. 54); infatti i sali presenti nelle cellule sono in genere in concentrazione maggiore di quelli sciolti nell'acqua. L'energia necessaria al trasporto attivo è fornita dalla respirazione delle cellule della radice.

I sali passano poi per **diffusione** attraverso le cellule dell'epidermide, della corteccia e dell'endoderma mediante i plasmodesmi, giunzioni citoplasmatiche che mettono in comunicazione le cellule adiacenti.

I sali si concentrano infine negli spazi intercellulari del cilindro centrale per **trasporto attivo** a opera delle cellule vive del periciclo e fluiscono per **diffusione** nelle cellule dello xilema (che sono cellule morte, in cui le soluzioni sono meno concentrate) attraverso i pori delle pareti.

16.4 Il trasporto delle soluzioni

Nelle piante vi sono due vie di circolazione delle soluzioni: una, vista in precedenza, dal basso verso l'alto, cioè il trasporto dell'acqua e dei sali dalle radici alle foglie, sede della fotosintesi; l'altra dall'alto verso il basso, cioè il trasporto degli zuccheri prodotti dalla fotosintesi dalle foglie a tutte le parti della pianta.

■ Trasporto dell'acqua e dei sali verso le foglie

Il meccanismo di trasporto dell'acqua e dei sali (linfa grezza) nelle parti aeree della pianta, anche a diverse decine di metri di altezza dal suolo, è spiegato dalla **teoria della coesione-tensione** (v. fig. 16.2).

Il meccanismo della
coesione-tensione

Nei vasi legnosi, le molecole di acqua sono unite in lunghe catene dalla forza di **coesione** e nello stesso tempo aderiscono con una forza di adesione alle pareti dei vasi: salgono

quindi lungo i vasi, per una certa altezza, per capillarità. Contemporaneamente, nelle foglie parte dell'acqua evapora, creando una pressione negativa (**tensione**) all'interno dei tessuti legnosi della foglia e una forza di suzione che richiama acqua dai vasi sottostanti, fino alla radice: si forma così una colonna continua di acqua dalla radice alle foglie.

■ L'evapotraspirazione e la perdita di acqua e sali

L'evapotraspirazione è la perdita di acqua (traspirazione) per evaporazione attraverso gli stomi delle foglie.

Gli stomi sono piccole aperture che si trovano sull'**epidermide inferiore della foglia**, protette dall'irraggiamento diretto del Sole; gli stomi permettono gli scambi di acqua e gas tra l'ambiente esterno e la foglia, la cui epidermide è in genere ricoperta di cere e cuticole che la rendono impermeabile.

Ogni apertura stomatica è circondata da due cellule, dette **cellule di guardia**, che per la variazione del loro turgore la chiudono o la aprono secondo la necessità. Gli stomi devono essere infatti in grado di bilanciare la perdita di acqua, senza impedire nello stesso tempo la diffusione nella foglia di diossido di carbonio (v. anche il riquadro).

Regolando la traspirazione, gli stomi regolano anche, come abbiamo visto, l'assorbimento dell'acqua a livello radicale.

Quando l'umidità dell'aria è eccessiva, le foglie emettono gocce d'acqua (**guttazione**) da particolari stomi acquiferi che si trovano all'apice e al margine. Nelle piante che vivono in ambienti ricchi di sali minerali la guttazione consente la perdita dei sali in eccesso, che rimangono come incrostazioni sulle foglie.

■ Trasporto degli zuccheri

Il glucosio, il prodotto finale della fotosintesi, è uno zucchero monosaccaride solubile nell'acqua, che viene tra-

ADATTAMENTI DELLE FOGLIE

Negli ambienti in cui l'acqua è scarsa, le foglie hanno escogitato diversi adattamenti per evitare l'eccessiva traspirazione. L'epidermide superiore e inferiore della foglia sono trasparenti ai raggi solari per permettere alla luce di penetrare in profondità, ma possono tuttavia essere rivestite più o meno densamente di **cuticole e cere**, che le rendono impermeabili, o di **pelli**, che limitano la traspirazione.

Il lembo può ridursi nelle foglie aghiformi, o le foglie possono trasformarsi in spine, prive di funzione clorofilliana (tale funzione viene assunta dal fusto: per esempio, nei cactus).

Negli ambienti tropicali, al contrario, in cui vi è un'umidità quasi costante, le foglie sono espanse, con lembo molto grande per sfruttare al massimo la luce, che nel folto della foresta diventa scarsa.

La traslocazione

Le fasi attraverso cui si compie lo scorrimento per pressione

sportato in soluzione (**linfa elaborata**) a tutte le cellule che non si procurano energia mediante la fotosintesi, come quelle della radice e del fusto.

Il trasporto della linfa elaborata, detto **traslocazione**, avviene nel floema con un meccanismo basato sulla differenza di pressione idrostatica (cioè dell'acqua) e spiegato dalla **teoria dello scorrimento per pressione**.

1. Le molecole di glucosio, per condensazione con molecole di fruttosio (un altro zucchero monosaccaride a 6 atomi di carbonio) sono trasformate in **molecole di saccarosio**, uno zucchero disaccaride, che passano per **trasporto attivo nelle cellule compagne del libro**; le cellule compagne sono cellule vive e possiedono molti mitocondri in grado di produrre energia sufficiente al trasporto.

2. L'aumento della concentrazione di saccarosio nelle cellule compagne induce il **passaggio dello zucchero per diffusione**, attraverso i plasmodesmi, **nelle cellule dei tubi cribrosi**.

3. L'aumentata concentrazione nei tubi cribrosi **richiama acqua dalle vicine cellule del legno per osmosi** e di conseguenza si verifica un aumento della pressione idrostatica.

4. Contemporaneamente, a un'altra estremità del tubo cribroso **gli zuccheri passano per trasporto attivo dai tubi cribrosi alle cellule compagne più vicine all'organo che ha bisogno dello zucchero** (per esempio, un frutto in via di maturazione). L'acqua segue gli zuccheri per osmosi e la pressione idrostatica nel tubo diminuisce.

La differenza tra l'alta pressione idrostatica all'estremità del tubo vicina alla foglia e la bassa pressione idrostatica all'estremità del tubo vicina all'organo crea il flusso continuo della linfa diretto dalla zona ad alta pressione alla zona a bassa pressione.

■ Trasporto differenziato

Quando la pianta è in crescita, il trasporto è diretto prevalentemente verso gli apici e i germogli fogliari; a maturità, è diretto verso i fiori e i frutti; alla fine della stagione riproduttiva è diretto verso gli organi di riserva, come le radici e i fusti sotterranei (dove lo zucchero è convertito in amido, un polisaccaride insolubile in acqua). Anche il trasporto degli zuccheri è regolato da ormoni (v. par. 16.7).

16.5 La riproduzione

Quasi tutte le piante possono riprodursi sia per via asessuata, sia per via sessuata.

La **riproduzione asessuata**, o **vegetativa**, avviene per successive mitosi di cellule della pianta madre e pertanto il nuovo individuo avrà caratteristiche identiche alla pianta madre. Le nuove piante si formano in genere:

- da frammenti di bulbi, che sono fusti con funzioni di riserva;
- da stoloni, fusti striscianti che emettono radici;
- da frammenti di rizomi o di tuberi, fusti sotterranei che emettono gemme;
- da polloni, nuovi rami che crescono direttamente dalle radici o dalla base del fusto;
- da bulbilli, gruppi di cellule specializzate che si formano in genere all'ascella delle foglie e capaci, una volta caduti sul terreno, di riprodurre una nuova pianta.

La **riproduzione sessuata** presuppone la produzione di gameti in organi specializzati (nelle angiosperme, per esempio, i fiori) e adattamenti che ne assicurino la fecondazione. I nuovi individui avranno tuttavia una maggiore variabilità e quindi maggiori possibilità di adattamento all'ambiente.

Nelle piante a riproduzione sessuata, il ciclo vitale è piuttosto complesso e il prodotto della fecondazione non coincide sempre con l'individuo adulto che si osserva: infatti, nelle piante si osserva un'alternanza di generazioni aploidi e diploidi (v. a p. 124), che hanno diversa importanza nelle piante che si riproducono per spore e in quelle che si riproducono per semi.

La riproduzione
asessuata,
o vegetativa

La riproduzione
sessuata

■ Piante che si riproducono per spore

La riproduzione delle briofite (muschi) e delle pteridofite (felci) avviene per **diffusione**, per mezzo dell'acqua o del vento, di **spore**, o meglio, meiospore, cellule aploidi prodotte in speciali strutture (gli sporangi) in seguito a meiosi (v. cap. 13).

La spora germina producendo il **gametofito aploide**, che sviluppa a sua volta, in speciali gametangi, i gameti maschili e i gameti femminili; la loro unione (fecondazione) produce lo **sporofito diploide**, da cui si formano per meiosi le spore e il ciclo riprende. Nella riproduzione delle briofite e delle pteridofite, la nuova pianta è dunque un gametofito, mentre il prodotto della fecondazione, lo sporofito diploide, rimane "attaccato" al gametofito.

■ Piante che si riproducono per semi

La riproduzione delle gimnosperme e delle angiosperme è, al contrario, affidata alla **diffusione di semi**, il prodotto diploide della fecondazione. La nuova pianta è uno **sporofito**

Gli sporofilli	<p>diploide, anche di notevoli dimensioni, mentre il gametofito è ridotto a poche cellule portate dalla pianta-sporofito. La struttura riproduttiva delle piante a semi è formata da verticilli di foglie trasformate (microsporofilli maschili e macrosporofilli femminili), che formano le sacche polliniche maschili e gli ovuli.</p> <p>In questi sporofilli si formano, in seguito a meiosi, cellule aploidi (microspore maschili e macrospore femminili) che, dividendosi per mitosi, formano i gametofiti, ridotti a poche cellule.</p>
I gametofiti	<p>Il gametofito maschile è costituito dal polline, microscopici granuli che racchiudono il gamete maschile. Il gametofito femminile è rappresentato dal sacco embrionale contenuto nell'ovulo e che contiene la cellula uovo.</p> <p>L'impollinazione garantisce la fecondazione dei due gameti e la formazione dello zigote, da cui si sviluppa l'embrione che sarà contenuto nel seme.</p>
Gimnosperme	<p>Nelle gimnosperme i microsporofilli e i macrosporofilli sono le squame degli strobili (o coni) su cui si sviluppano quindi le sacche polliniche e gli ovuli "nudi", non protetti cioè da altre strutture.</p>
Angiosperme	<p>Nelle angiosperme gli sporofilli sono contenuti in una struttura di protezione complessa, il fiore (v. par. 15.6). I microsporofilli maschili sono gli stami, i macrosporofilli femminili sono il carpello, o pistillo, con l'ovario, lo stilo e lo stigma (v. tab. 16.1).</p>
Il polline	<p>Ogni stame porta un'antera, costituita da quattro sacche polliniche in cui si sviluppano numerosissime microspore aploidi; ciascuna microspora si divide per mitosi, per pro-</p>

Tabella 16.1 Schema dell'apparato riproduttore delle spermatofite e corrispondenza con le strutture delle piante a spore

	PIANTE A SPORE	PIANTE A SEMI
apparato maschile	microsporofillo	stame (2n)
	microsporangio	sacche polliniche (2n)
	gametofito maschile	granulo di polline (n)
	gamete maschile	cellula spermatica (n)
apparato femminile	macrosporofillo	carpello (pistillo con ovario, stilo e stigma) (2n)
	macrosporangio	ovulo (2n)
	gametofito femminile	sacco embrionale (n)
	gamete femminile	cellula uovo (n)

durre un microscopico granulo (da 2,5 a 250 μm) di **polline**, il gametofito maschile. Ogni granulo, di forma tondeggiante e di colore giallo o arancio, è formato da un involucro esterno, rigido, con rilievi e disegni caratteristici della specie, che protegge due cellule: una **cellula vegetativa**, o **cellula del tubetto pollinico**, al cui interno vi è una **cellula generativa**, o **anteridiale**.

In ogni ovulo del pistillo da una cellula madre si formano per meiosi quattro megaspore aploidi, di cui una sola sopravvive e si divide per mitosi in otto nuclei e in sette cellule: cioè sei cellule con un nucleo e una cellula con due nuclei. Queste sette cellule formano il **sacco embrionale**, o gametofito femminile.

Una cellula mononucleata del sacco embrionale è la **cellula uovo**, il gamete femminile; la cellula binucleata al centro dell'ovulo è la cellula dell'endosperma; le altre cellule degenerano. Tutto l'ovulo è avvolto da tegumenti di protezione, detti integumenti.

Giunte a maturità, le sacche polliniche si aprono e liberano il polline. Il trasporto del polline da un fiore all'altro, detto **impollinazione**, può avvenire in diversi modi.

- **Impollinazione anemogama**: i granuli pollinici, piccoli e leggeri, sono trasportati in grande quantità dal vento finché raggiungono lo stamma di un fiore della stessa specie.
- **Impollinazione idrogama**: il polline è trasportato dall'acqua.
- **Impollinazione zoogama**: l'impollinazione è favorita dagli animali (piccoli uccelli, pipistrelli) che trasportano il polline che rimane loro attaccato; in particolare l'**impollinazione entomogama** avviene per mezzo degli insetti, che, attratti dal profumo e dal nettare presente nel fiore, si ricoprono di polline che portano da un fiore all'altro.

Nelle gimnosperme l'impollinazione è quasi esclusivamente anemogama, favorita da espansioni alari del granulo pollinico.

Quando un granulo pollinico arriva sullo stamma, che lo trattiene perché è viscoso, si gonfia, assorbendo acqua, e rompe il rivestimento esterno. La cellula vegetativa del granulo si divide per mitosi formando un **tubetto pollinico** che penetra nello stilo fino all'ovulo e arriva al gametofito femminile attraverso un'apertura dell'ovulo, detta micropilo. La cellula generativa del granulo si divide per mitosi in due cellule spermatiche: un nucleo spermatico feconda la cellula uovo per formare l'embrione diploide; il secondo nucleo spermatico parteciperà con la cellula binucleata del sacco embrionale alla formazione dell'endosperma del seme. Questa **doppia fecondazione** è tipica delle angiosperme.

Il sacco embrionale

L'impollinazione

La fecondazione

Nelle gimnosperme il granulo pollinico arriva direttamente sul micropilo dell'ovulo e un solo nucleo spermatico feconda la cellula uovo, mentre il resto degenera.

Il seme

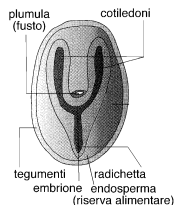


Figura 16.3

Nella struttura del seme si riconoscono già gli elementi della futura pianta, in questo caso una dicotiledone.

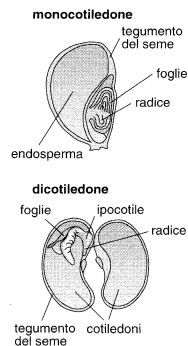


Figura 16.4

Differenze tra i semi di monocotiledoni e dicotiledoni.

Il frutto

■ Lo sviluppo embrionale: semi e frutti

Il prodotto della fecondazione della cellula uovo e del nucleo generativo del polline, l'embrione, è racchiuso nelle spermatofite in una struttura particolare, il seme, che deriva dalle trasformazioni dell'ovulo.

Il seme racchiude l'embrione quiescente e le riserve alimentari in involucri resistenti che lo proteggono come mostra la figura 16.4.

Nell'embrione si differenziano presto le strutture della futura pianta: radichetta, fusticino, cotiledoni o foglie embrionali. La radichetta si sviluppa a un'estremità dell'embrione, il fusticino con i cotiledoni all'estremità opposta. I cotiledoni assumono le sostanze nutritive dall'endosperma e le trasferiscono all'embrione.

La riserva alimentare del seme deriva per successive divisioni dall'endosperma triploide, prodotto dall'unione della cellula binucleata dell'endosperma dell'ovulo e del secondo nucleo spermatico. Fino alla maturazione del seme l'embrione è nutrito a spese della pianta madre, ma dopo la disseminazione deve utilizzare le riserve alimentari presenti nell'endosperma o nei cotiledoni fin quando la giovane piantina avrà sviluppato un proprio sistema fotosintetico.

Le riserve alimentari del seme sono costituite da carboidrati, lipidi e proteine: la loro abbondanza rende alcuni semi (cereali) importanti anche per l'alimentazione umana. Nelle dicotiledoni (le angiosperme con due cotiledoni) il seme maturo è formato quasi esclusivamente dall'embrione e le riserve alimentari si trovano nei cotiledoni, mentre nelle monocotiledoni (le angiosperme con un solo cotiledone), nel seme maturo rimane gran parte dell'endosperma (v. fig. 16.4). Gli involucri resistenti, rigidi e impermeabili (**tegumenti**) derivano dalla trasformazione degli integumenti dell'ovulo. Le altre strutture dell'ovario si trasformano nel frutto.

Nelle gimnosperme il processo di formazione del seme è simile a quello delle angiosperme, ma non vi è doppia fecondazione e la mancanza di un ovario non permette la formazione di un frutto.

Il frutto è la struttura delle angiosperme derivata dalla trasformazione dell'ovario in seguito a fecondazione, con funzione di contenere il seme e favorirne la disseminazione.

La parete dell'ovario diventa il **pericarpo**: vi si distinguono l'epicarpo, esterno, il mesocarpo e l'endocarpo, interno.

Secondo la loro consistenza, i frutti (v. fig. 16.5) si suddividono in **frutti secchi**, con pericarpo membranaceo o legnoso, e **frutti carnos**, con epicarpo sottile, mesocarpo succoso ed endocarpo che può diventare legnoso (nocciolo della drupa, frutto del tipo della pesca o della ciliegia).

I frutti secchi possono essere **deiscenti**, quando con accorgimenti vari si aprono e gettano i semi lontano (per esempio: fagioli, piselli, arachidi), o **indeiscenti**, quando non hanno aperture per i semi e la dispersione è affidata al vento o agli animali (per esempio: noci, castagne, ghiande). Le **infruttescenze** sono formate da piccoli frutti derivati da fiori differenti (come la mora di rovo), mentre i **frutti composti**, o aggregati, derivano dalla trasformazione di più ovari del medesimo fiore.

I falsi frutti sono i frutti alla cui formazione partecipa non solo l'ovario, ma altre parti del fiore, soprattutto il ricettacolo. Falso frutto è il pomo delle rosacee (per esempio, la mela), in cui la parte carnosa è il ricettacolo e il vero frutto è il torsolo. Nella fragola i frutti sono piccolissimi **achen**i (v. tab. 16.2) portati su una polpa rossa e zuccherina derivata dal ricettacolo.

Nelle gimnosperme non vi sono frutti perché non vi è ovario: i semi maturano in uno strobilo formato da squame che lignificano (coni o pigne) e si aprono a maturità, o in strutture carnose (arillo del tasso, "bacca" di ginepro), derivate dall'accrescimento del tegumento del seme.

Per garantire la diffusione della specie, i **semi vengono allontanati dalla pianta madre** con il processo della **disseminazione**. Si possono distinguere quattro diversi meccanismi fondamentali di dispersione dei semi.

Falsi frutti

Figura 16.5

A. Frutti secchi indeiscenti:

1. samara; 2. noce;
3. achenio. Frutti secchi deiscenti: 4. capsula;
5. follicolo; 6. siliqua;
7. legume. B. Frutti carnos: 8. bacca intera e in sezione; 9. drupa.
- Falsi frutti: 10. cinorrodo;
11. siconio; 12. pomo.
- Infruttescenze: 13. mora;
14. sorosio.

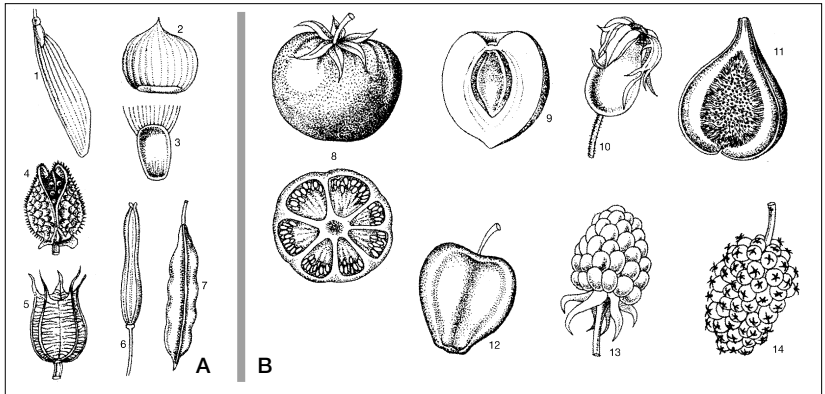


Tabella 16.2 I frutti

FRUTTI SECCHI pericarpo di consistenza membranosa o legnosa		
indeiscenti (a maturità non si aprono)		
cariosside	seme intimamente aderente alle pareti	graminacee
achenio	seme non strettamente aderente alle pareti	soffione
noce	strato esterno legnoso o coriaceo: può presentare un involucro parziale detto cupola	noce, castagno, quercia, nocciolo
samara	è presente un'ala membranacea che agevola la disseminazione	acero, frassino
tricocco	tre porzioni rotondeggianti che si separano a maturità	euforbia
deiscenti (a maturità si aprono liberando i semi)		
capsula, cassula	contiene più semi che cadono dopo l'apertura di un opercolo (pisside), di uno o pochi pori (capsula poricida), di molti pori (tretto), o in seguito al distacco di valve (capsula setticida)	nell'ordine: anagallide, bocca di leone, viola
follicolo	l'apertura si attua lungo una sutura ventrale	peonia
legume, o baccello	l'apertura si produce lungo due suture longitudinali	leguminose
siliqua	simile al legume, ma con i semi inseriti su un sottile setto mediano	cavolo, violacciocca
FRUTTI CARNOSI pericarpo di consistenza carnosa		
drupa	seme protetto da involucro legnoso (il nocciolo), rivestito da uno strato polposo (mesocarpo), a sua volta protetto da un tegumento (epicarpo)	pesco, ciliegio
bacca	numerosi semi senza protezione legnosa	pomodoro, peperone
esperidio	polpa separata in settori	agrumi
balausta	suddivisa in logge, con semi rivestiti di tegumenti carnosi	melograno
peponide	ricettacolo concresciuto con l'ovario	zucca
FALSI FRUTTI costituiti dall'accrescimento di porzioni del fiore non appartenenti all'ovario		
conorrodio	simile a una bacca, dovuto all'ingrossarsi del talamo e del calice: molti semi e poca polpa	rosa di macchia
pomo	semi immersi in uno spesso strato di polpa derivante dal ricettacolo	melo, pero
siconio	porzione carnosa derivata dalla metamorfosi dell'infiorescenza	fico
INFRUTTESCENZE frutti composti da due o più frutti ravvicinati a simularne uno solo		
sorosio	numerosi frutticini in cui il calice è divenuto carnoso	gelso
mora	ogni frutticino consiste di una piccola drupa	rovo
strobilo, o cono, o pigna	frutti trattenuti da numerose squame	abeti, pini

- Nella **disseminazione autocora** la disseminazione è compiuta direttamente dalla pianta che produce i semi; li lascia cadere al suolo, o li lancia a breve distanza con appositi apparati di lancio; oppure li interra con movimenti dei peduncoli florali che si incurvano fino a terra. Disseminazione autocora
- La **disseminazione anemocora** è operata dal vento; i semi sono piccoli e leggeri, spesso dotati di apparati che favoriscono il “volo”: ciuffi di peli o pappo (composite), ali delle samare. Disseminazione anemocora
- La **disseminazione zoocora** è operata dagli animali; i semi rimangono attaccati al corpo dell'animale, oppure l'animale si ciba di semi o frutti e li dissemina con le feci. Disseminazione zoocora
- Nella **disseminazione idrocora** la disseminazione avviene per galleggiamento e trasporto nell'acqua; i semi possiedono espansioni membranose e tessuti aeriferi; i semi possono essere portati anche molto lontano (per esempio, la noce di cocco “viaggia” da un'isola all'altra). Disseminazione idrocora

16.6 Lo sviluppo e il ciclo vitale di una pianta

La vita delle piante è scandita da alcuni momenti principali: la germinazione, la fioritura, la maturazione dei frutti, la senescenza. Queste fasi sono determinate in primo luogo dalle stagioni con le diverse disponibilità di calore, di acqua e di luce. La coordinazione interna tra i segnali che provengono dall'ambiente esterno e le risposte della pianta è invece regolata da sostanze interne, i **fitormoni** (v. par. 16.7).

■ La germinazione

La **germinazione** è l'insieme dei processi che portano allo sviluppo di una piantina (plantula) dal seme.

Prima di germinare il seme passa un periodo di **quiescenza (dormienza)**, più o meno lungo secondo la specie, in cui il metabolismo è molto ridotto e il seme subisce una disidratazione iniziale, per impedire che germini mentre è ancora nel frutto. La dormienza è necessaria per permettere la rottura dei tessuti che avvolgono l'embrione e che impediscono il passaggio dell'acqua e dell'ossigeno e l'eliminazione degli ormoni che inibiscono la germinazione (**postmaturazione del seme**). La dormienza

La postmaturazione può avvenire:

- per l'attività di microrganismi;
- per il passaggio del seme nell'apparato digerente di qualche animale, che “rompe” i tegumenti;
- per sbalzi termici: in particolare, un periodo di esposizione

La postmaturazione del seme

ne al freddo (**vernalizzazione**) favorirebbe la produzione di alcuni ormoni attivatori;

- per l'azione del fuoco, che apre gli involucri legnosi dei frutti;

- per azione dell'acqua: l'acqua dilava le sostanze inibitrici della germinazione.

La germinazione

Solo quando vi sono le condizioni di umidità, ossigeno, luce e temperatura favorevoli, **inizia la germinazione**: l'acqua viene assorbita avidamente, il seme si rigonfia e vengono attivati i processi metabolici che provocano l'allungamento della radichetta verso il basso, la crescita del fusticino verso la luce e l'aprirsi delle prime foglioline che danno l'avvio al processo di nutrimento autonomo (fotosintesi). Nelle moncotiledoni il cotiledone rimane nel terreno e il fusticino buca il terreno protetto dal coleotile. In alcune dicotiledoni (fagiolo) l'uscita dal terreno è forzata dall'ipocotile piegato a uncino e i cotiledoni fuoriescono dal terreno (**germinazione epigea**), mentre in altre (pisello) rimangono nel terreno (**germinazione ipogea**).

■ Il ciclo vitale

Periodo vegetativo
e fase riproduttiva

La crescita del fusto e delle foglie della pianta prosegue per un certo tempo, detto **periodo vegetativo**, a cui segue la **fase riproduttiva**, in cui si sviluppano i fiori, i frutti e i semi. Secondo la lunghezza del periodo vegetativo si distinguono piante annuali, biennali e perenni.

Le **piante annuali** si sviluppano, si riproducono e muoiono prima dell'inverno (per esempio, la maggior parte delle piante erbacee).

Nelle **piante biennali** la fase vegetativa dura un anno e la riproduzione avviene nel secondo anno, prima della morte (per esempio, le carote e altri ortaggi).

Nelle **piante perenni** ogni anno si susseguono un periodo vegetativo e uno riproduttivo; le piante vivono parecchi anni (per esempio, gli alberi).

La fioritura

L'inizio della fase riproduttiva è la **fioritura**, la trasformazione di gemme vegetative in gemme fiorali, determinata dalla lunghezza del periodo di luce giornaliero, o **fotoperiodo**. Ciascuna specie risponde a un determinato fotoperiodo, così si possono distinguere:

- **piante neutrodiurne**, che fioriscono indipendentemente dalla lunghezza del fotoperiodo;

- **piante longidiurne**, che fioriscono quando la lunghezza del fotoperiodo è maggiore di un certo valore critico che dipende dalla specie (in genere in primavera);

- **piante brevidiurne**, che fioriscono quando la lunghezza

del fotoperiodo è minore di un certo valore critico.

L'organo sensibile al fotoperiodo è la foglia e la sostanza mediatrice dell'orologio biologico della pianta è un pigmento, il **fitocromo**. Quando nel fiore le parti riproduttive sono mature, diversi ormoni inducono l'apertura dei petali (**antesi**), per esporre gli organi riproduttivi agli agenti impollinatori. Dopo la fecondazione, altri ormoni provvedono alla caduta dei petali e alla maturazione dei frutti.

La maturazione dei frutti è più evidente nei frutti carnosi. Il frutto, inizialmente verde e di sapore aspro, diventa più tenero, colorato e dolce: **l'amido è convertito in zuccheri e sono prodotti composti volatili che conferiscono l'aroma**; la clorofilla scompare e compaiono altri pigmenti come i carotenoidi e le antocianine. La maturazione dei frutti è un accorgimento legato alla dispersione zoocora, per impedire agli animali di nutrirsi e quindi disperdere il frutto prima che i semi siano pronti o vi siano le condizioni ambientali favorevoli.

La maturazione
dei frutti

La **senescenza** è il processo di invecchiamento della pianta, che si manifesta con la caduta dei frutti e delle foglie e coincide con l'inizio di un periodo di **dormienza** della pianta, con metabolismo rallentato per affrontare il periodo invernale. La foglia non ha cambio e ha quindi accrescimento limitato: nelle piante sempreverdi muore in qualche anno, mentre in quelle decidue cade ogni anno, prima della stagione invernale.

La senescenza

La caduta dei frutti e delle foglie è detta abscissione ed è regolata da alcuni ormoni (tra cui l'acido abscissico, v. par. 16.7): avviene per la morte di alcune cellule, poste alla base del picciolo, che formano il cosiddetto strato di abscissione. Prima che la foglia cada, gran parte del suo materiale organico viene demolito in composti più semplici, che vengono trasferiti alle radici per esservi immagazzinati.

L'abscissione

Il cambiamento di colore delle foglie autunnali è dovuto alla diminuzione della produzione della clorofilla verde, che mascherava gli altri pigmenti (rossi e gialli).

Nelle piante perenni anche le gemme entrano in una fase di dormienza sviluppando involucri di protezione che le trasformano in gemme invernali.

16.7 I fitormoni

Come abbiamo visto, la vita di una pianta comprende numerose e complesse funzioni: per assicurare lo sviluppo adeguato ai diversi ambienti, **la pianta è in grado di coordinare e regolare tutte le sue funzioni per mezzo di so-**

Differenze
tra fitormoni
e ormoni animali

stanze dette ormoni vegetali, o fitormoni. I fitormoni sono diversi dagli ormoni animali: non sono infatti né steroidi né polipeptidi e non sono secreti da ghiandole specializzate, ma sintetizzati in zone diverse del cormo, come l'apice del fusto e della radice.

Nelle piante sono note cinque classi di composti ad azione ormonale, prodotti dalle varie parti della pianta durante i vari stadi del ciclo vitale: ormoni della crescita e dello sviluppo sono le **auxine**, le **gibberelline** e le **citochinine**; ormoni della vecchiaia e del riposo sono l'**acido abscissico** e l'**etilene**.

GLOSSARIO

Disseminazione

Allontanamento dei semi dalla pianta madre per favorire la diffusione della specie.

Doppia fecondazione

Nelle angiosperme, un nucleo spermatico feconda la cellula uovo per formare l'embrione diploide; il secondo nucleo spermatico partecipa alla formazione dell'endosperma del seme.

Dormienza

Periodo di quiescenza del seme o della pianta, in cui il metabolismo è molto ridotto.

Evapotraspirazione

Perdita di acqua (traspirazione) per evaporazione attraverso gli stomi delle foglie.

Fitormoni, od ormoni vegetali

Sostanze prodotte dalla pianta che coordinano e regolano tutte le sue funzioni; ormoni della crescita e dello sviluppo sono le auxine, le gibberelline e le citochinine; ormoni della vecchiaia e del riposo sono l'acido abscissico e l'etilene.

Frutto

Struttura delle angiosperme derivata dalla trasformazione dell'ovario in seguito a fecondazione; contiene il seme e ne favorisce la disseminazione.

Germinazione

Insieme dei processi che portano allo sviluppo di una piantina (plantula) dal seme.

Guttazione

Emissione di gocce d'acqua da particolari

stomi acquiferi che si trovano all'apice e al margine delle foglie, quando l'umidità dell'aria è eccessiva.

Impollinazione

Trasporto del polline da un fiore all'altro; può essere anemogama, zoogama o idrogama.

Polline

Gametofito maschile delle piante a semi.

Sacco embrionale

Gametofito femminile delle piante a semi composto da sette cellule (sei con un nucleo e una con due nuclei): una cellula mononucleata è la cellula uovo; la cellula binucleata è la cellula dell'endosperma.

Seme

Struttura delle spermatofite che protegge l'embrione quiescente e le riserve alimentari in involucri resistenti (tegumenti).

Stomi

Piccole aperture sull'epidermide inferiore della foglia; permettono gli scambi di acqua e gas tra l'ambiente esterno e la foglia.

Teoria dello scorrimento per pressione

La differenza tra l'alta pressione idrostatica all'estremità del tubo vicina alla foglia e quella all'estremità del tubo vicina all'organo crea il flusso continuo della linfa dalla zona di alta alla zona di bassa pressione.

Traslocazione

Trasporto della linfa elaborata, che avviene nel floema.

segue

Tropismo

Crescita orientata in risposta a uno stimolo, che può essere la luce (fototropismo), la gravità (geotropismo), l'umidità (idrotropismo), una sostanza chimica (chemiotropismo), il contatto (tigmotropismo).

Turgore

Stato di tensione della cellula assicurato dalla presenza di acqua al suo interno e regolato da processi osmotici.

TEST DI VERIFICA

1 Quali sono le principali funzioni delle foglie?

2 La teoria della coesione-tensione spiega:

- a** la salita della linfa grezza alle foglie;
- b** la discesa della linfa elaborata dalle foglie;
- c** la rigidità del fusto;
- d** l'evaporazione dalle foglie.

3 La teoria dello scorrimento per pressione spiega:

- a** la salita della linfa grezza alle foglie;
- b** la discesa della linfa elaborata dalle foglie;
- c** la rigidità del fusto;
- d** l'evaporazione dalle foglie.

4 Doppia fecondazione significa che:

- a** sono fecondati due ovuli;
- b** un ovulo è fecondato da due granuli di polline;
- c** si producono due frutti;
- d** un nucleo spermatico feconda la cellula uovo e un altro nucleo spermatico feconda la cellula dell'endosperma.

5 Il seme è:

- a** l'embrione della pianta;
- b** la parte dura del frutto;
- c** la trasformazione dell'ovulo dopo la fecondazione;
- d** un organo di riserva alimentare.

6 Le piante longidurne fioriscono:

- a** dalla mattina alla sera;
- b** tutto l'anno;
- c** quando la luce del fotoperiodo supera un certo valore;
- d** d'inverno.

7 Gli ormoni vegetali della crescita sono:

- a** auxine ed etilene;
- b** auxine e gibberelline;
- c** fitocromo e auxina;
- d** clorofilla e citochinine.

R

1 v. par. 16.3 e 16.5; 2 a; 3 b; 4 d; 5 c; 6 c; 7 b.

17 I tessuti e gli organi degli animali

*Gli animali possiedono un numero di cellule mediamente assai superiore rispetto ai vegetali, a causa della maggiore complessità e diversificazione delle funzioni corporee. Tutte le cellule si formano in seguito a **successive divisioni mitotiche di un'unica cellula, lo zigote**. Man mano che si dividono, le cellule dell'embrione **si differenziano e diventano capaci di svolgere un compito ben preciso nell'organismo**. Dividendosi ulteriormente, le cellule adulte (cioè specializzate) possono dare origine solo a cellule identiche a loro stesse. Cellule uguali che svolgono lo stesso tipo di funzione si uniscono a formare i **tessuti**. Questi ultimi si integrano nel corso dello sviluppo embrionale per formare **strutture più complesse, gli organi**.*

17.1 Il differenziamento cellulare e i tessuti negli animali

Tutte le cellule si differenziano a partire dai tre **foglietti embrionari**, o **strati germinali**, che costituiscono l'embrione allo stadio di gastrula (v. a p. 256):

- l'**ectoderma**, che ricopre l'embrione;
- l'**endoderma**, che riveste il canale digerente;
- il **mesoderma**, che riempie lo spazio tra ectoderma ed endoderma.

Si riconoscono quattro tipi di tessuto (v. cap. 4): epiteliale, connettivo, muscolare e nervoso.

■ Tessuto epiteliale

Il **tessuto epiteliale**, o **epitelio** (v. fig. 17.1), ricopre la superficie esterna del corpo e le sue cavità interne. Deriva da tutti e tre gli strati germinali ed è formato da cellule a stretto contatto tra loro, che formano un pavimento continuo, chiudendo qualsiasi spazio intercellulare. Questo tappeto poggia su un sottile strato, chiamato **membrana basale**, che lo delimita e lo tiene in contatto con i tessuti sottostanti.

A seconda del numero di strati che compongono il tappeto, si distinguono **epiteli semplici** (a uno strato) ed **epiteli pluristratificati** (con più strati).

Tipi di epitelio

In base alla forma delle cellule l'epitelio può essere:

1. **pavimentoso**, costituito da cellule appiattite, dal contorno irregolare;
2. **cubico**, costituito da cellule della stessa dimensione in altezza e in larghezza;
3. **cilindrico**, costituito da cellule prismatiche.

Il lato dell'epitelio rivolto verso l'esterno può essere provvisto di ciglia o di microvilli, oppure cheratinizzato, cioè rivestito da uno strato di cellule morte ripiene di cheratina, una proteina che lo rende impermeabile all'acqua e ai gas.

Un tipo altamente specializzato di epitelio, è l'**epitelio ghiandolare**, formato da cellule secernenti, che possono essere esocrine o endocrine. Le cellule esocrine si riuniscono a formare le **ghiandole esocrine**, così dette perché riversano le sostanze da loro prodotte (sebo, sudore, enzimi digestivi) all'esterno del corpo o in cavità che comunicano con l'esterno; rimangono collegate con l'epitelio per mezzo di un **dotto escretore**. Le cellule endocrine riversano le loro secrezioni (**ormoni**) nella circolazione sanguigna e formano degli ammassi, le **ghiandole endocrine**, che si distaccano dall'epitelio di origine.

■ Tessuto connettivo

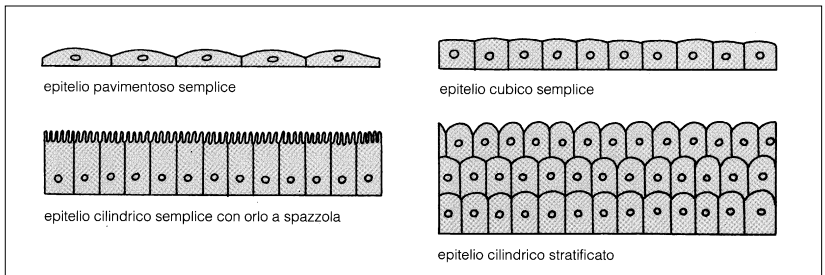
Il tessuto connettivo riempie gli spazi tra gli altri tessuti, "connettendoli". Deriva dal **mesoderma** e si trova in molte parti del corpo, in quanto produce il derma cutaneo, i tendini, i legamenti e inoltre il grasso o adiposo (**tessuto adiposo**), le cartilagini (**tessuto cartilagineo**), le ossa (**tessuto osseo**) e il **sangue**.

Le cellule del tessuto connettivo non sono a reciproco contatto, ma immerse, a parte il sangue, in una sostanza amorfa intercellulare di natura proteica, detta **collagene**.

● Il **tessuto adiposo** è formato da cellule di grandi dimensioni e tondeggianti, contenenti lipidi (o grassi, prevalente-

Il collagene

Figura 17.1
Alcuni tipi di tessuti epiteliali.



Tessuto cartilagineo

mente costituiti da trigliceridi); ha funzione di isolamento termico e accumulo di sostanze energetiche.

● Il **tessuto cartilagineo** è duro e al tempo stesso flessibile; è costituito da cellule (**condrociti**) molto distanziate tra loro e immerse in una matrice di collagene che esse stesse producono; forma lo scheletro dei pesci cartilaginei e negli altri vertebrati quello degli embrioni, per venire poi quasi completamente sostituito dal tessuto osseo.

Tessuto osseo

● Il **tessuto osseo** è molto rigido perché le sue cellule (**osteociti**) sono immerse in una sostanza intercellulare impregnata di sali di calcio; forma lo scheletro della maggior parte dei vertebrati.

Sangue

● Il **sangue** è l'unico tessuto fluido; è formato da cellule di diverso tipo (**globuli rossi**, **globuli bianchi** e **piastrine**) immerse in una sostanza intercellulare fluida (**plasma**); il sangue costituisce il mezzo di trasporto delle sostanze necessarie al metabolismo delle cellule e al funzionamento degli organi (ossigeno, sostanze nutritive, diossido di carbonio, ormoni, prodotti di rifiuto).

■ Tessuto muscolare

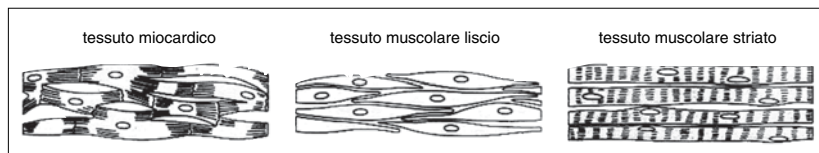
Il **tessuto muscolare** assicura il movimento al corpo degli animali, contraendosi in risposta a un impulso nervoso. Deriva dal **mesoderma**. Le cellule che lo compongono (**fibre muscolari**) sono allungate e disposte in fasci (v. fig. 17.2).

Nel **tessuto muscolare striato** i fasci di fibre muscolari sono paralleli tra loro; questo tipo di tessuto **costituisce la muscolatura volontaria** scheletrica, cioè che risponde agli impulsi nervosi per assicurare il movimento.

Nel **tessuto muscolare liscio** i fasci sono sfasati tra loro; gli organi cavi e i dotti escretori delle ghiandole sono avvolti da questo tipo di tessuto muscolare, che si contrae in modo indipendente dalla volontà.

Un **terzo tipo di tessuto muscolare è il miocardio**, o tessuto muscolare cardiaco: le sue cellule sono allungate e biforcute alle estremità, dove si connettono l'una con l'altra; ne deriva una rete tridimensionale che costituisce la muscolatura del cuore; anche la contrazione del miocardio è involontaria.

Figura 17.2
Tessuti muscolari.



■ Tessuto nervoso

Il **tessuto nervoso** ha più funzioni: avverte gli stimoli provenienti dall'ambiente; produce, trasmette e integra gli impulsi nervosi; elabora una reazione. Deriva dall'ectoderma. Il tessuto nervoso è composto da due tipi di cellule: i neuroni e le cellule della glia. I **neuroni** (v. fig. 17.3) sono composti da un corpo centrale (**pirenoforo**) da cui si dipartono due tipi di prolungamenti: i **dendriti**, numerosi e ramificati, che ricevono l'impulso nervoso e lo trasmettono al pirenoforo, e un **neurite**, inizialmente nudo e che in seguito è rivestito da una **guaina mielinica** e prende il nome di **assone** (la fibra nervosa), destinato a trasmettere l'impulso nervoso.

Le **cellule della glia**, o **nevroglia**, circondano i neuroni, sostenendoli e proteggendoli, e regolano gli scambi di sostanze tra i neuroni e il sangue.

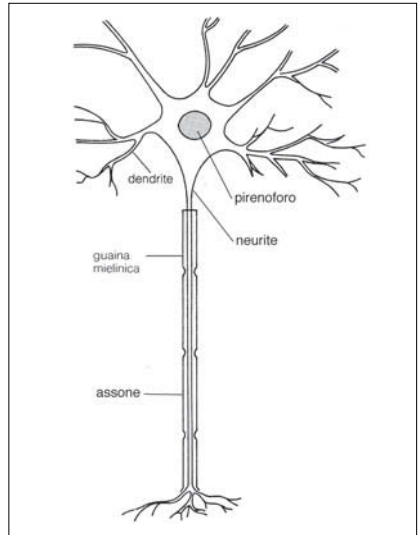


Figura 17.3
Struttura di un neurone.

17.2 Gli organi degli animali

Gli organi animali (v. a p. 257) sono costituiti da numerosi tessuti, ma solo un tipo di tessuto è quello che svolge in essi la relativa funzione specifica.

Organi diversi possiedono una struttura differente. È comunque possibile distinguere quattro tipi fondamentali di organi: organi cavi, organi ghiandolari, organi a struttura filamentosa e organi nervosi. Ogni organo è poi avvolto da una capsula di tessuto connettivo, ricco di fasci di fibre collagene, che lo sostiene e lo mantiene in posizione.

Gli **organi cavi** (per esempio, lo stomaco) hanno una struttura a strati sovrapposti: dall'interno verso l'esterno si trovano un epitelio (mucosa) di rivestimento, una tonaca sottomucosa di tessuto connettivo e uno strato muscolare.

Gli **organi ghiandolari** (per esempio, il fegato) sono formati da unità (adenomeri) organizzate in lobuli o in lobi più grandi e da una sorta di rete di tessuto connettivo (stroma) avente funzione di sostegno.

Negli **organi a struttura filamentosa** (per esempio, i muscoli) le unità funzionali si dispongono in fasci, che hanno la possibilità di contrarsi.

Organi cavi

Organi ghiandolari

Organi a struttura filamentosa

Organi nervosi

Negli **organi nervosi** (per esempio, l'occhio) le cellule interagiscono strettamente fra loro, per formare un dispositivo unico di ricezione degli stimoli e trasmissione degli impulsi.

GLOSSARIO

Cellule della glia

Cellule che circondano i neuroni, sostenendoli e proteggendoli.

Epitelio

Rivestimento ininterrotto formato dalle cellule del tessuto epiteliale.

Foglietti embrionari, o strati germinali

Strati di cellule che formano l'embrione, da cui derivano gli organi del corpo animale.

Ghiandola

Organo di origine epiteliale la cui funzione è produrre un secreto. La ghiandola è detta esocrina se secerne all'esterno del corpo o in una cavità comunicante con l'esterno; è detta endocrina se versa le sostanze prodotte nel sangue.

Neurone

Cellula che costituisce l'unità funzionale del sistema nervoso; i neuroni sono organizzati in una fitta rete di vie nervose in gra-

do di ricevere gli stimoli provenienti dall'esterno e di rispondere a essi.

Tessuto connettivo

È intessuto di filamenti fibrosi di collagene (una proteina) e forma il derma cutaneo, i legamenti, le cartilagini, le ossa, il grasso e il sangue.

Tessuto epiteliale

Forma il rivestimento delle superfici interne ed esterne del corpo; alcuni tessuti epiteliali vanno a costituire le ghiandole.

Tessuto muscolare

Deputato al movimento, è costituito da cellule di forma allungata nel cui citoplasma sono presenti filamenti proteici di actina e miosina in grado di contrarsi. Può essere di tre tipi: striato (scheletrico), cardiaco, liscio.

Tessuto nervoso

È specializzato nella produzione e conduzione di segnali elettrici. È costituito da cellule di due tipi: neuroni e cellule della glia.

TEST DI VERIFICA

1 Le ghiandole esocrine riversano il loro secreto:

- a nelle cellule;
- b in cavità del corpo o all'esterno del corpo;
- c nel sangue.

2 Il sangue è:

- a un tipo di tessuto connettivo;
- b un organo;
- c della sostanza amorfa.

3 Gli organi sono avvolti da:

- a tessuto connettivo;
- b tessuto epiteliale;
- c tessuto ghiandolare.

4 Come è fatto il tessuto epiteliale?

5 Come sono fatti i tre tipi di tessuto muscolare?

6 Quale funzione ha il tessuto connettivo?

7 Come si chiamano le cellule che formano il tessuto nervoso?

R

1 b; 2 a; 3 a; 4 v. par. 17.1; 5 v. par. 17.1; 6 v. par. 17.1; 7 v. par. 17.1.

18 Gli apparati di sostegno e movimento

*Tutti gli animali hanno bisogno di una struttura di sostegno: in particolare, gli animali terrestri, per non essere schiacciati dalla forza di gravità, devono possedere una struttura rigida, cioè uno **scheletro**. Perché poi si possano muovere, occorre che questa struttura sia adatta all'inserzione dei **muscoli**, le cui cellule sono le uniche capaci di contrarsi e di avvicinare tra loro parti distinte del corpo. L'insieme integrato dello scheletro e dei muscoli costituisce l'**apparato locomotore**.*

18.1 I tipi di scheletro negli animali

Si chiama **scheletro** la struttura di un animale che sorregge il corpo e fornisce un supporto al quale i muscoli si possono collegare per applicare una forza.

Tra gli animali si distinguono tre tipi di strutture di sostegno o **sistemi scheletrici**: una struttura non rigida, detta idroscheletro, e due strutture rigide, l'esoscheletro e l'endoscheletro; queste ultime, oltre a fornire sostegno e consentire i movimenti, proteggono il corpo dell'animale o parte di esso.

La struttura di sostegno più semplice è l'**idroscheletro**, o **scheletro idrostatico**, formato da un liquido, racchiuso in una cavità, sul quale i muscoli esercitano una pressione che dà sostegno al corpo dell'animale. I movimenti che l'idroscheletro consente sono imprecisi e molto lenti. Tra gli animali provvisti di idroscheletro figurano gli anellidi e i celenterati.

L'**esoscheletro** è un rivestimento esterno, più o meno rigido: ne sono esempio le conchiglie dei molluschi e la cuticola chitinoso degli artropodi (crostacei, insetti, aracnidi). L'esoscheletro protegge efficacemente il corpo, ma **limita le dimensioni dell'animale**. Questo problema è stato superato negli artropodi con la **muta**, cioè con la sostituzione periodica della cuticola divenuta stretta con una nuova più ampia.

L'**endoscheletro** è una struttura di sostegno interna, che consente al corpo di accrescersi. Ne sono dotati i poriferi (gli elementi di supporto sono le spicole) e i vertebrati (gli elementi di supporto sono la cartilagine e le ossa).

I prossimi paragrafi sono dedicati alla descrizione dello scheletro dei vertebrati.

18.2 Lo scheletro dei vertebrati

Lo scheletro dei vertebrati (e quindi dell'uomo) è composto da due tipi di tessuto (v. par. 17.1), rispettivamente la cartilagine e l'osso.

La **cartilagine**, flessibile e al tempo stesso resistente, forma lo **scheletro dei pesci cartilaginei** e dell'**embrione di tutti i vertebrati**. Nei vertebrati durante lo sviluppo embrionale la cartilagine viene progressivamente sostituita da **tessuto osseo** (processo di **ossificazione**), rimanendo solo in punti specifici del corpo, dove forma una serie di strutture: il padiglione auricolare, gli anelli della trachea, la punta del naso, le estremità sternali delle coste, le superfici delle articolazioni e i dischi intervertebrali.

■ Le ossa

L'osteone

L'**unità fondamentale delle ossa** è l'**osteone** (v. fig. 18.1). Ciascun osteone, di forma cilindrica, è attraversato da un canale centrale (**canale di Havers**), nel quale passano un vaso sanguigno e fibre nervose. La sostanza fondamentale del tessuto osseo, ricca di fibre di collagene e di sali minerali (fosfato e carbonato di calcio), si dispone in lamelle concentriche attorno a ciascun canale di Havers, lasciando delle piccole cavità in cui si trovano le cellule ossee, cioè gli **osteociti**.

Se le lamelle sono addossate l'una all'altra si forma **tessuto osseo compatto**; se invece sono ben distanziate tra loro,

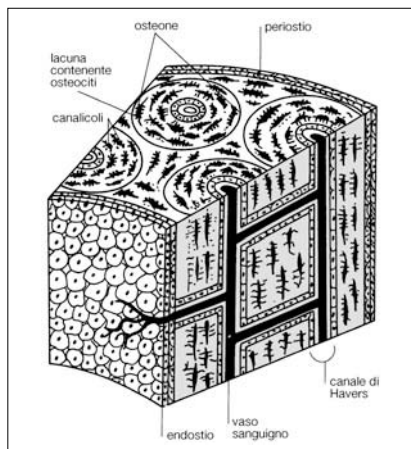
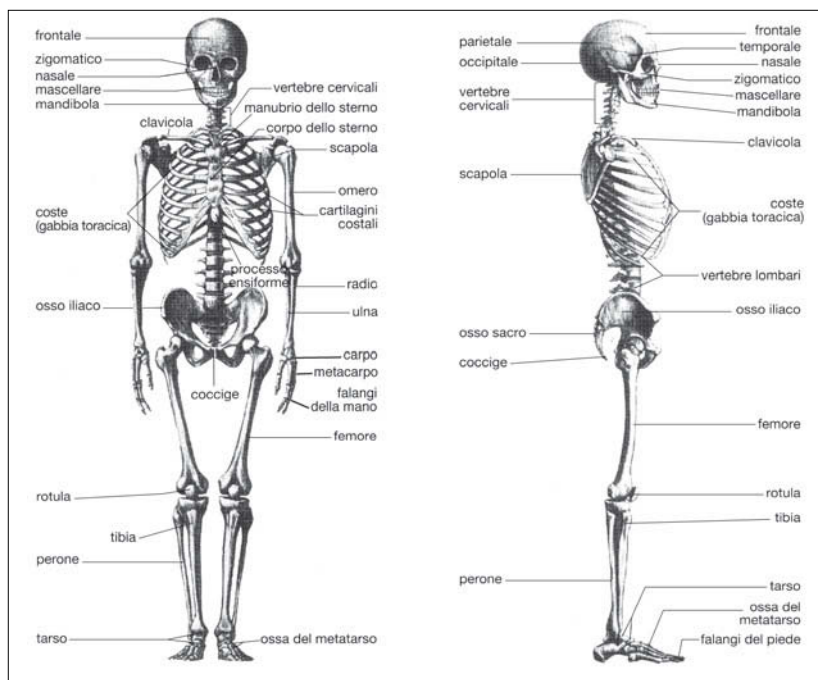


Figura 18.1
Struttura di un osteone, l'unità fondamentale delle ossa.



tanto da lasciare ampie lacune, si forma **tessuto osseo spugnoso**.

Nelle ossa, oltre agli osteociti, sono presenti altri due tipi di cellule, che intervengono nei processi di rimaneggiamento dell'osso: gli **osteoclasti** (che demoliscono l'osso) e gli **osteoblasti** (che formano nuovo osso).

In base alla loro forma le ossa dello scheletro sono distinte in tre tipi: ossa lunghe, ossa piatte e ossa corte.

Le **ossa lunghe** sono formate da un tratto centrale (**diafisi**) di tessuto osseo compatto e due estremità (**epifisi**) di tessuto osseo spugnoso; si trovano negli arti (per esempio, omero e femore). La diafisi è cava: al suo interno si trova il **midollo osseo giallo**, un tessuto ricco di cellule adipose che svolge funzione di riserva. Nelle lacune del tessuto osseo spugnoso si trova invece il **midollo osseo rosso**, un tessuto con funzione emopoietica: esso, cioè, è deputato alla formazione delle cellule del sangue, in primo luogo globuli rossi e globuli bianchi.

Figura 18.2

Visione frontale e laterale dello scheletro dell'uomo. Sono indicate solo le ossa principali.

I tipi di ossa

Ossa lunghe

Ossa piatte	Le ossa piatte sono costituite da due strati sottili di tessuto osseo compatto che racchiudono del tessuto osseo spugnoso (per esempio, la scapola e le ossa del cranio).
Ossa corte	Le ossa corte sono formate da tessuto osseo spugnoso circondato da un sottile strato di tessuto osseo compatto (per esempio, le ossa del carpo, del tarso e le vertebre).

18.3 Lo scheletro del corpo umano

	Lo scheletro dell'uomo (v. fig. 18.2) è composto da 203 ossa principali , a cui vanno aggiunte le ossa sesamoidi (elementi inclusi nei tendini; per esempio, la rotula) e gli ossicini dell'orecchio medio (incudine, martello e staffa; v. a p. 242). Lo scheletro può essere distinto in due parti: lo scheletro assile e lo scheletro appendicolare.
Lo scheletro assile	Lo scheletro assile (così detto perché forma l'asse del corpo) è composto dalle ossa della testa, della colonna vertebrale e della gabbia toracica. La testa si può dividere in due parti: il cranio , che forma la scatola cranica in cui è contenuto l'encefalo, e la faccia . La colonna vertebrale è formata da 32-33 vertebre, sovrapposte le une sulle altre e raggruppabili in: 7 vertebre cervicali (regione del collo), 12 vertebre toraciche (si articolano alle coste della gabbia toracica), 5 vertebre lombari, 5 vertebre sacrali saldate tra loro a formare l'osso sacro, 3-4 vertebre coccigee, anch'esse saldate (coccige). La gabbia toracica è composta da 12 paia di coste e dallo sterno; protegge il cuore e i polmoni.
Lo scheletro appendicolare	Lo scheletro appendicolare comprende le ossa degli arti, del cingolo scapolare e del cingolo pelvico. Gli arti sono distinti in tre parti: braccio, avambraccio e mano per l'arto superiore; coscia, gamba e piede per l'arto inferiore. Il cingolo scapolare sostiene gli arti superiori ed è formato dalla scapola e dalla clavicola. Il cingolo pelvico è formato solo dalle due ossa dell'anca; sostiene gli arti inferiori.

■ Le articolazioni e i legamenti

Tipi di articolazione	Due o più ossa contigue si uniscono tra loro per mezzo di articolazioni , che in base all'ampiezza del movimento si classificano in: sinartrosi (o articolazioni fisse), anfiartrosi (o articolazioni semimobili) e diartrosi (o articolazioni mobili).
Sinartrosi	Nelle sinartrosi i capi articolari, dal margine seghettato, sono incastrati l'uno con l'altro; ne deriva una struttura simile a una cerniera lampo chiusa, che non permette alcun movimento. Si trovano tra le ossa del cranio, dove prendono il nome di suture.
Anfiartrosi	Le anfiartrosi sono caratterizzate dalla presenza di un

legamento o di un disco cartilagineo tra i due capi articolari; questi ultimi, inoltre, hanno la stessa forma. Questo tipo di articolazione, che consente movimenti ridotti, si trova tra le vertebre, tra le due ossa dell'anca e tra queste e l'osso sacro.

Le **diartrosi** sono articolazioni che permettono ampi movimenti; sono anche le più complesse perché, oltre che dai capi articolari, sono formate da:

- una membrana, detta **sinovia**, che produce il liquido sinoviale con funzione lubrificante;
- un manicotto (o **capsula**) che avvolge i capi articolari e impedisce il loro distacco.

Si trovano tra le ossa degli arti, tra la prima vertebra cervicale e il cranio, e tra questo e la mandibola.

I **legamenti** sono **fasci di tessuto connettivo** che si inseriscono sui capi articolari, impedendone lo spostamento fuori dagli assi di movimento consentiti. In alcuni casi i legamenti sono particolarmente robusti e complessi: per esempio, i legamenti crociati del ginocchio o i legamenti gialli che tengono unite due vertebre adiacenti.

Diartrosi

I legamenti

■ I muscoli

I **muscoli** sono **organi costituiti da tessuto contrattile**, formato da elementi allungati nella direzione della contrazione (fibre muscolari) raccolti in fasci.

I muscoli costituiscono il **sistema muscolare** che, insieme al **sistema scheletrico**, forma l'**apparato locomotore**.

I muscoli sono responsabili della locomozione, delle variazioni di calibro dei vasi sanguigni, del battito cardiaco, delle espressioni del viso, delle contrazioni degli organi cavi.

Si distinguono tre tipi di muscolo – muscolo striato, muscolo liscio e muscolo cardiaco, o miocardio – diversi oltre che per il tipo di tessuto (v. cap. 17) anche per il posto che occupano nel corpo e la funzione che svolgono.

I **muscoli striati** sono così chiamati per le bande alternate chiare e scure visibili al microscopio. La maggior parte si inserisce sulle ossa (v. fig. 18.3) e serve perciò a muovere lo scheletro (muscoli scheletrici); alcuni, inserendosi sulla pelle del viso, sono responsabili delle espressioni (muscoli pellicci, o mimici). I muscoli striati si inseriscono sulle ossa per mezzo dei **tendini**, fasci di tessuto connettivo fibroso; la loro contrazione è rapida e sotto il controllo della volontà (vedi oltre).

I **muscoli lisci** controllano la motilità dei visceri e dei vasi sanguigni; si contraggono lentamente e in maniera prolungata, ma involontaria.

Tre tipi di muscolo

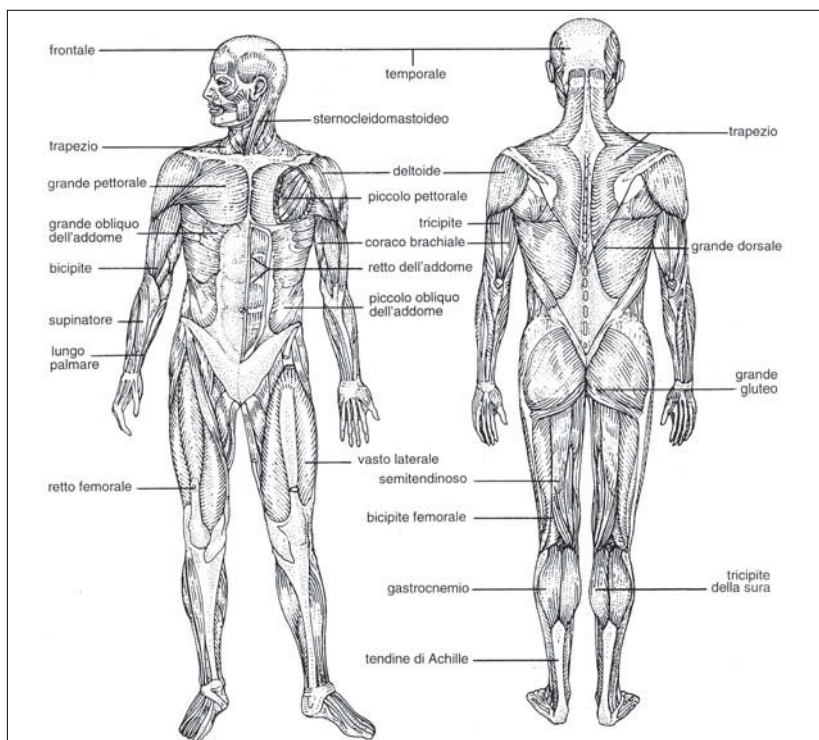


Figura 18.3
Visione anteriore
e posteriore dei muscoli
dell'uomo. Sono indicati
solo i muscoli principali.

Struttura

Miofibrille
e sarcomeri

Actina e miosina

Il **muscolo cardiaco**, o **miocardio**, è formato da tessuto simile a quello striato, ma la sua attività è involontaria e ritmica.

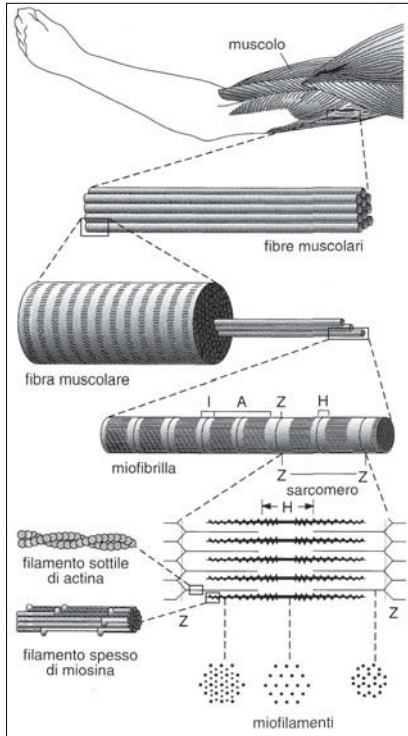
■ Struttura e meccanismo di contrazione dei muscoli

La struttura di un muscolo striato è costituita da numerose **fibre muscolari** avvolte da una membrana (**sarcolemma**) circondata da una guaina di tessuto connettivo. Ogni fibra ha forma cilindrica con diametro variabile (fino a 200 micron) e lunghezza fino a 15-20 cm. È costituita da fasci di **miofibrille**, in cui si ripete più volte l'unità contrattile del muscolo, il **sarcomero**, che al microscopio appare con la caratteristica striatura trasversale. A sua volta il sarcomero è formato da due tipi di filamenti proteici (**miofilamenti**): l'**actina** (più sottile) e la **miosina** (più spessa).

I filamenti di **actina** sono formati da numerose proteine glo-

Figura 18.4

Livelli di organizzazione di un muscolo striato del braccio, dalle fibre muscolari ai miofilamenti.



bulari che si dispongono l'una dopo l'altra come le perle di una collana; la **miosina** è composta da un lungo segmento che termina con una “testa” flessibile.

Osservando la figura 18.4, le zone chiare del sarcomero vengono indicate con la lettera I e corrispondono ai filamenti di actina. Al centro delle bande I si trova una linea scura (stria Z), alla quale sono fissati i filamenti di actina; il sarcomero è compreso tra due strie Z. Le bande scure sono indicate con la lettera A e sono formate da filamenti di miosina alternati a filamenti di actina. Nella parte centrale della banda A si trova la banda H, chiara, formata da sola miosina.

La contrazione del muscolo è il risultato della contrazione dei sarcomeri conseguente allo scorrimento dei filamenti di actina tra quelli di miosina. Le “teste” della miosina stabiliscono dei legami provvisori (ponti trasversali) con l'actina. Utilizzando come fonte di energia ATP (l'adenosin-

La contrazione
del muscolo

trifosfato, una molecola ad alto contenuto di energia, v. a p. 24, tab. 1.6), i ponti trasversali si incurvano, facendo scorrere i filamenti di actina verso il centro del sarcomero. Ciò provoca l'avvicinamento delle strie Z e l'accorciamento del sarcomero. In questa fase la banda H scompare. Poi i ponti trasversali si sganciano e si riformano in un altro punto dei filamenti di actina.

Lo stimolo alla contrazione arriva alle fibre muscolari da terminazioni nervose di nervi motori, che si ramificano in modo che ogni ramo innervi una sola fibra muscolare: si forma una struttura complessa, chiamata **giunzione neuromuscolare**, o **placca motrice**.

GLOSSARIO

Articolazione

Unione di due o più ossa adiacenti.

Endoscheletro

Insieme delle strutture rigide che sostengono il corpo dei poriferi (spicole) e dei vertebrati (cartilagine e ossa).

Esoscheletro

Scheletro esterno, più o meno rigido, con funzione di protezione degli organi, supporto e attacco dei muscoli. Per esempio, la cuticola degli artropodi e le conchiglie dei molluschi.

Idroscheletro, o scheletro idrostatico

Tipo di scheletro formato da un liquido che scorre in una cavità, al quale i muscoli forniscono la pressione necessaria per dare so-

stegno all'animale. Si trova, per esempio, negli anellidi e nei celenterati.

Muscolo

Organo formato da fibre capaci di contrarsi e di produrre quindi un movimento. Può essere striato, liscio o cardiaco.

Ossa

Organi rigidi di sostegno che costituiscono lo scheletro dei vertebrati.

Scheletro appendicolare

È formato dalle ossa degli arti, del cingolo scapolare e del cingolo pelvico.

Scheletro assile

Forma l'asse del corpo; è composto dalle ossa della testa, della colonna vertebrale e della gabbia toracica.

TEST DI VERIFICA

1 Le spicole delle spugne sono un tipo di:

- a** idroscheletro;
- b** esoscheletro;
- c** endoscheletro.

2 La membrana che avvolge l'osso si chiama:

- a** periostio;
- b** sarcolemma;
- c** sinovia.

3 I legamenti:

- a** sono un tessuto emopoietico;
- b** impediscono l'allontanamento dei capi articolari;
- c** servono ai muscoli striati per inserirsi sulle ossa.

4 I muscoli lisci si contraggono:

- a** velocemente;
- b** lentamente;
- c** ritmicamente.

5 Durante la contrazione muscolare:

- a** i filamenti di actina scorrono tra quelli di miosina;
- b** i filamenti di miosina scorrono tra quelli di actina;
- c** scorrono sia i filamenti di actina sia quelli di miosina.

6 Come è fatto un osteone?

7 Come si classificano le articolazioni?

8 Come è fatto un muscolo?

R

1 c; 2 a; 3 b; 4 b; 5 a; 6 v. par. 18.2; 7 v. par. 18.3; 8 v. par. 18.4.

19 Circolazione e respirazione

Per trasformare l'energia delle sostanze nutritive in energia utilizzabile le cellule ricorrono alla **respirazione cellulare**, un processo che richiede un rifornimento continuo di ossigeno. Per questo motivo gli animali hanno sviluppato evolutivamente due sistemi strettamente collegati tra loro. Uno è l'**apparato circolatorio**, in grado di portare alle cellule gas e altre sostanze di cui queste hanno bisogno e, al tempo stesso, di liberarle dai loro prodotti di rifiuto. L'altro è l'**apparato respiratorio**, costituito da organi specializzati che prelevano ossigeno dall'ambiente e scaricano diossido di carbonio (anidride carbonica).

19.1 Il trasporto dei materiali nutritivi e di scarto negli animali

Funzioni

Gli animali hanno sviluppato evolutivamente **diversi sistemi di trasporto delle sostanze nutritive e dei prodotti di scarto**, che raggiungono la massima complessità nei vertebrati. Un sistema di trasporto deve svolgere le seguenti funzioni:

- veicolare l'ossigeno;
- rifornire le cellule dei prodotti della digestione;
- allontanare dalle cellule i prodotti di rifiuto, tra cui il diossido di carbonio;
- trasportare gli ormoni.

Nei vertebrati il sistema di trasporto ha anche la funzione di difendere l'organismo da batteri e virus e di regolare la temperatura corporea.

Trasporto dei gas negli animali più semplici

Gli animali pluricellulari meno evoluti (poriferi, cnidari, platelminti) **non possiedono un vero e proprio sistema di trasporto**. Essi assorbono direttamente dall'ambiente esterno le sostanze nutritive e muovono, per mezzo di contrazioni muscolari, l'acqua contenuta nella cavità corporea. In questo modo portano le sostanze nutritive a una distanza utile perché possano passare per diffusione nelle singole cellule.

■ Caratteristiche generali dell'apparato circolatorio

Negli animali di maggiori dimensioni e complessità le singole cellule sono troppo distanti dall'ambiente esterno e il processo di trasporto per diffusione non è più efficiente in quanto è lento ed è adatto solo su distanze molto ridotte (v. par. 4.1).

In questi organismi **il trasporto di sostanze avviene all'interno di un sistema di canali che non sono a contatto con l'ambiente esterno** e nei quali è contenuto un fluido costi-

La struttura dell'apparato circolatorio

tuito da tessuto specializzato (emolinfa, sangue). Questo sistema di canali di trasporto prende il nome di **apparato circolatorio**.

Gli apparati circolatori si compongono delle seguenti parti:

- un **mezzo fluido** che trasporta le sostanze in esso disciolte;
- una rete di canali, o **vasi**, che trasportano il fluido in tutto il corpo;
- una **pompa**, chiamata **cuore**, che imprime al fluido la pressione necessaria per tenerlo sempre in movimento.

Possono essere presenti anche **valvole** che costringono il fluido a scorrere in una sola direzione.

Per aumentare la capacità di legarsi all'ossigeno, il fluido possiede dei **pigmenti respiratori**, costituiti da una parte proteica e da un gruppo contenente atomi metallici. Pigmenti respiratori sono per esempio le **emocianine**, nelle quali si trova il rame, e le **emoglobine**, che contengono il ferro. Le emocianine si trovano nei molluschi; le emoglobine si trovano in tutti i vertebrati e in molti invertebrati.

A seconda che il fluido fluisca e refluisca dai vasi alla cavità del corpo, oppure rimanga sempre confinato nel cuore e nei vasi, si parla di un **apparato circolatorio aperto** e di un **apparato circolatorio chiuso**.

Negli animali con apparato circolatorio aperto esistono **ampie cavità tra i tessuti, chiamate lacune, nelle quali i vasi riversano il fluido**, che prende il nome di **emolinfa**. Le cellule dei vari tessuti sono perciò a diretto contatto con l'emolinfa. Le sostanze nutritive, l'ossigeno e gli scarti metabolici sono scambiati per diffusione attraverso la membrana plasmatica. Questo tipo di apparato respiratorio, poco efficiente perché l'emolinfa fluisce lentamente (non essendo sempre sotto pressione), è presente in animali di piccole dimensioni e con poche richieste energetiche, come **la maggior parte dei molluschi e gli artropodi**.

Nell'apparato circolatorio chiuso i **vasi e il cuore formano una rete ininterrotta dalla quale il fluido, chiamato sangue, non esce**. Il sangue scorre così con una pressione elevata e può essere indirizzato efficacemente alle regioni del corpo che ne hanno maggior bisogno. Questo tipo di apparato circolatorio è caratteristico dei molluschi cefalopodi, degli anellidi e dei vertebrati.

Pigmenti respiratori

Apparato circolatorio aperto

Apparato circolatorio chiuso

19.2 L'apparato circolatorio dei vertebrati

Nei vertebrati l'apparato circolatorio presenta una complessità crescente dai pesci ai mammiferi e le modificazioni che esso ha subito nel corso dell'evoluzione sono correlate

La circolazione
semplice dei pesci

allo sviluppo di un apparato respiratorio sempre più efficiente (v. par. 19.6).

Nei pesci il cuore è costituito da due camere: un atrio, nel quale si raccoglie il sangue povero di ossigeno proveniente dalle varie regioni del corpo, e un **ventricolo**, che contiene il sangue proveniente dall'atrio. La circolazione dei pesci viene definita semplice perché **il sangue compie un intero ciclo passando una sola volta per il cuore**. Dal ventricolo il sangue viene spinto per uscire dal cuore e, incanalandosi in vasi dal diametro sempre minore, raggiunge le branchie, dove viene a contatto con l'ossigeno disciolto nell'acqua circostante. Il sangue così ossigenato giunge ai tessuti trasportato da vasi di diametro via via più ampio (arterie). Dopo aver ceduto alle cellule l'ossigeno e altre sostanze, e aver prelevato il diossido di carbonio e i prodotti di rifiuto, il sangue torna verso l'atrio per mezzo di vasi chiamati vene. Passa poi nel ventricolo e viene nuovamente pompato dal cuore verso le branchie, dove si libera del diossido di carbonio e assorbe l'ossigeno. A questo punto il ciclo ricomincia.

La circolazione
doppia dei vertebrati

I vertebrati terrestri possiedono una circolazione doppia (polmonare e sistemica), **nella quale il sangue**, nel corso di un ciclo completo, **passa due volte per il cuore**.

Nella **circolazione polmonare** (o **piccola circolazione**), il sangue povero di ossigeno viene pompato dal cuore ai polmoni (dove si carica di ossigeno) per poi tornare nuovamente al cuore. Nella **circolazione sistemica** (o **grande circolazione**) il sangue ossigenato viene pompato dal cuore in tutto il corpo.

Anfibi e rettili

Negli **anfibi** e nella **maggior parte dei rettili** il cuore **ha due atri**: quello sinistro riceve il sangue ossigenato dai polmoni e lo invia al corpo; a quello destro arriva sangue povero di ossigeno proveniente dalle restanti parti del corpo. I due tipi di sangue finiscono nell'**unico ventricolo**, dove si rimescolano parzialmente, riducendo la quantità di ossigeno destinata ai tessuti.

In alcuni rettili (coccodrilli) esiste un breve setto che divide parzialmente il ventricolo in due metà.

Uccelli e mammiferi

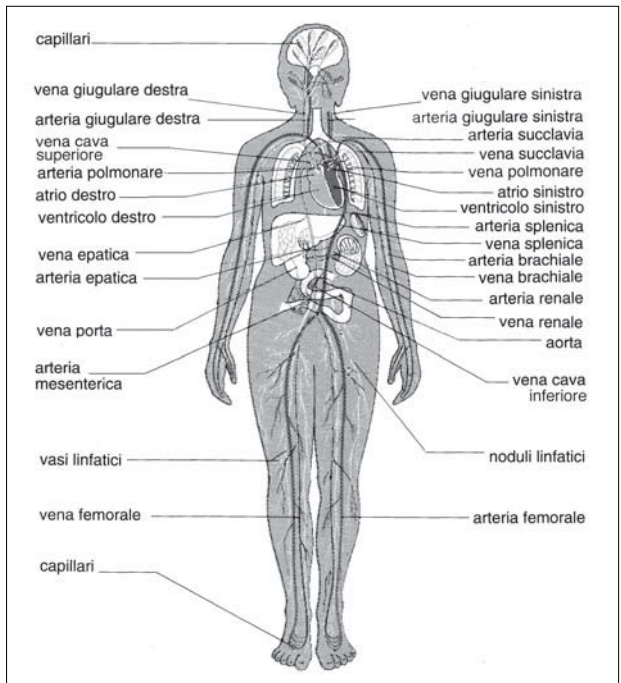
Negli **uccelli** e nei **mammiferi** il setto è completo: **il cuore è costituito da 4 cavità** e la separazione tra sangue ossigenato e non ossigenato è completa.

19.3 L'apparato circolatorio nell'uomo

L'apparato circolatorio dell'uomo (comune a tutti i mammiferi) è composto dai vasi sanguigni e dal cuore (v. fig. 19.1).

Figura 19.1

L'apparato circolatorio dell'uomo: sono indicate le principali arterie e vene.



■ I vasi sanguigni

Esistono tre tipi di vasi sanguigni (arterie, vene e capillari) che si differenziano per la struttura della parete e il diametro. Le arterie partono dal cuore e trasportano il sangue alle diverse parti del corpo. La parete di questi vasi è costituita da fibre elastiche e muscolari, che la rendono resistente (per contrastare la pressione del sangue) ed elastica (per dilatarsi a ogni passaggio del sangue e facilitarne il flusso). Le arterie si ramificano in vasi di diametro inferiore, le arteriole. Due sono le grandi arterie che partono dal cuore: l'aorta e l'arteria polmonare.

Le vene portano il sangue dalle varie regioni del corpo al cuore, seguendo spesso il decorso delle arterie. Hanno pareti più sottili e un lume più ampio rispetto alle arterie. Presentano sulla superficie interna delle valvole a nido di rondine che impediscono il reflusso del sangue.

I capillari hanno un diametro molto ridotto e formano una rete che avvolge i tessuti. Inoltre mettono in comunicazione

Arterie

Vene

Capillari

ne le arterie con le vene: il sangue passa dalle arterie alle arteriole ai capillari alle vene. Nei capillari la parete è formata da un solo strato di cellule. Ciò facilita la diffusione dei gas e delle sostanze tra i capillari e le cellule circostanti (v. oltre).

■ Il cuore

Il cuore è un organo cavo di tessuto muscolare (detto miocardio) che con le sue contrazioni costituisce la pompa dell'apparato circolatorio. Avvolto da una membrana chiamata pericardio, è situato nello spazio compreso tra i due polmoni (mediastino), sopra il diaframma e dietro lo sterno, ed è suddiviso in quattro cavità: due superiori, dette **atri** (destro e sinistro), e due inferiori, i **ventricoli** (destro e sinistro). I due atrî comunicano tra loro solo durante la vita embrionale, per la presenza fra di essi di un foro che alla nascita si chiude. Al contrario, i due ventricoli non comunicano mai tra loro. Comunicano invece gli atrî con i sottostanti ventricoli mediante due fori chiusi da valvole: l'atrio sinistro con il corrispondente ventricolo attraverso la **valvola bicuspide**, o **mitrale**, atrio e ventricolo destro attraverso la **valvola tricuspide**. Queste valvole, aprendosi dall'alto in basso, fanno passare il sangue solo dagli atrî ai ventricoli e non viceversa (v. fig. 19.2).

Atri e ventricoli

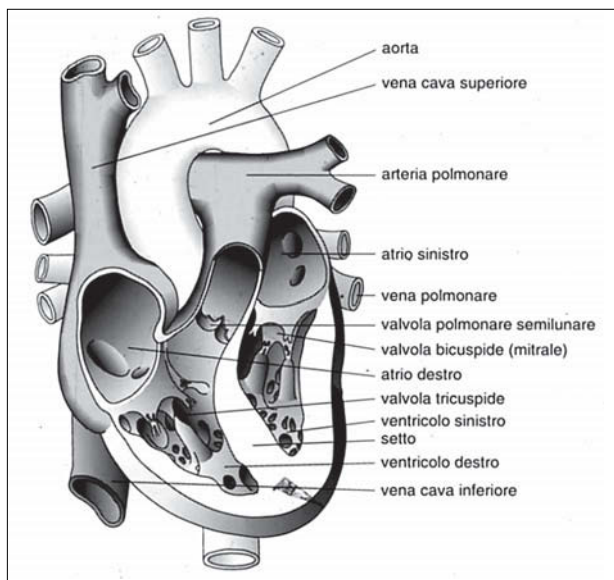
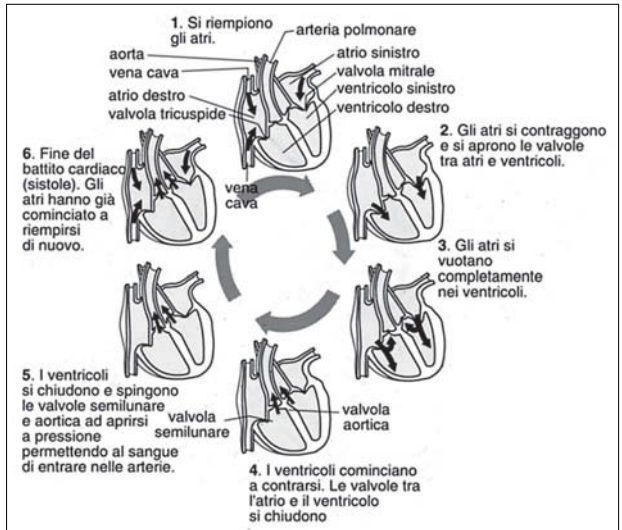


Figura 19.2
Sezione del cuore umano.

Figura 19.3*Le fasi del ciclo cardiaco.*

Due **valvole semilunari** sono poste all'uscita dei ventricoli e impediscono al sangue di tornare al cuore quando questo è rilassato.

Nell'atrio destro sboccano le 2 vene cave (superiore e inferiore), mentre dal ventricolo destro parte l'arteria polmonare. Nell'atrio sinistro sboccano le 4 vene polmonari, mentre dal ventricolo sinistro parte l'aorta.

Il muscolo cardiaco è molto robusto ed è formato in larga parte dal cosiddetto tessuto specifico, che ha la funzione di generare automaticamente impulsi ritmici e di condurre tali impulsi. La circolazione del sangue è dovuta alla contrazione (**sistole**) e alla dilatazione (**diastole**) del cuore. La contrazione degli atri e dei ventricoli non è simultanea: mentre si ha la sistole degli atri, i ventricoli sono in diastole e viceversa (v. fig. 19.3). Alla ritmica successione dei movimenti del cuore si dà il nome di **ciclo cardiaco**, che si manifesta con il tipico battito, dovuto all'alternare contrarsi dei ventricoli. Con la sistole dell'atrio sinistro, il sangue ricco di ossigeno (o arterioso) in esso contenuto – proveniente dai polmoni e veicolato dalle vene polmonari – passa nel sottostante ventricolo. Questo, contraendosi a sua volta, spinge il sangue nell'aorta, la grande arteria che invia rami alle diverse parti del corpo. Giunto ai capillari, il sangue cede ai tessuti le sostanze nutritive e l'ossigeno, assume il diossido

Il ciclo cardiaco

di carbonio, divenendo da arterioso venoso, entra nelle vene e ritorna all'atrio destro del cuore per mezzo delle due vene cave. Con la sistole dell'atrio destro, il sangue passa nel sottostante ventricolo e, quando questo entra in sistole, nell'arteria polmonare, la quale lo veicola ai polmoni dove viene ceduto diossido di carbonio e assunto ossigeno. Il sangue diventa così da venoso arterioso e, attraverso le quattro vene polmonari, ritorna all'atrio sinistro.

Regolazione
dell'attività cardiaca

La **frequenza cardiaca** (di norma 60-80 battiti al minuto) è la principale responsabile delle variazioni della gittata (volume di sangue pompato al minuto) ed è regolata dagli impulsi ritmici generati dal miocardio e dal controllo nervoso extracardiaco. Quest'ultimo è inibitore tramite le fibre del nervo vago e il mediatore acetilcolina; acceleratore tramite le vie del sistema nervoso simpatico (v. cap. 21).

19.4 Il sangue

Il sangue è un tessuto altamente specializzato, formato da una parte liquida (**plasma**) e da una parte corpuscolata (**cellule del sangue**) sospesa nel plasma, la quale rappresenta circa il 44% del volume complessivo.

Il plasma

Il **plasma** è un liquido giallo chiaro, costituito per il 90% da acqua, in cui sono disciolte sostanze diverse quali: fibrinogeno, che interviene nella coagulazione del sangue; sostanze nutritive (glucosio, amminoacidi e grassi) assorbite nell'intestino; materiali di rifiuto delle cellule (urea e acido urico); ormoni, anticorpi, enzimi, ioni (potassio, sodio, calcio, ferro).

■ Le cellule del sangue

Formazione,
o emopoiesi

Le cellule del sangue si formano e maturano nel corso di un processo chiamato **emopoiesi**. L'emopoiesi si svolge nel midollo osseo, presente nella diafisi delle ossa lunghe e nei pori del tessuto osseo spugnoso (v. par. 18.2) e nel tessuto linfoide (v. par. 19.5).

Le cellule del sangue sono i globuli rossi, i globuli bianchi e le piastrine.

Globuli rossi

I **globuli rossi** hanno la forma di un disco biconcavo, sono privi di nucleo e contengono numerose molecole del pigmento emoglobina. Hanno vita breve (tra 2 e 4 mesi) e sono di piccole dimensioni (circa $7\ \mu\text{m}$ di diametro). **La funzione fondamentale dei globuli rossi consiste nel trasportare l'ossigeno.** Nell'uomo adulto se ne contano circa 5 milioni per ml di sangue.

Globuli bianchi

I **globuli bianchi** comprendono cellule di diverso tipo, chia-

mate granulociti (neutrofili, eosinofili o basofili), monociti e linfociti, che si distinguono in base all'affinità per i coloranti, le dimensioni e la forma del nucleo. **I globuli bianchi intervengono nei meccanismi di difesa immunitaria** (v. cap. 23) e sono presenti nell'uomo adulto in numero di circa 6500-7000 per ml di sangue.

Le **piastrine** sono frammenti delle cellule originarie da cui derivano i globuli rossi e i globuli bianchi. Sono molto piccole (circa $3\ \mu\text{m}$ di diametro), prive di nucleo e vivono solo 10-12 giorni. **Le piastrine svolgono un ruolo essenziale nel processo di coagulazione del sangue.** Quando un vaso sanguigno è lesionato, le piastrine rilasciano nel plasma una sostanza che attiva la proteina protrombina, trasformandola nell'enzima trombina. La trombina catalizza la trasformazione del fibrinogeno in fibrina, le cui molecole filamentose si intrecciano formando un reticolo che imbriglia le cellule del sangue. Questo reticolo, chiamato coagulo, ostruisce il vaso danneggiato, bloccando la fuoriuscita di altro sangue.

Piastrine

Coagulazione
del sangue

■ Il trasporto dei gas

L'**ossigeno** (O_2) diffonde dalle superfici respiratorie polmonari alla membrana dei globuli rossi e **si lega all'emoglobina formando ossiemoglobina**. Il legame è reversibile e debole: ciò consente all'ossigeno di staccarsi dall'emoglobina una volta raggiunti i tessuti e di diffondere dai globuli rossi alle cellule.

L'ossigeno

Allo stesso tempo, si compie un trasferimento di **diossido di carbonio** (CO_2) dalle cellule al sangue. Una piccola parte di questo gas viene trasportata dal plasma; un'altra parte si combina con l'emoglobina. La maggior parte però si combina con l'acqua, formando lo ione bicarbonato (HCO_3^-), che viene trasportato in soluzione dal plasma (per la descrizione dello scambio dei gas a livello delle superfici respiratorie v. par. 19.7).

Il diossido
di carbonio

19.5 Il sistema linfatico

Completa il quadro del sistema circolatorio per il trasporto di sostanze nell'organismo il **sistema linfatico**, formato da una speciale rete di capillari e da vasi di calibro maggiore, lungo il cui percorso sono intercalati numerosi **linfonodi**, corpuscoli biancastri ovali di varie dimensioni. **La funzione del sistema linfatico è quella di produrre e trasportare la linfa**; a loro volta i linfonodi producono continuamente linfociti, i globuli bianchi che hanno il compito di depurare la linfa. Anche la milza può essere considerata una sorta di

grosso ganglio linfatico dotato di varie funzioni: distruzione dei globuli rossi vecchi; produzione di linfociti; distruzione di germi patogeni.

Il sistema linfatico non possiede una pompa paragonabile al cuore. La linfa è in movimento grazie alle contrazioni dei muscoli scheletrici circostanti e della muscolatura propria della parete dei vasi linfatici di maggior diametro.

■ La linfa

La linfa è un fluido costituito da una parte liquida (con una composizione simile a quella del plasma sanguigno e contenente materiale proveniente dal metabolismo cellulare) e da una parte corpuscolata, rappresentata dai linfociti prodotti dai linfonodi e dalla milza.

Formazione

La linfa si forma nel seguente modo: la pressione del sangue all'interno dei capillari è sufficientemente elevata da far sì che parte dell'acqua e delle molecole più piccole disciolte nel plasma (sostanze nutritive, ioni e ossigeno) attraversino la sottile parete dei capillari e penetrino negli spazi interstiziali dei tessuti. I prodotti di rifiuto del metabolismo cellulare passano invece dalle cellule agli interstizi. Parte della linfa torna ai capillari a livello della loro estremità venosa; la restante viene invece drenata mediante capillari linfatici a fondo cieco, presenti sulla superficie di quasi tutti gli organi. I capillari confluiscono nei vasi linfatici.

Attraverso vasi di diametro crescente, la linfa sbocca infine in 3 collettori principali che la riversano nelle vene del sistema circolatorio: il dotto tronco giugulare (per la linfa drenata dalla testa e dal collo), il dotto tronco succlavio (dall'arto superiore, dalla spalla e dalla base del collo) e il dotto toracico (dal resto del corpo).

19.6 L'apparato respiratorio

Gli scambi gassosi

Per compiere la respirazione cellulare (v. par. 4.4), gli organismi necessitano di un continuo rifornimento di ossigeno, che prelevano dall'ambiente circostante (aria o acqua), e di una continua espulsione di diossido di carbonio, che è un prodotto di scarto della respirazione cellulare. L'ossigeno e il diossido di carbonio attraversano la membrana plasmatica per semplice diffusione.

Scambi gassosi senza strutture specializzate

In alcuni animali di piccole dimensioni (spugne, cnidari, plattelminti) gli scambi gassosi avvengono per diffusione tra le cellule della superficie del corpo e l'ambiente.

Analogamente a quanto è già stato detto per il trasporto dei materiali (v. par. 19.1), la diffusione è poco efficiente negli

animali di grandi dimensioni e con un ambiente interno complesso: in questo caso, infatti, non tutte le cellule sono a contatto con l'ambiente esterno.

Gli animali di taglia maggiore hanno perciò sviluppato strutture specializzate per assicurare a tutti i tessuti un rifornimento continuo e adeguato di ossigeno. Queste strutture costituiscono l'apparato respiratorio.

■ Gli apparati respiratori

Gli apparati respiratori degli animali sono molto differenti e riflettono lo stretto rapporto con la struttura del sistema circolatorio e con l'ambiente in cui essi vivono. Tuttavia possiedono alcune caratteristiche comuni:

- superfici ampie, per consentire un adeguato scambio di gas per diffusione, e umide, perché i gas si sciolgono nei liquidi per diffondere;
- un gradiente di concentrazione (cioè opportune differenze di concentrazione tra l'interno e l'esterno della cellula) che consenta all'ossigeno di entrare nelle cellule e al diossido di carbonio di fuoriuscirne.

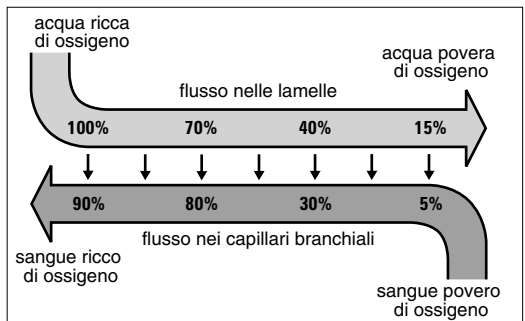
Negli animali acquatici l'apparato respiratorio è rappresentato dalle branchie, in quelli terrestri dalle trachee e dai polmoni.

Le **branchie** sono formate da una serie di estroflessioni riccamente vascolarizzate, sulle quali scorre continuamente l'acqua. In alcuni animali (per esempio, nei girini) le branchie sono esterne al corpo e perciò sono facilmente danneggiabili. Nei pesci, invece, le branchie sono contenute in una cavità chiusa da una membrana (opercolo). Un efficiente meccanismo di pompaggio consente un flusso continuo di acqua dalla cavità boccale alle branchie e da queste all'opercolo, da cui fuoriesce.

Le branchie

Figura 19.4

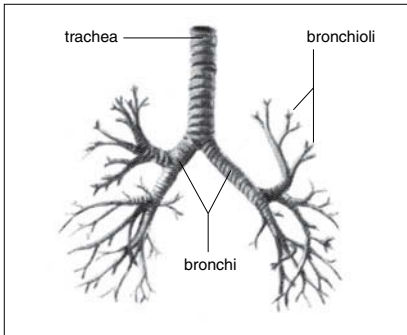
Meccanismo del flusso in controcorrente dell'acqua nelle lamelle e del sangue nei capillari branchiali. Le percentuali indicano le concentrazioni di ossigeno rispetto al valore massimo dato dalla sua solubilità. La concentrazione dell'ossigeno nell'acqua è sempre superiore a quella dell'ossigeno nel sangue nella porzione corrispondente del capillare. Quest'ultimo si arricchisce gradualmente di ossigeno mentre l'acqua si impoverisce gradualmente di questo gas.



	<p>Ogni branchia è costituita da un sostegno osseo (arco branchiale) da cui si dipartono numerose lamelle branchiali. Ciascuna lamella è percorsa da due capillari: uno è la ramificazione dell'arteria branchiale afferente, che porta il sangue poco ossigenato, mentre l'altro deriva dall'arteria branchiale efferente, che allontana il sangue ossigenato dalla branchia.</p> <p>Lo scambio dei gas avviene attraverso un meccanismo chiamato flusso in controcorrente: nei capillari branchiali, infatti, il sangue scorre in direzione opposta rispetto all'acqua fra le lamelle (v. fig. 19.4). L'acqua che scorre tra le lamelle cede gradualmente il proprio ossigeno per diffusione al sangue che scorre nei capillari, poiché mantiene costantemente una maggiore concentrazione di ossigeno (gradiente di concentrazione). Il risultato è che il sangue, all'inizio povero di ossigeno, si arricchisce gradualmente di questo gas, mentre l'acqua se ne impoverisce gradualmente.</p>
Flusso in controcorrente	
Le trachee	<p>Le trachee consistono in un sistema di canali ramificati che penetrano in profondità nei tessuti e convogliano l'aria direttamente alle cellule. Questo tipo di apparato respiratorio si trova negli insetti. L'aria entra ed esce dal corpo dell'animale attraverso una serie di fori, chiamati spiracoli o stigmi, disposti su entrambi i lati dell'addome.</p>
I polmoni	<p>I polmoni sono dei sacchi che contengono le superfici respiratorie dove avviene lo scambio gassoso. Derivano probabilmente dalla trasformazione della vescica natatoria di alcuni pesci.</p>
Negli anfibì	<p>I polmoni degli anfibì hanno la superficie respiratoria scarsamente estesa. Ciò li rende poco efficaci e induce questi animali a ricorrere a scambi attraverso la cute per integrare l'introduzione di ossigeno. Nei rettili la membrana interna dei polmoni è parzialmente ripiegata in sottili foglietti. Questa soluzione per aumentare la superficie di scambio trova la massima espressione negli uccelli e nei mammiferi.</p>
Negli uccelli	<p>Gli uccelli, inoltre, possiedono delle estroflessioni, chiamate sacche aeree, per soddisfare le ingenti richieste energetiche del volo. Durante l'introduzione di aria nel corpo, le sacche aeree si gonfiano per immagazzinare aria fresca; si sgonfiano invece durante l'espirazione, passando l'aria ai polmoni. In questo modo l'uccello ha un rifornimento continuo di ossigeno.</p>

19.7 L'apparato respiratorio nell'uomo

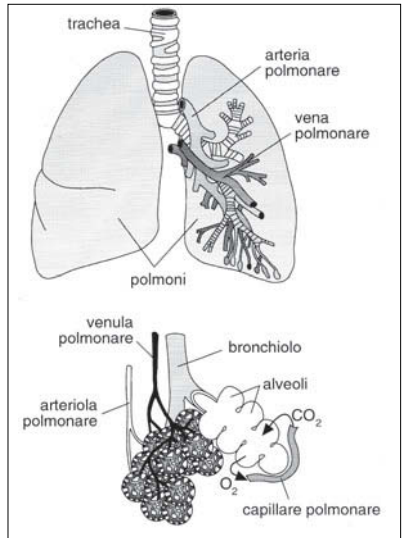
Nell'uomo l'apparato respiratorio è costituito da due parti, le vie aeree e i polmoni, adibiti rispettivamente alla conduzione e allo scambio dei gas.

**Figura 19.5**

La trachea e le ramificazioni dell'albero bronchiale.

Figura 19.6

La struttura dei polmoni e lo scambio dei gas a livello degli alveoli.



L'ingresso e l'uscita dell'aria dall'apparato respiratorio prende il nome complessivo di **ventilazione** ed è divisa in due atti respiratori, l'**inspirazione** e l'**espirazione**; nel primo si introduce aria, nel secondo la si espelle.

■ Le vie aeree

Le vie aeree sono formate da un insieme di condotti che trasportano l'aria ai polmoni.

L'aria viene introdotta attraverso le **cavità nasali** e la **bocca**; entra quindi nella **faringe** (canale comune all'apparato respiratorio e a quello digerente) e da qui nella **laringe**. Al di sotto della laringe si apre la **trachea**, che all'altezza della quarta o quinta vertebra cervicale si biforca dando origine ai **bronchi**.

Internamente i bronchi sono **tappezzati da mucosa rivestita da un epitelio cigliato** ricco di cellule specializzate che secernono muco. I bronchi subiscono una serie di ramificazione dando origine all'**albero bronchiale**: le diramazioni di lume minore prendono il nome di **bronchioli** (v. fig. 19.5). Il movimento ritmico delle ciglia favorisce il flusso del muco, spingendo le particelle di polvere intrappolate ed eventuali microrganismi dannosi verso la gola, in modo che possano essere deglutiti e distrutti dall'ambiente acido dello stomaco o, in alternativa, espulsi con la tosse.

I bronchi

■ I polmoni

I polmoni sono contenuti nella gabbia toracica e poggiano sul diaframma. Sono **rivestiti da una membrana sierosa (pleura)** costituita da due foglietti, separati dal **liquido pleurico**, che ne facilita lo scorrimento durante l'atto respiratorio.

Gli alveoli

I polmoni hanno una consistenza spugnosa riconducibile alla loro struttura: sono infatti **formati da milioni di piccole sacche piene d'aria disposte a grappolo dette alveoli**. Ogni alveolo è situato all'estremità di un bronchiolo. **Gli alveoli costituiscono la sede effettiva degli scambi gassosi**: grazie a essi (presenti in un numero variabile da 1,5 a 2,5 milioni in ogni polmone) in un adulto di corporatura media la superficie polmonare coinvolta nello scambio di gas respiratori ha un'estensione pari a circa 90 m². Nella sottile parete alveolare, costituita da un unico strato di cellule epiteliali, scorre una rete di capillari che origina dalle ultime diramazioni delle arterie polmonari (v. fig. 19.6).

Lo scambio dei gas

Il sangue contenuto in un capillare è separato dall'aria presente negli alveoli esclusivamente dalla parete del capillare e dalle cellule epiteliali disposte in un solo strato: una barriera sottilissima che favorisce lo scambio di ossigeno e diossido di carbonio.

L'ossigeno diffonde dall'aria presente negli alveoli, che ne è satura, **al sangue circolante nei capillari**, povero di questo gas. Entra nei globuli rossi, si lega all'emoglobina ed esce dal polmone attraverso le 2 vene polmonari, che portano sangue ossigenato all'atrio sinistro del cuore. **Il diossido di carbonio, portato dai capillari che irrorano gli alveoli, compie il percorso inverso**, diffondendo negli alveoli per poi essere espulso alla successiva espirazione.

■ Il controllo della respirazione

Il centro del respiro

La respirazione è controllata principalmente da cellule nervose che costituiscono il **centro del respiro, situato nel midollo allungato**, una delle tre parti che formano il tronco encefalico (v. par. 21.4 a p. 236). Il centro del respiro è costituito da due centri nervosi separati, che controllano l'inspirazione e l'espirazione.

Le cellule nervose del centro inspiratorio inviano segnali elettrici che modificano la frequenza respiratoria a seconda delle necessità. Questi stimolano i due nervi che innervano il diaframma e quelli che controllano i muscoli posti tra una costa e l'altra (intercostali).

Durante una respirazione tranquilla, le cellule nervose del centro espiratorio rimangono inattive: l'espirazione è un

processo automatico, che si verifica quando i muscoli della gabbia toracica e il diaframma si rilassano.

Specifiche strutture dette recettori chimici, situate in prossimità del midollo allungato, vengono attivate da determinati stimoli chimici. Per esempio, in risposta a un aumento della **concentrazione di diossido di carbonio nel sangue**, inviano impulsi nervosi al centro inspiratorio, determinando l'accelerazione della frequenza respiratoria. Il diossido di carbonio in eccesso viene così eliminato con l'espiazione. La risposta è analoga quando la **concentrazione di ossigeno** nel sangue scende al di sotto del livello considerato critico.

Altri fattori che inducono un aumento della frequenza respiratoria sono il **rialzo della temperatura** corporea, conseguente per esempio a uno sforzo fisico, le **emozioni intense** e gli stimoli inviati dai recettori presenti nei muscoli e nelle articolazioni nel corso di attività sportive.

Gli stimoli chimico-fisici del centro del respiro

GLOSSARIO

Apparato circolatorio

Sistema di trasporto specializzato composto da un mezzo (sangue), dei vasi conduttori, una pompa e alcune valvole.

Apparato respiratorio

Apparato specializzato per gli scambi gassosi tra sangue e tessuti. Negli animali acquatici è rappresentato dalle branchie; in quelli terrestri dalle trachee e dai polmoni.

Arterie

Vasi sanguigni che trasportano il sangue dal cuore verso la periferia; contraendosi, la loro parete, muscolare ed elastica, contribuisce a mantenere il sangue sotto pressione.

Branchie

Apparato respiratorio degli animali acquatici. Nei pesci le branchie sono ricoperte dall'opercolo e sono formate da numerose lamelle vascolarizzate sulle quali vi è un continuo flusso d'acqua.

Ciclo cardiaco

Sequenza di contrazione (sistole) e rilassamento (diastole) degli atri e dei ventricoli.

Circolazione polmonare

Uno dei circuiti della circolazione doppia, in cui il sangue si carica di ossigeno passando dal cuore ai polmoni per poi tornare nuovamente al cuore.

Circolazione sistemica

Uno dei circuiti della circolazione doppia, in cui il sangue ricco di ossigeno viene pompato dal cuore a tutti i tessuti e torna povero di ossigeno al cuore.

Cuore

Organo cavo costituito da tessuto muscolare (miocardio) in grado di contrarsi autonomamente, adibito a spingere il sangue lungo i vasi. È formato dagli atri (uno nei pesci, due negli altri vertebrati) e dai ventricoli (uno nei pesci, negli anfibi e nella maggior parte dei rettili; due nei coccodrilli, negli uccelli e nei mammiferi).

Emolinfa

Tessuto fluido analogo al sangue, tipico degli animali con sistema circolatorio aperto.

Pigmenti respiratori

Proteine presenti nel sangue, capaci di legarsi con l'ossigeno; comprendono le emoglobine e le emocianine.

Plasma

Parte liquida del sangue, composta principalmente da acqua, in cui sono disciolti nutrienti, prodotti di rifiuto, fibrinogeno, enzimi, ormoni, anticorpi, ioni.

Polmoni

Organi nei quali si attuano gli scambi gasso-

segue

si tra aria e sangue. Nell'uomo sono formati da milioni di alveoli riuniti a grappolo.

Sangue

Tessuto connettivo fluido che circola in un sistema di vasi; trasporta diverse sostanze tra cui ossigeno, diossido di carbonio, nutrienti e scarti della cellula. È formato dal plasma e da cellule (globuli rossi, globuli bianchi e piastrine).

Trachee

Apparato respiratorio degli insetti, costituito da una serie di canali che comunicano con l'esterno per mezzo degli spiracoli.

Vene

Vasi sanguigni che trasportano il sangue dalla periferia al cuore. Sulla parete interna possiedono delle valvole a nido di rondine che impediscono il reflusso del sangue.

TEST DI VERIFICA

- | | | | |
|----------|--|----------|--|
| 1 | I pigmenti respiratori servono per:
a mantenere il sangue sotto pressione;
b far scorrere il sangue in una direzione;
c aumentare la capacità del sangue di legarsi all'ossigeno. | 5 | Quale percorso segue il sangue lungo la circolazione polmonare? |
| 2 | L'apparato circolatorio aperto è tipico:
a dei vertebrati;
b degli animali di piccole dimensioni;
c dei pesci. | 6 | Come si chiamano le valvole poste fra gli atri e i ventricoli? |
| 3 | Le arterie sono vasi che portano il sangue:
a ossigenato;
b dal cuore ai tessuti;
c dai tessuti al cuore. | 7 | Quali molecole intervengono nella coagulazione del sangue e qual è il loro ruolo? |
| 4 | Le vie aeree che l'aria attraversa sono, in ordine:
a laringe, trachea, bronchi, bronchioli;
b trachea, laringe, bronchioli, bronchi;
c spiracoli, trachea, bronchi, bronchioli. | 8 | Come si chiamano le unità funzionali del polmone? |

R

1 c; 2 b; 3 b; 4 a; 5 v. par. 19.2; 6 v. par. 19.3;
7 v. par. 19.4; 8 v. par. 19.7.

20 Digestione ed escrezione

*Gli organismi hanno bisogno di un costante afflusso di “materie prime”, gli alimenti, ma questi in genere, sono costituiti da molecole troppo grandi e complesse per poter essere direttamente assimilate. Il compito di demolire il cibo in sostanze chimicamente più semplici fino a rendere possibile il loro assorbimento spetta agli organi che costituiscono l'**apparto digerente**. Le pareti dell'apparato digerente sono relativamente poco selettive e consentono il passaggio di varie sostanze, che si riversano nel liquido extracellulare. L'**apparato escretore** mantiene costante l'ambiente interno, eliminando sostanze in circolo e regolando l'equilibrio idrosalino.*

20.1 La digestione e l'apparato digerente

La **digestione** consiste in una serie di **processi che permettono l'introduzione degli alimenti, la loro scissione in componenti facilmente assimilabili e l'escrezione delle parti non più utilizzabili**.

Tra le varie soluzioni adottate dagli animali, la più semplice è la **digestione intracellulare**, che avviene all'interno delle cellule e **non richiede strutture specializzate**. È tipica delle spugne, che perciò sono prive dell'apparato digerente. Il cibo viene inglobato nelle cellule e racchiuso in una vescicola, che successivamente si fonde con i lisosomi (organuli contenenti enzimi digestivi); le particelle di cibo vengono demolite in molecole che il citoplasma assorbe. Infine, la cellula elimina i residui non digeriti.

La digestione intracellulare

La maggior parte degli animali compie invece una digestione extracellulare.

■ La digestione extracellulare

La **digestione extracellulare** si compie all'esterno delle cellule, **in una cavità o un canale specializzati** dove agiscono gli enzimi.

Le fasi in cui si compie la digestione sono quattro:

Le fasi della digestione

1. l'ingestione attraverso un'apertura del corpo (bocca);
2. la demolizione meccanica e chimica, quest'ultima svolta da enzimi digestivi;
3. l'assorbimento dei nutrienti;
4. l'eliminazione delle sostanze non digerite.

Le strutture specializzate per compiere la digestione costituiscono l'**apparato digerente**.

L'apparato digerente a cavità gastrovascolare

L'apparato digerente più semplice si trova nei celenterati; è costituito da una cavità interna, detta **cavità gastrovascolare**, dotata di un'unica apertura, attraverso la quale entra il cibo ed escono i prodotti di rifiuto. Una soluzione di questo tipo richiede che il cibo ingerito sia digerito prima che la cavità gastrovascolare possa riceverne altro ed è quindi poco adatta agli animali con elevate richieste energetiche. Per questo motivo la maggior parte degli animali ha sviluppato evolutivamente un canale digerente, con due aperture alle estremità, una per ingerire il cibo, l'altra per espellere i prodotti di rifiuto.

■ L'apparato digerente

La struttura di base di qualsiasi apparato digerente è un canale che si estende da un'estremità all'altra dell'animale ed è dotato di due aperture, la bocca e l'ano. Il cibo è costretto a percorrere un determinato tragitto lungo il canale, le cui parti si specializzano per svolgere compiti precisi.

Nei nematodi

Nei nematodi, per esempio, è presente una faringe muscolosa che tritura meccanicamente le particelle di cibo; queste passano poi a un altro tratto del canale, dotato di cellule che producono enzimi digestivi. Cellule analoghe si trovano anche nell'intestino, dove termina la demolizione chimica e avviene l'assorbimento. Infine, le sostanze non digerite sono eliminate attraverso l'ano.

Nei lombrichi

Il canale digerente dei lombrichi è maggiormente specializzato: dopo la faringe presenta un ingluvie, dove il cibo si accumula, e il ventriglio. Quest'ultimo contiene delle concrezioni minerali che frantumano il cibo in particelle più piccole.

Nei ragni

Nei ragni, la digestione avviene in modo singolare: essi ri-

LA DIGESTIONE DELLA CELLULOSA

La cellulosa, che costituisce gran parte di una cellula vegetale, viene digerita dall'enzima cellulasi. I mammiferi erbivori (ruminanti, cavalli, conigli ecc.), che non sono in grado di produrre questo enzima, hanno risolto il problema ospitando nello stomaco o nell'intestino dei batteri che digeriscono la cellulosa.

Nei **ruminanti**, lo stomaco è diviso in quattro parti: rumine, reticolo, omaso e abomaso. I vegetali grossolanamente masticati scendono nel rumine, dove i batteri simbionti demoliscono la cellulosa negli

zuccheri semplici di cui è composta. Successivamente, l'impasto vegetale viene rigurgitato in bocca, rimasticato e nuovamente inghiottito. Questa volta, però, il cibo passa nelle altre tre camere, dove viene ulteriormente demolito, e da qui nell'intestino.

Nei **mammiferi non ruminanti** i batteri che digeriscono la cellulosa sono contenuti in alcuni tratti dell'intestino. Ciò non consente il rigurgito del cibo e la sua rimasticazione, rendendo questo apparato digerente meno efficiente di quello dei ruminanti.

versano gli enzimi digestivi sulla preda e assorbono le sostanze nutritive digerite esternamente.

Alcuni animali erbivori, infine, hanno sviluppato un rapporto di simbiosi con alcuni batteri per poter digerire la cellulosa (v. riquadro a p. 222).

20.2 La digestione nell'uomo

L'apparato digerente dell'uomo (v. fig. 20.1) è composto, oltre che dal canale alimentare, da alcuni **organi annessi** (ghiandole salivari, fegato, cistifellea e pancreas), che producono diverse sostanze che contribuiscono alla digestione. Il canale alimentare poi non ha diametro uniforme e in alcuni tratti si ripiega numerose volte su se stesso al fine di aumentare la superficie utile per la digestione e l'assorbimento.

Il percorso del cibo è il seguente: dalla bocca passa nella faringe e da qui nell'esofago; si accumula poi nello stomaco e infine si riversa nell'intestino.

La digestione inizia nella **bocca** grazie all'azione di sminuzzamento meccanico dei denti (v. riquadro alla pagina seguente) e a quella biochimica della saliva, secreta da tre coppie di ghiandole salivari che sboccano nel cavo orale. La saliva contiene l'enzima **amilasi**, che inizia la demolizione dell'amido (un polisaccaride) in maltosio (uno zucchero disaccaride).

Mentre viene triturato, il cibo è anche fluidificato dalla componente acquosa della saliva, fino a diventare un impasto a cui si dà il nome di bolo. Il **bolo** viene deglutito attraverso la faringe per mezzo di atti coordinati e riflessi della lingua.

La bocca

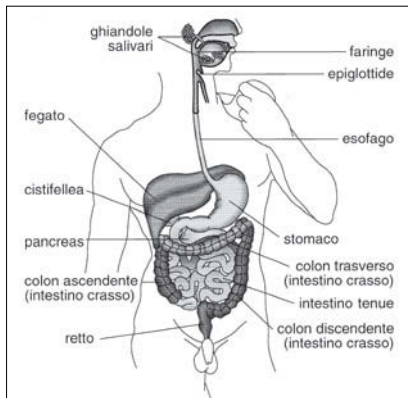


Figura 20.1

L'apparato digerente dell'uomo. Sono indicati i diversi tratti del canale alimentare, specializzati per funzioni specifiche, le ghiandole salivari, il fegato e il pancreas.

I DENTI

I denti dell'uomo e di tutti i mammiferi sono formati da due parti: la corona e la radice (v. fig. A).

La **corona** sporge nella cavità orale e ha forme diverse a seconda della funzione; è principalmente costituita da avorio (o dentina, per la composizione simile a quella dell'osso) ed è rivestita da smalto, una sostanza minerale molto dura. All'interno della corona si trova la polpa dentaria, attraversata da una rete di capillari sanguigni e terminazioni nervose.

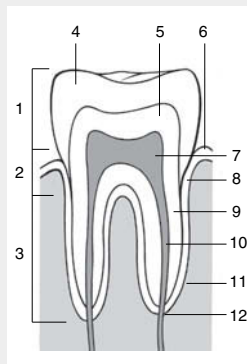
La **radice**, che può essere unica o multipla, è rivestita di cemento ed è saldamente impiantata nell'alveolo della mascella o della mandibola tramite il periodonto, un tessuto connettivo riccamente vascolariz-

zato e innervato. La radice termina con il foro apicale, attraverso il quale entrano i vasi e i nervi destinati alla polpa.

Tra la corona e la radice si trova il colletto, che corrisponde alla regione della gengiva.

I denti si distinguono in incisivi, canini, premolari e molari a seconda della forma della corona e della sua funzione (taglio, smiuzzamento e triturazione del cibo).

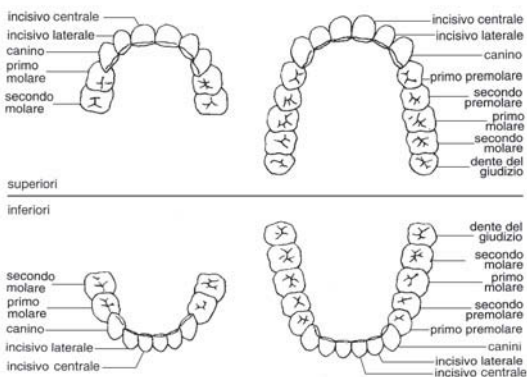
L'uomo ha una dentatura difiodonte (ha cioè due tipi di dentatura), distinta in **dentatura decidua** (composta da 20 denti che cadono nell'infanzia) e **dentatura definitiva**, formata da 32 denti, 16 per ciascuna arcata: 4 incisivi, 2 canini, 4 premolari e 6 molari (v. fig. B).



A

Figura A

Sezione di un molare:
1. corona; 2. colletto;
3. radice; 4. smalto;
5. dentina; 6. epitelo



B

gengivale; 7. polpa dentaria;
8. alveolo; 9. cemento;
10. canale della radice;
11. periodonto;
12. apice della radice.

Figura B

La dentatura decidua (a sinistra) e definitiva (a destra) dell'uomo.
In alto, l'arcata superiore;
in basso, l'arcata inferiore.

Faringe

La **faringe** è il canale che **collega la bocca con l'esofago** e con la trachea (v. par. 19.7). Alla base della faringe si trova una membrana, l'epiglottide, che durante la deglutizione si abbassa e chiude l'ingresso della trachea, per evitare che il bolo passi nell'apparato respiratorio.

Esofago

L'**esofago** è un canale muscolare lungo circa 25 cm, che de-

corre lungo il torace, parallelamente alla trachea; la **sua funzione è quella di convogliare il bolo nello stomaco**, per mezzo di movimenti peristaltici (contrazioni coordinate dei fasci muscolari circolari e trasversali che circondano l'esofago). Il passaggio del bolo dall'esofago allo stomaco è regolato da un anello muscolare, il **cardias**.

■ Lo stomaco

Lo **stomaco** è una sacca muscolare, in grado di accogliere da 2 a 4 litri di sostanze liquide e solide, in cui il cibo rimane dalle 2 alle 5 ore, a seconda della sua composizione. La mucosa dello stomaco è provvista di numerose ghiandole che secernono il **succo gastrico**, composto da pepsinogeno (la forma inattiva dell'enzima pepsina), acido cloridrico e muco.

Lo stomaco svolge 4 funzioni:

Funzioni

1. immagazzina il cibo e ne regola l'afflusso all'intestino;
 2. demolisce il cibo meccanicamente, per mezzo di numerose contrazioni;
 3. trasforma il pepsinogeno in pepsina, che scinde le proteine in catene più corte di amminoacidi;
 4. crea un ambiente molto acido (pH da 1 a 3) che, oltre a favorire l'azione della pepsina, esercita un'azione antibatterica.
- Il muco prodotto dalle ghiandole gastriche riveste la parete interna dello stomaco, per proteggerlo dall'aggressione dell'acido cloridrico e della pepsina (che potrebbe agire sulle proteine delle stesse cellule gastriche). Qualora il rivestimento mucoso dello stomaco sia insufficiente, si forma una lesione nota come **ulcera**.

Nello stomaco il bolo viene trasformato in una poltiglia, il **chimo**, che un poco alla volta attraversa l'anello muscolare del **piloro**, che immette nell'intestino.

■ L'intestino

L'intestino si divide in due parti, intestino tenue e intestino crasso, distinte per la forma e la funzione che svolgono.

Nell'intestino tenue si completano i processi digestivi e avviene la maggior parte dell'assorbimento delle sostanze nutritive. In esso si riversano i secreti di due organi annessi dell'apparato digerente: il **fegato** e il **pancreas**.

Intestino tenue

Lungo circa 6 m in un uomo adulto, l'intestino tenue si avvolge numerose volte su se stesso. Viene suddiviso in tre porzioni: il **duodeno** (dove sboccano i dotti che provengono dal fegato e dal pancreas), il **digiuno** e l'**ileo**.

Duodeno, digiuno e ileo

La parete intestinale ospita numerose ghiandole che producono il **succo enterico**. Quest'ultimo è composto da di-

versi enzimi: la proteasi, che agisce sulle proteine completandone la scissione in amminoacidi; la lattasi, la maltasi e la saccarasi, che scindono i carboidrati in monosaccaridi; la lipasi, che agisce sui lipidi.

Altre ghiandole producono muco, che protegge le pareti dell'intestino.

Villi intestinali

La parete interna dell'intestino tenue si ripiega su se stessa ed è ricoperta da **villi**, minuscole estroflessioni, che nel duodeno arrivano a essere qualche migliaio per cm². A loro volta, i villi sono ricoperti da **microvilli**, cellule la cui parete rivolta verso il lume è frastagliata. Villi e microvilli concorrono ad aumentare la superficie di assorbimento dell'intestino tenue. Ciascun villo è percorso internamente da capillari sanguigni e da un vaso linfatico, che assorbono le sostanze nutritive: l'acqua e i sali minerali vengono assorbiti rapidamente, i carboidrati solo se in forma di monosaccaridi (glucosio, galattosio), le proteine dopo la scissione in amminoacidi e i lipidi sotto forma di acidi grassi.

Intestino crasso

L'**intestino crasso** è formato da tre parti: **cieco**, **colon** (ascendente, trasverso e discendente) e **retto**. Dal cieco si protende l'appendice, un piccolo diverticolo vermiforme che non svolge alcun ruolo nella digestione.

Al colon arrivano i residui della digestione, principalmente acqua e sostanze non digerite. L'acqua viene assorbita e le sostanze di rifiuto arrivano al retto in forma semisolida (fece), pronte per essere espulse attraverso l'ano.

■ Fegato e pancreas

Fegato

Il **fegato** è la ghiandola più voluminosa del corpo umano, situata nella parte superiore destra dell'addome; ha forma ovoidale e colore bruno-rossastro; è costituito da due grossi lobi (destro e sinistro) e da due parti più piccole. Interviene nella digestione secernendo la **bile**.

Il fegato svolge inoltre molteplici altre funzioni, tra cui:

- immagazzina il glicogeno;
- trasforma gli amminoacidi in eccesso rispetto alle esigenze della sintesi proteica in zuccheri e grassi, liberando ammoniaca;
- trasforma i grassi in zuccheri;
- converte in urea l'ammoniaca che si forma come sostanza di rifiuto azotata;
- demolisce le sostanze tossiche o dannose;
- sintetizza le proteine del plasma sanguigno;
- immagazzina diverse vitamine.

La bile

La **bile** è una miscela di colore verdastro contenente acqua, colesterolo e sali biliari. I sali biliari non sono enzimi: essi

emulsionano i grassi, cioè li disperdono in minute goccioline preparandoli così all'azione della lipasi. Il fegato produce circa 1 litro di bile al giorno, che immagazzina in una piccola sacca, la **cistifellea**. Durante il pasto, la bile viene scaricata nel duodeno attraverso il dotto biliare.

Il **pancreas** è una grossa ghiandola di forma allungata, situata trasversalmente nella parte superiore dell'addome, dietro lo stomaco, tra il duodeno e la milza. L'attività del pancreas è duplice: **come ghiandola endocrina produce gli ormoni insulina e glucagone**, che regolano il metabolismo del glucosio; **la parte esocrina secerne il succo pancreatico**, che viene riversato nel duodeno per mezzo del dotto pancreatico. Nel succo pancreatico si trovano diversi enzimi digestivi, l'amilasi, la lipasi e la proteasi, deputati rispettivamente alla demolizione degli zuccheri, dei lipidi e delle proteine. Il succo pancreatico ha un'elevata concentrazione di bicarbonato di sodio, che neutralizza l'acidità del chimo proveniente dallo stomaco e contribuisce a mantenere all'interno dell'intestino un ambiente alcalino, ottimale per l'azione degli enzimi digestivi.

Pancreas

20.3 L'escrezione

Tutti i tessuti sono permeati da un **fluido extracellulare** che provvede agli scambi di vari tipi di sostanze tra le cellule e tra le diverse regioni del corpo. I vertebrati posseggono due tipi di fluido extracellulare: il **liquido interstiziale**, il più abbondante, che riempie ogni più piccolo spazio tra le cellule, e il **plasma**, la parte liquida del sangue. Dal sangue i gas respiratori, le sostanze nutritive assorbite dall'intestino e altre sostanze giungono alle cellule: queste, a loro volta, riversano **nel liquido interstiziale**, che li cede di nuovo al sangue, **i prodotti di rifiuto del loro metabolismo**, in particolare ammoniaci (derivante dalla trasformazione degli aminoacidi in sostanze più semplici), che il fegato provvede a trasformare in urea (meno tossica dell'ammoniaca).

Fluido extracellulare

In pratica, nel fluido extracellulare si raccoglie una miscela di varie sostanze, che oltre all'urea, ad altri scarti metabolici e alle sostanze nutritive, includono acqua, ormoni, sali minerali, vitamine ed eventuali farmaci. È comunque fondamentale che le cellule rimangano immerse in una soluzione la cui composizione (in particolare di sali e sostanze nutritive, o nutrienti) si mantenga rigorosamente controllata.

Al compito di **mantenere l'equilibrio nella composizione dei fluidi extracellulari** (presupposto per l'omeostasi) contribuisce in modo determinante l'**apparato escretore** (o **urinario**).

Funzioni dell'apparato escretore

Per svolgere la sua funzione, l'apparato escretore agisce a diversi livelli:

1. regola il contenuto di acqua nel sangue (equilibrio idrico);
2. regola la concentrazione degli ioni nel sangue (equilibrio salino);
3. mantiene costante il pH del sangue;
4. regola l'eliminazione del glucosio e dei rifiuti azotati (come l'urea);
5. secerne ormoni (quali l'angiotensina, che regola la pressione del sangue, e l'eritropoietina, che regola il contenuto di ossigeno del sangue).

20.4 L'apparato escretore

Nell'uomo e in altri vertebrati l'apparato escretore è costituito dai **reni**, due organi complessi che hanno il compito di filtrare il sangue e di produrre l'**urina** (un liquido contenente acqua in cui sono disciolte sostanze di rifiuto e sostanze nutritive in eccesso), e dalle **vie urinarie** (comprendenti **ureteri**, **vescica** e **uretra**), che trasportano, accumulano ed eliminano l'urina (v. fig. 20.2).

■ I reni

I **reni** sono due organi di forma ovoidale, posti ai lati della colonna vertebrale: ciascuno è lungo circa 10 cm, largo 7 ed è sormontato da una ghiandola surrenale (v. tab. 21.2 a p. 245).

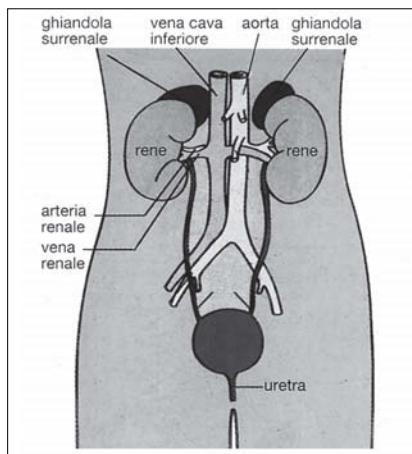
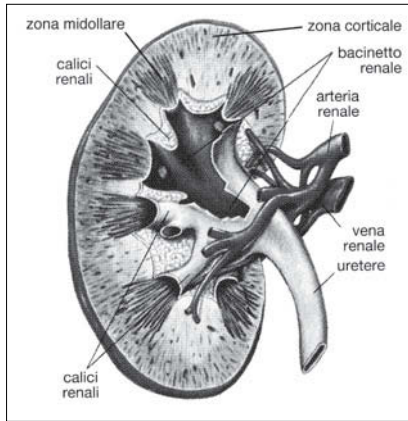


Figura 20.2
L'apparato escretore dell'uomo.

Figura 20.3

Sezione trasversale
di un rene umano.



In un rene visto in sezione trasversale si osservano dall'esterno verso l'interno una **zona corticale** (o corteccia), una **zona midollare** (o midollo) e una cavità centrale, detta **pelvi**, o **bacinetto renale** (v. fig. 20.3).

La zona corticale e quella midollare sono costituite da circa 1 milione di nefroni. **Il nefrone è l'unità funzionale dei reni** ed è composto da tre parti:

- una masserella compatta di vasi capillari, detta **glomerulo**;
- una struttura a calice che avvolge il glomerulo, detta **capsula di Bowman**;
- un lungo **tubulo** nel quale si distinguono il tubulo prossimale, l'ansa di Henle, il tubulo distale e il dotto collettore.

Nefrone

■ La formazione dell'urina

Il **glomerulo** del nefrone **riceve il sangue** dalle arteriole renali (ramificazioni dell'arteria renale) e **lo filtra**, trattenendo l'acqua e gran parte delle sostanze disciolte nel sangue (nutrienti e sostanze di rifiuto). Il liquido ottenuto (filtrato) si raccoglie nella capsula di Bowman e percorre il tubulo. Nei capillari che avvolgono il tubulo (capillari peritubulari), rimane del sangue con una modesta quantità di acqua e un'elevata concentrazione di soluti: grosse proteine, globuli bianchi, goccioline di lipidi e, in generale, molecole troppo voluminose per attraversare la parete dei capillari.

Nei tubuli avvengono due processi fondamentali: il riassorbimento e la secrezione tubulare.

Il **riassorbimento** consiste nel trasferimento della maggior parte dell'acqua e dei nutrienti dal tubulo prossimale ai ca-

Il filtraggio
dei glomeruli

Riassorbimento e
secrezione nei tubuli

pillari peritubulari. Da qui queste sostanze andranno a una venula e infine alla vena renale che esce dai reni.

La **secrezione tubulare** è il processo mediante il quale sono trasferite dai capillari peritubulari al tubulo distale altre sostanze di rifiuto, che non erano state precedentemente filtrate dal glomerulo.

L'urina

Al dotto collettore, nel quale sboccano numerosi tubuli distali, arriva un filtrato molto concentrato, che prende il nome di **urina**. La composizione dell'urina è molto diversa rispetto al filtrato glomerulare iniziale: in 24 ore, per esempio, vengono filtrati 630 g di sodio, di cui solo 3,2 g vengono alla fine escreti.

■ Le vie urinarie

Ureteri e vescica

I dotti collettori confluiscono nella pelvi. Da qui l'**urina abbandona i reni incanalandosi negli ureteri** che, con delle contrazioni peristaltiche, **la fanno giungere alla vescica**, l'organo muscolare cavo in cui l'urina si raccoglie. L'espulsione dell'urina dalla vescica avviene in seguito alla contrazione della muscolatura di cui essa è rivestita e al rilasciamento dello sfintere uretrale, un anello muscolare che si trova più in basso rispetto alla base della vescica.

Uretra

Infine, **per uscire dall'organismo, l'urina percorre l'uretra**, un canale lungo circa 4 cm nella donna e 20 cm nell'uomo.

GLOSSARIO

Apparato digerente

Insieme degli organi e delle strutture che permettono l'assunzione, la digestione e l'assimilazione delle sostanze nutritive, nonché l'evacuazione delle scorie solide. Nell'uomo è formato da bocca, faringe, esofago, stomaco e intestino, e da organi esterni (ghiandole salivari, fegato, cistifellea e pancreas).

Apparato escretore

Insieme di organi deputati a mantenere l'equilibrio idrosalino e a eliminare i rifiuti azotati. Nell'uomo è formato dai reni e dalle vie urinarie.

Bocca

È il primo tratto dell'apparato digerente, in cui si compie la demolizione meccanica del cibo (denti) e si riversa la saliva, un liquido ricco di enzimi che agiscono sull'amido.

Cavità gastrovascolare

Cavità interna dei celenterati che assolve le funzioni di organo digerente. È dotata di un'unica apertura, attraverso cui entra il cibo ed escono i rifiuti.

Denti

Organi dei vertebrati destinati alla masticazione degli alimenti. Nei mammiferi sono formati dalla corona, che sporge nella cavità boccale, e dalla radice, infissa nell'alveolo. All'interno si trovano dei capillari sanguigni e delle terminazioni nervose.

Digestione

È il complesso delle trasformazioni fisiche e biochimiche subite dagli alimenti nel passaggio attraverso l'apparato digerente.

Fegato

Organo dei vertebrati annesso all'apparato digerente, per il quale produce la bile. Svol-

segue

ge anche altre funzioni inerenti il tasso glicemico, la trasformazione di ammoniaca in urea, la demolizione di sostanze tossiche.

Omeostasi

Insieme di processi che, al variare delle condizioni ambientali, esterne o interne, mantengono costanti le caratteristiche chimico-fisiche di un organismo. L'apparato escretore ha funzioni omeostatiche, regolando l'equilibrio idrosalino dell'organismo.

Pancreas

Organo dei vertebrati, annesso all'apparato digerente, che produce il succo pancreatico, contenente gli enzimi amilasi, lipasi e

proteasi. Secerne anche gli ormoni insulina e glucagone, che regolano il metabolismo del glucosio.

Rifiuti azotati

Sostanze che derivano dal metabolismo della proteine. Comprendono l'ammoniaca, l'urea e l'acido urico. Sono sostanze tossiche che l'organismo elimina grazie all'azione dell'apparato escretore.

Urina

Liquido molto concentrato prodotto dai reni, in cui si raccolgono i rifiuti azotati dei mammiferi. Si accumula nella vescica ed è eliminata attraverso l'uretra.

TEST DI VERIFICA

1 L'esofago unisce la faringe:

- a** allo stomaco;
- b** all'intestino;
- c** nessuna risposta è corretta.

2 La peristalsi è:

- a** un insieme di contrazioni ritmiche di alcuni tratti del canale alimentare;
- b** l'enzima che demolisce l'amido in maltosio;
- c** un organo annesso all'apparato digerente.

3 L'epiglottide:

- a** impedisce che il cibo entri nell'esofago;
- b** è un anello muscolare tra stomaco e duodeno;
- c** chiude la trachea durante la deglutizione.

4 Nella zona midollare del rene:

- a** si trovano i nefroni;
- b** l'urina percorre il dotto collettore;
- c** entrambe le risposte.

5 L'azione del fegato è limitata all'apparato digerente?**6 In quale modo l'apparato escretore contribuisce a mantenere l'omeostasi?****R**

1 c; 2 a; 3 c; 4 c; 5 v; par. 20.2; 6 v; par. 20.3.

21 Percezione, coordinamento e controllo

*Gli animali hanno sviluppato **cellule od organi di senso deputati alla percezione dell'ambiente** circostante. Questi rilevano suoni, colori, pressioni, sapori, e le informazioni che trasmettono al cervello viaggiano sotto forma di un segnale elettrico (il potenziale d'azione) lungo fibre nervose.*

***Il sistema nervoso** raccoglie queste informazioni e quelle che gli giungono dall'ambiente interno, le elabora e produce una risposta. Questa agirà sull'attività muscolare o ghiandolare.*

*Le funzioni vitali di un organismo si esplicano in modo armonico grazie alla **costante interazione del sistema nervoso con il sistema endocrino**. Quest'ultimo non utilizza impulsi nervosi ma regolatori chimici, gli **ormoni**, prodotti dalle ghiandole endocrine e riversati nella circolazione sanguigna.*

21.1 Neuroni e sinapsi

Cellule nervose Il sistema nervoso è costituito da due tipi di cellule: le **cellule nervose**, o **neuroni**, e le **cellule della glia**. I neuroni sono l'unità funzionale del sistema nervoso, mentre le cellule della glia svolgono compiti diversi: proteggono il neurone, contribuiscono al suo nutrimento e lo isolano per aumentare la velocità di trasmissione dell'impulso nervoso.

■ Il neurone

Funzioni Il neurone deve:

1. **ricevere informazioni** dall'ambiente interno o esterno;
2. integrare le informazioni ricevute e **produrre una risposta**;
3. condurre la risposta alla sua **terminazione**;
4. trasmetterla ad altre cellule nervose o mettere in moto **organi effettori** (ghiandole e muscoli).

Corpo cellulare In ogni neurone si distinguono un corpo cellulare e due tipi diversi di prolungamenti, i dendriti e gli assoni. Il **corpo cellulare**, o **pirenoforo**, contiene il nucleo e gli organuli cellulari. Riceve i segnali elettrici dai dendriti, li integra e produce una risposta (**potenziale d'azione**, v. par. 21.2) che invia all'assone.

Dendriti I **dendriti**, brevi e numerosi, hanno il compito di ricevere informazioni da altri neuroni o da recettori e di condurle al

corpo cellulare sotto forma di **segnali elettrici** (i **recettori** sono organi o cellule che rilevano cambiamenti dell'ambiente; v. par. 21.5). La forma ramificata dei dendriti aumenta la superficie utile alla ricezione delle informazioni.

L'**assone**, o **neurite**, è in genere uno solo e trasporta l'impulso nervoso verso la sua estremità, la parte terminale del neurone. In genere l'assone è rivestito di **mielina**, una sostanza di natura lipidica prodotta dalle **cellule di Schwann** (un tipo di cellule della glia). Queste cellule avvolgono l'assone in più strati e formano un "manicotto", o **guaina mielinica**. La guaina mielinica non è continua, ma regolarmente interrotta da punti scoperti (**nodi di Ranvier**), in corrispondenza dei quali l'assone è direttamente a contatto con l'ambiente circostante. Gli assoni rivestiti di guaina mielinica (assoni mielinici)

Assone

Tabella. 21.1 I principali neurotrasmettitori

NEUROTRASMETTITORE	CARATTERISTICHE
acetilcolina	presente in tutte le sinapsi pregangliari del sistema nervoso vegetativo, nelle fibre postgangliari parasimpatiche, nelle fibre nervose delle ghiandole sudoripare e in quelle che provocano vasodilatazione nei muscoli scheletrici; è particolarmente attiva nella corteccia motoria cerebrale e nel talamo
noradrenalina	mediatore del sistema nervoso vegetativo (ortosimpatico postgangliare); si trova in cospicue quantità nell'ipotalamo e nell'epifisi; provoca vasocostrizione e aumento della pressione del sangue
dopamina	precursore della noradrenalina, sembra avere un'azione inibitoria sulla trasmissione degli impulsi nervosi e facilitare i riflessi condizionati di evitamento
serotonina	presente soprattutto nelle piastrine, nelle cellule cromaffini intestinali, nelle corna laterali del midollo spinale e nell'ipotalamo; ha un ruolo non ancora ben definito a livello della contrazione muscolare liscia nei vari organi, dei meccanismi sonno-veglia, della regolazione della temperatura, della percezione del dolore, del comportamento emotivo ecc.
istamina	abbondante nei mastociti (cellule dei tessuti connettivali), si trova anche nell'ipofisi e nell'ipotalamo; interviene nei meccanismi della secrezione gastrica, nei fenomeni di riparazione tessutale, in processi allergici ecc.; il suo ruolo di mediatore nervoso sinaptico resta da precisare
sostanza P	proteina che interviene nei riflessi della muscolatura intestinale e nella trasmissione del dolore; si trova soprattutto nell'ipotalamo, nella sostanza nera cerebrale e nei rami dorsali dei nervi spinali
prostaglandine	acidi grassi sintetizzati dall'organismo a partire dall'acido arachidonico, sono diffuse nella corteccia cerebrale, nel cervelletto, nel midollo spinale e in molti organi; hanno complesse funzioni nel controllo del metabolismo, della funzione renale, della trasmissione degli impulsi nervosi ecc.
endorfine	sostanze polipeptidiche con azione simile a quella della morfina e quindi di tipo analgesico; sono sintetizzate dalle cellule endocrine dell'ipofisi e la loro azione si esplicherebbe sul controllo della pressione arteriosa, della temperatura corporea, della secrezione ormonale
GABA	sigla dell'acido gamma-amminobutirrico, amminoacido ad azione inibitoria

ci) di più neuroni si uniscono in fasci a formare **fibre nervose** o, più semplicemente, **nervi**. Esistono anche assoni con un solo strato di mielina (assoni amielinici), che formano il sistema simpatico, preposto alla regolazione delle funzioni vegetative (circolazione, digestione, respirazione).

■ Le sinapsi

L'impulso nervoso, che si è propagato lungo un assone sotto forma di potenziale d'azione, viene trasmesso a un altro neurone o a organi effettori (muscoli e ghiandole) attraverso giunzioni specializzate, dette **sinapsi**.

Neurotrasmettitori

I neuroni che trasferiscono l'impulso nervoso verso la sinapsi prendono il nome di neuroni presinaptici; quelli che lo trasferiscono a valle della sinapsi, neuroni postsinaptici. I due neuroni sono separati da uno spazio extracellulare, detto fessura sinaptica, dell'ampiezza di circa 200 Å (ångström). Il terminale assonico del neurone presinaptico è una struttura complessa, chiamata **bottone sinaptico**, contenente un mediatore chimico (**neurotrasmettitore**) che si accumula in piccole vescicole.

Attivato il potenziale d'azione, il neurotrasmettitore viene liberato dal bottone sinaptico, diffonde nella fessura sinaptica e si lega con siti recettori della membrana postsinaptica. Questo legame rigenera il potenziale d'azione nel neurone postsinaptico.

Alcune sinapsi vengono dette inibitorie perché, contrariamente a quelle sopra descritte (eccitatorie), diminuiscono la possibilità che il potenziale d'azione si ricrei. I principali neurotrasmettitori sono descritti nella tabella 21.1.

21.2 La trasmissione dell'impulso nervoso

Gli ioni sodio e potassio

Tra la superficie interna e quella esterna della membrana cellulare del neurone esiste una differenza di potenziale elettrico (**potenziale di riposo**, o **potenziale di membrana**): l'interno della cellula è caricato negativamente rispetto all'esterno. Tale differenza è dovuta a diverse concentrazioni di ioni sodio (Na^+) e potassio (K^+) ed è a sua volta prodotta da meccanismi attivi di trasporto degli ioni attraverso la membrana (**pompa sodio-potassio**) e dalla diversa permeabilità della membrana plasmatica rispetto ai singoli ioni.

Il potenziale d'azione

L'**impulso nervoso determina** una variazione della permeabilità della membrana, che si traduce in ultima analisi in un'**inversione improvvisa della carica elettrica** della cellula. Questa **variazione elettrica** (che, come si è detto, costituisce la "risposta") **prende il nome di potenziale d'azione**.

■ Il potenziale d'azione

Nella fase d'attivazione del potenziale d'azione, aumenta la permeabilità agli ioni sodio, che irrompono nella cellula, mentre una modesta quantità di ioni potassio l'abbandona: il potenziale di riposo finisce per diventare positivo all'interno e negativo all'esterno della cellula.

A questo punto diminuisce bruscamente la permeabilità agli ioni sodio, mentre aumenta quella agli ioni potassio, che fuoriescono in parte dalla cellula sottraendo cariche positive. La somma totale di questi avvenimenti ripristina il potenziale di riposo (cioè lo fa tornare negativo nel citoplasma cellulare). Come risultato di queste depolarizzazioni e ripolarizzazioni attraverso la membrana cellulare si stabilisce un segnale di natura elettrochimica, trasferibile lungo la fibra nervosa: in ultima analisi, il potenziale d'azione di una regione della membrana cellulare innesca la produzione di un potenziale analogo in una zona limitrofa.

La conduzione dell'impulso nervoso nelle fibre mieliniche è detta **saltatoria**, poiché il potenziale d'azione salta da un nodo di Ranvier all'altro. Inoltre, la guaina mielinica aumenta la velocità di propagazione dell'impulso nervoso fino a 400 km/h. Nelle fibre amieliniche invece la modalità di conduzione è continua e molto più lenta.

Il segnale nervoso

21.3 Il sistema nervoso negli animali

Il sistema nervoso nei diversi gruppi animali, pur presentando notevoli differenze, risulta essenzialmente composto di:

1. **neuroni sensoriali** (o **afferenti**), che ricevono gli stimoli dai recettori;
2. **neuroni associativi**, che elaborano i segnali provenienti da più neuroni sensoriali (negli animali più evoluti, li integrano con esperienze precedenti) per attivare una risposta adeguata;
3. **neuroni motori** (o **efferenti**), che ricevono la risposta e la trasmettono agli effettori.

I sistemi nervosi possono essere di due tipi: diffusi e centralizzati.

Il primo gruppo animale in cui compare un sistema nervoso è quello dei celenterati (per esempio, meduse e coralli). Si tratta di animali a simmetria raggiata, senza due estremità definite: poiché gli stimoli possono provenire da qualsiasi direzione, i neuroni sono diffusi in tutto il corpo a formare una **rete nervosa**.

Sistemi nervosi diffusi

Nel corso dell'evoluzione, man mano che si afferma la simmetria bilaterale, i neuroni progressivamente si concentra-

Sistemi nervosi centralizzati

no verso il capo (**cefalizzazione**), l'estremità del corpo alla quale spetta la funzione di esplorare l'ambiente alla ricerca di cibo e che per prima è esposta a potenziali pericoli. Qui si radunano anche le cellule recettrici o gli organi di senso. I processi evolutivi hanno generato dapprima i **gangli cefalici**, cioè addensamenti di neuroni capaci di integrare le informazioni ricevute dai recettori. Dai gangli cefalici si dipartono uno o due cordoni nervosi longitudinali. La cefalizzazione raggiunge il culmine nei vertebrati.

21.4 Il sistema nervoso dell'uomo

Il sistema nervoso dell'uomo si compone di due parti: sistema nervoso centrale e sistema nervoso periferico.

Sistema nervoso
centrale

Il **sistema nervoso centrale** è costituito dall'encefalo (racchiuso nella scatola cranica) e dal midollo spinale (racchiuso nel canale vertebrale all'interno della colonna vertebrale) ed è formato principalmente da neuroni associativi. Il suo compito è di **identificare, interpretare e integrare gli impulsi** che arrivano dai neuroni sensoriali, **generare una risposta adeguata e trasmetterla ai neuroni efferenti**. E anche la sede dove si generano i ricordi e i pensieri.

■ Encefalo

L'**encefalo** è formato dal cervello propriamente detto, che avvolge al centro (proseguendo verso il basso della sua sezione) il corpo calloso, il talamo e l'ipotalamo, che si prolunga nell'ipofisi (v. fig. 21.1).

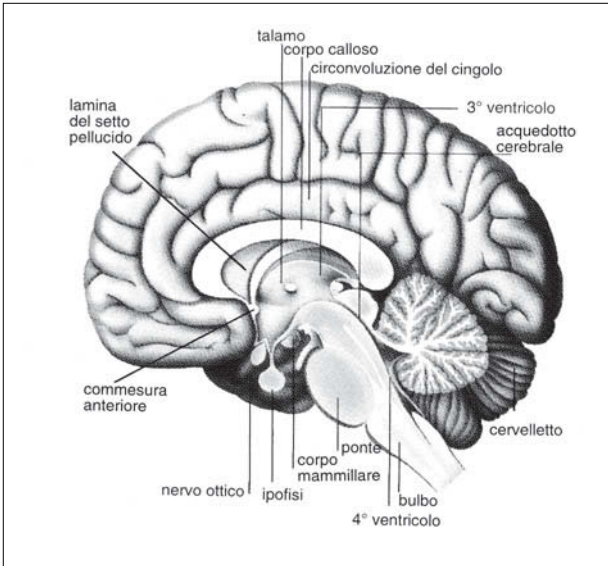
Cervello

Il **cervello** è diviso in due **emisferi cerebrali**, fisicamente collegati tra loro dal **corpo calloso**. La superficie del cervello (**corteccia cerebrale**) costituisce la sostanza grigia (composta da corpi cellulari), che riveste la sostanza bianca (formata da fibre nervose mieliniche). La corteccia cerebrale è ripiegata in circonvoluzioni che ne aumentano la superficie. Secondo la funzione che svolge, la corteccia cerebrale si divide in sensoriale, motoria e associativa:

- le aree della **corteccia sensoriale** ricevono le vie nervose che conducono stimoli provenienti da tutto il corpo;
- le aree della **corteccia motoria** sono quelle da cui partono impulsi motori;
- le aree della **corteccia associativa** servono a integrare le diverse sensazioni, alla loro memorizzazione e alla costituzione del complesso processo della coscienza (ideazione, volontà, consapevolezza, capacità di giudizio).

Pur funzionando come un organo unitario, il cervello presenta regioni in cui sono localizzate alcune funzioni: per

Figura 21.1
Sezione sagittale
dell'encefalo.



esempio, l'area preposta alla sensibilità visiva, localizzata nel lobo occipitale; l'area che presiede alla sensibilità acustica, situata nei lobi temporali; l'area per la sensibilità olfattiva e gustativa, a livello dell'ippocampo (nucleo di sostanza grigia posto attorno al talamo). Altri centri corticali specializzati sono quelli del linguaggio.

Il **talamo** integra e coordina gli impulsi nervosi che percorrono le fibre che collegano gli emisferi cerebrali con il midollo spinale.

L'**ipotalamo** è preposto al controllo e all'integrazione di alcune tra le più importanti funzioni somatiche e viscerali: tra queste, la regolazione della temperatura corporea, la correlazione tra respirazione e attività cardiaca, e tra ricambio idro-salino e permeabilità capillare, il ciclo sonno-veglia, i meccanismi della fame e della sete, i meccanismi ormonali (v. par. 21.11).

L'encefalo si prolunga nel **tronco encefalico**: formato dal **mesencefalo**, dal **ponte** e dal **midollo allungato** (o **bulbo**), contiene i fasci delle fibre nervose che collegano l'encefalo al resto dell'organismo per mezzo del midollo spinale. Il tronco encefalico contiene anche i corpi di alcune cellule nervose preposte all'innervazione del volto e della testa.

Talamo

Ipotalamo

Tronco encefalico

Inoltre, è la sede dei centri che controllano la respirazione, la frequenza cardiaca, il ciclo sonno-veglia. Dal tronco encefalico emergono 12 paia di **nervi cranici**, che presiedono alle attività somatiche e viscerali della testa, del collo e dei visceri toracici e addominali. Inoltre, il tronco cerebrale integra e coordina gli impulsi motori volontari e involontari. Fissato alla parte posteriore del tronco encefalico è il **cervelletto**, un organo cerebrale distinto che controlla principalmente l'equilibrio e la coordinazione dei movimenti.

■ Midollo spinale

Il midollo spinale costituisce una via di transito per gli impulsi sensoriali dalla periferia verso l'encefalo, e per gli impulsi motori dall'encefalo verso la periferia.

Nervi spinali

Dal midollo spinale emergono 31 paia di **nervi spinali**, ognuno provvisto di due radici: una dorsale, contenente fibre sensoriali, e una ventrale con fibre motorie. Nel midollo spinale si trova anche un discreto numero di neuroni associativi che si connettono mediante sinapsi con neuroni motori e con assoni che risalgono al cervello.

Sostanza grigia
e sostanza bianca

I corpi cellulari dei neuroni motori e dei neuroni associativi sono concentrati nella regione centrale del midollo spinale (**sostanza grigia**), circondata dagli assoni mielinici di colore biancastro (**sostanza bianca**). I corpi cellulari dei neuroni sensoriali si trovano all'esterno del midollo spinale, nel ganglio della radice dorsale.

■ Sistema nervoso periferico

Il sistema nervoso periferico è costituito dai **nervi** efferenti o afferenti che collegano il sistema nervoso centrale con gli organi recettori e gli organi effettori. Le sue funzioni sono di conduzione e non di elaborazione dei segnali: questi sono trasportati dal midollo spinale verso gli organi periferici (innervazione efferente) e viceversa (innervazione afferente). Dal punto di vista funzionale, il sistema nervoso periferico è divisibile in:

Le divisioni funzionali

- **somatico**, che agisce sulla muscolatura volontaria;
- **vegetativo**, o autonomo, che controlla la muscolatura involontaria e le ghiandole. A sua volta viene suddiviso in **simpatico** e **parasimpatico**; entrambi innervano gli stessi organi, ma producono effetti opposti: il simpatico prepara il corpo a situazioni d'emergenza (accelera il battito cardiaco e la frequenza respiratoria, provoca vasocostrizione, mobilita le riserve di glicogeno nel fegato); il parasimpatico produce l'effetto opposto (rallenta il battito cardiaco, induce vasodilatazione e stimola l'attività dell'apparato digerente).

21.5 La percezione degli stimoli

I **recettori sensoriali**, cioè le strutture deputate negli organismi alla ricezione degli stimoli provenienti dal mondo esterno, nel caso più semplice sono singole cellule specializzate nel rispondere a un particolare stimolo; più spesso, i recettori sensoriali sono raggruppati in organi (occhio, orecchio, lingua). Sull'attività di singoli recettori e di interi organi si basano quelle percezioni definite come “sensi”.

Le informazioni sensoriali possono essere somatiche, visive, uditive, cinetico-statiche (relative al movimento o allo stato di riposo) e vestibolari (cioè riguardanti il senso del movimento e dell'equilibrio fisico), gustative e olfattive.

Tipi di informazioni sensoriali

21.6 La percezione delle informazioni somatiche

Le informazioni somatiche riguardano il **tatto** e le **sensazioni termiche e dolorifiche**. Sono veicolate da recettori posti su tutto il rivestimento cutaneo e da terminazioni nervose libere dei muscoli o delle articolazioni.

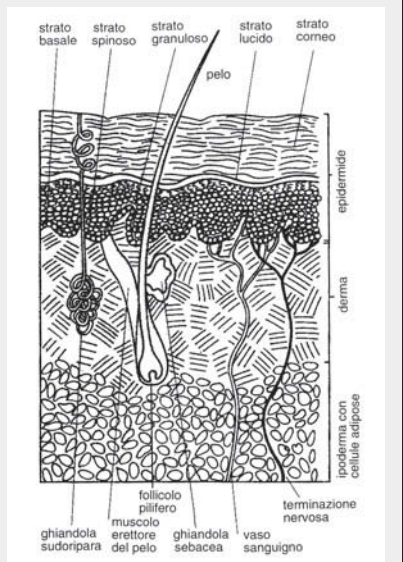
LA STRUTTURA DELLA PELLE

Dal punto di vista strutturale, nella pelle si distinguono diversi strati che, andando dalla superficie in profondità, sono: l'epidermide, il derma e l'ipoderma (fig. A).

L'**epidermide** è costituita da cellule prodotte dallo strato basale. Passando dallo strato basale a quelli sovrastanti (spinoso, granuloso, lucido e corneo) le cellule si appiattiscono progressivamente, perdono il nucleo e si impregnano di cheratina, una sostanza che le rende impermeabili all'aria e all'acqua.

Nel **derma** si trovano i follicoli piliferi (con il muscolo erettore del pelo), le ghiandole sudoripare e le ghiandole sebacee.

Sotto il derma si trova l'**ipoderma**, con cellule adipose, avente funzioni isolanti e di ammortizzatore.



Schema dei tre strati principali della pelle: epidermide, derma e ipoderma.

■ La pelle

La **pelle**, o **cute**, riveste tutto il corpo e svolge funzioni protettive e di scambio tra organismo e ambiente esterno, consentendo tramite la sudorazione la regolazione dell'equilibrio salino e la termoregolazione. La pelle è costituita da tre strati: uno esterno, o **epidermide**, uno intermedio, o **derma**, e uno interno, o **ipoderma** (v. riquadro alla pagina precedente). Il derma è interamente percorso da fibre del sistema nervoso vegetativo, destinate ai vasi, ai muscoli lisci cutanei, alle ghiandole e ai peli; le terminazioni di queste fibre nervose possono giungere fino all'epidermide.

Nello spessore del derma si trovano, tra gli altri, i **corpuscoli di Pacini**, di **Ruffini** (entrambi recettori della pressione) e i **corpuscoli di Krause** (recettori di stimolazioni termiche).

21.7 La percezione delle informazioni visive: l'occhio

L'occhio è un organo di forma sferica costituito dal bulbo oculare e da tre tonache concentriche: una fibrosa, una vascolare e una nervosa (v. fig. 21.2).

La **tonaca fibrosa**, opaca, è detta **sclerotica** e anteriormente forma la **cornea**, trasparente.

La **tonaca vascolare** è formata dalla corioide, ricca di vasi sanguigni, dal **corpo ciliare** (comprendente il muscolo ciliare che presiede ai movimenti dell'occhio per mettere a fuoco la visione, cioè l'accomodamento) e dall'**iride**, un "diaframma" di tessuto muscolare che delimita un orifizio circolare, la **pupilla**.

La **tonaca nervosa** è la **retina**, di cui fanno parte i recettori luminosi detti, per la loro forma, **coni**, sensibili ai colori e

Struttura

La retina

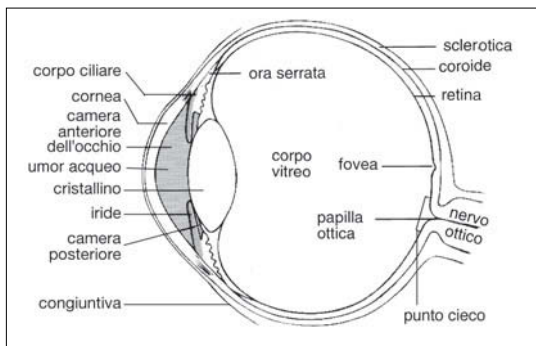


Figura 21.2
Sezione sagittale dell'occhio.

adatti alla visione diurna, e **bastoncelli**, che intervengono in condizioni di scarsa luminosità.

La retina è collegata alla corteccia cerebrale mediante il **nervo ottico**. In prossimità del punto da cui emerge il nervo ottico (papilla ottica), si trova il punto cieco, privo di recettori. Il centro geometrico della retina (**fovea**) è deputato alla visione più definita.

Nella cavità interna dell'occhio si trovano i mezzi di rifrazione, che comprendono: I mezzi di rifrazione

- **umor acqueo**, un liquido contenuto nella camera anteriore, compresa tra la cornea e l'iride, e in quella posteriore, tra iride e cristallino;
- **cristallino**, una lente biconvessa situata tra la camera posteriore e il corpo vitreo;
- **corpo vitreo**, una massa trasparente e gelatinosa che riempie tutto lo spazio tra il cristallino e la retina.

■ La funzione visiva

I raggi luminosi vengono messi a fuoco sulla retina, passando attraverso la cornea e il cristallino. I coni e i bastoncelli contengono molecole fotosensibili, che quando assorbono la luce modificano la propria configurazione molecolare, generando un segnale elettrico (potenziale di ricezione) che avvia la trasmissione dell'impulso nervoso al cervello lungo il nervo ottico. Le fibre dei due rami del nervo ottico provenienti dai singoli occhi si incontrano e si incrociano nel **chiasma ottico**, una formazione situata sulla faccia inferiore dell'encefalo. In tal modo, i segmenti nervosi che dal chiasma ottico vanno alla corteccia visiva portano informazioni provenienti da entrambi i campi visivi.

Il chiasma ottico

■ Annessi del bulbo oculare

Annesse al bulbo oculare si trovano strutture con funzioni di protezione: il **sopracciglio**, sporgente sopra la cavità orbitaria e dotato di peli; **due palpebre**, altrettanto dotate di peli (ciglia); la **congiuntiva**, una membrana mucosa che riveste la faccia interna delle palpebre e parte della superficie anteriore del bulbo.

L'occhio è anche provvisto di un **apparato lacrimale**, costituito dalle **ghiandole lacrimali**, situate nell'angolo interno dell'occhio, e dai condotti lacrimali, che versano il loro contenuto nel sacco lacrimale, collegato alla parte inferiore del naso mediante il condotto naso-lacrimale. Le **lacrime** hanno funzione disinfettante e di mantenimento dell'umidità della parte esterna dell'occhio.

L'apparato lacrimale

I muscoli dell'occhio, oltre a quelli ciliari e dilatatori della

pupilla, comprendono i muscoli retti e obliqui, che presiedono al movimento del globo oculare, e il muscolo elevatore della palpebra superiore.

21.8 La percezione delle informazioni uditive e vestibolari: l'orecchio

Orecchio esterno,
orecchio medio
e orecchio interno

L'orecchio è l'organo dell'udito ma contiene anche l'apparato vestibolare, preposto alla percezione del movimento e dell'equilibrio spaziale del corpo.

L'orecchio è formato da tre parti: orecchio esterno, orecchio medio e orecchio interno (v. fig. 21.3).

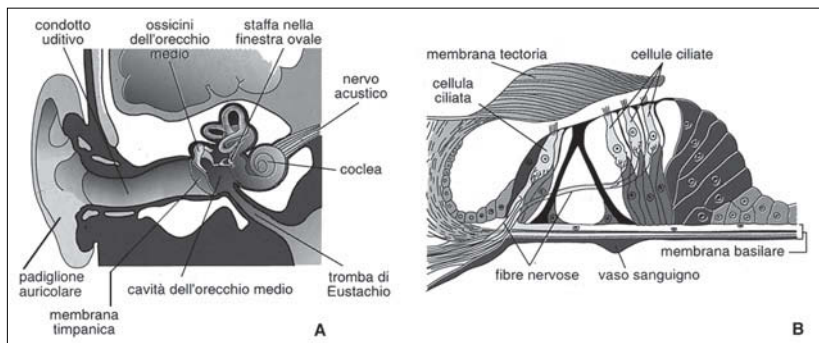
L'**orecchio esterno** comprende il padiglione auricolare, cartilagineo, in cui si apre il condotto uditivo esterno, lungo 2-3 cm, che termina a livello della **membrana timpanica**.

Ha qui inizio l'**orecchio medio**, a struttura ossea, con diverse cavità rivestite internamente da membrana mucosa. Nell'**orecchio medio** si trova la **catena degli ossicini** (**martello**, **incudine** e **staffa**), deputata alla trasmissione dello stimolo sonoro dalla membrana timpanica fino all'orecchio interno. L'orecchio medio è anche in comunicazione con la cavità nasale tramite la tromba di Eustachio.

L'**orecchio interno** è formato da una serie di canalicoli all'interno della rocca petrosa dell'osso temporale, che nel loro insieme prendono il nome di **labirinto osseo**. All'interno del labirinto osseo si trova la **coclea**, da cui origina il nervo acustico. La **coclea** ha la forma di un guscio di chiocciola, il cui lume viene diviso in due canali paralleli: la scala vestibolare, che termina nella finestra ovale, e la scala timpanica, che termina nella finestra rotonda. Le due scale sono divise dalla membrana basilare, sede dell'**organo del Corti**.

Figura 21.3

Sezione dell'orecchio (A) e dell'orecchio interno (B). Si distinguono le cellule ciliate, la cui vibrazione determina la formazione di un potenziale di ricezione e quindi dell'impulso nervoso.



■ La funzione uditiva

Quando le onde sonore percorrono il canale uditivo esterno, comprimono le molecole d'aria in esso presenti, esercitando di conseguenza una pressione sulla membrana del timpano, che si incurva verso l'interno. Questo movimento mette in moto la catena degli ossicini, che trasmettono l'energia meccanica dalla membrana timpanica alla finestra ovale. L'onda di pressione del segnale sonoro si trasmette poi alla coclea, provocando la flessione della membrana basilare. Questo movimento fa vibrare le cellule ciliate dell'organo del Corti e genera un "potenziale di ricezione" che prosegue lungo le fibre efferenti fino al nervo acustico, che lo trasporta al cervello.

■ La funzione vestibolare

La funzione vestibolare sovrintende alla percezione della posizione del capo e del corpo, alla regolazione del tono di alcuni muscoli e al controllo dell'equilibrio statico e dinamico del corpo. All'interno del labirinto osseo si trova anche l'apparato vestibolare, formato da tre canali semicircolari pieni di liquido (endolinfa) e da due rigonfiamenti alla base dei tre canali, contenenti cellule ciliate. Quando la testa si muove, l'endolinfa, per inerzia, tende a non spostarsi immediatamente, per cui le ciglia delle cellule ciliate vengono spinte contro la colonna di liquido relativamente ferma, e si flettono, dando origine al potenziale di ricezione.

Apparato vestibolare

La percezione della posizione del corpo rispetto alla forza di gravità è invece svolta dall'utricolo e dal sacco, due camere poste sotto i tre canali, contenenti ciascuno grappoli di cellule ciliate inglobate in una massa gelatinosa. Le ciglia si flettono secondo l'orientamento della testa.

Utricolo e sacco

21.9 La percezione delle informazioni gustative: la lingua

La lingua è un organo muscolo-membranoso che, oltre a contribuire all'assunzione, masticazione e deglutizione del cibo, e a partecipare al meccanismo della fonazione, è la sede di funzioni sensoriali tattili e gustative.

Il senso del gusto ha sede nella mucosa della lingua, dove sono visibili numerose protuberanze che contengono i **bottoni gustativi**. Ciascun bottone gustativo (nella lingua ve ne sono più di 10.000) è costituito da una piccola fossetta comunicante con l'esterno mediante un poro e contenente circa 60-80 recettori gustativi e numerose cellule di sostegno. Dal poro del bottone gustativo sporgono i microvilli dei re-

Bottoni gustativi

ettori gustativi, che si legano alle sostanze chimiche disciolte nella saliva. Dal bottone gustativo partono gli assoni di neuroni che entrano in sinapsi con le cellule recettrici e trasmettono al cervello gli impulsi nervosi relativi ai **quattro sapori** fondamentali (dolce, amaro, acido e salato).

21.10 La percezione delle informazioni olfattive: il naso

Il naso è l'organo dell'olfatto e ha anche il compito di filtrare l'aria inspirata, umidificandola e riscaldandola.

Nella parte superiore della cavità nasale si trova l'**epitelio olfattivo, formato da neuroni olfattivi** che terminano con 10-20 ciglia libere immerse in uno strato di muco: le molecole odorose si sciolgono nello strato di muco e vengono a contatto con i recettori olfattivi, che inviano al bulbo olfattivo le informazioni relative al gusto.

21.11 Il sistema endocrino

Ghiandole endocrine Il **sistema endocrino** è costituito dall'insieme di ghiandole a secrezione interna, o **ghiandole endocrine**. Queste sono prive del dotto escretore ma sono provviste di una ricca rete di vasi sanguigni, nella quale versano le sostanze da loro stesse prodotte, gli **ormoni**.

L'intima struttura delle ghiandole endocrine e le caratteristiche degli ormoni presentano una straordinaria somiglianza in tutti i vertebrati. Le differenze riguardano soprattutto la forma, la collocazione anatomica, l'assenza o la presenza di alcune di queste ghiandole e la funzione che ormoni pressoché identici possono esplicare in organismi diversi.

Attraverso gli ormoni, il sistema endocrino svolge funzioni regolatrici del metabolismo, sui processi dell'accrescimento e della riproduzione (v. tab. 21.2).

■ Gli ormoni

Natura degli ormoni Gli **ormoni sono sostanze di natura chimica diversa** (steroidi, proteici o derivati da amminoacidi) che **hanno il compito di regolare le attività di tessuti e organi**.

Sono prodotti da ghiandole endocrine diverse, ma ciascun ormone è specifico e agisce su un determinato organo, detto **organo bersaglio**. Generalmente, l'organo bersaglio è distante dal luogo di produzione dell'ormone e viene raggiunto attraverso la circolazione sanguigna. Giunti all'organo bersaglio, gli ormoni attivano o disattivano enzimi già

presenti nel citoplasma, o inducono la sintesi di nuovi enzimi. La specificità dell'azione dell'ormone è possibile perché la molecola dell'ormone viene riconosciuta da un recettore dell'organo bersaglio.

La concentrazione degli ormoni nel sangue è mantenuta in

Tabella. 21.2 Sistema endocrino: ghiandole e relativi ormoni

GHIAIOLA	ORMONI SECRETI	FUNZIONI PRINCIPALI
ipotalamo	ormone antidiuretico (ADH)	promuove il riassorbimento dell'acqua da parte dei reni e delle ghiandole sudoripare; restringe il lume dei piccoli vasi sanguigni arteriosi
	ossitocina	nelle femmine stimola la contrazione dei muscoli uterini durante il parto, la secrezione del latte e comportamenti materni; nei maschi provoca l'eiaculazione
	fattori (ormoni) di liberazione e ormoni inibitori	i fattori (ormoni) di liberazione stimolano, quelli inibitori inibiscono, la secrezione di ormoni da parte dell'ipofisi anteriore
ipofisi anteriore (noipofisi)	ormone follicolo-stimolante (FSH)	nelle femmine stimola lo sviluppo del follicolo, la (ad-)secrezione di estrogeni e forse l'ovulazione; nei maschi stimola la spermatogenesi
	ormone luteinizzante (LH)	nelle femmine stimola l'ovulazione, lo sviluppo del corpo luteo e la secrezione di estrogeni e di progesterone; nei maschi stimola la secrezione di testosterone
	ormone tireotropo (TSH)	stimola la secrezione di tiroxina da parte della tiroide
	ormone della crescita (somatotropina)	stimola la crescita, la sintesi proteica e il metabolismo dei grassi; inibisce il metabolismo del glucosio
	ormone adrenocorticotropo (ACTH)	stimola la secrezione di ormoni, specialmente glucocorticoidi, da parte della corticale delle ghiandole surrenali
	prolattina	stimola la produzione e la secrezione di latte da parte delle ghiandole mammarie
tiroide	tiroxina	fa aumentare il tasso metabolico nella maggior parte delle cellule corporee, fa aumentare la temperatura corporea, regola la crescita e lo sviluppo
	calcitonina	inibisce la liberazione del calcio da parte delle ossa
paratiroidi	paratormone	stimola la liberazione del calcio da parte delle ossa; promuove l'assorbimento del calcio da parte dell'intestino; promuove il riassorbimento del calcio da parte dei reni
midollare delle ghiandole surrenali	adrenalina e noradrenalina	fanno aumentare i livelli di glucosio e degli acidi grassi nel sangue; fanno aumentare il tasso metabolico; fanno aumentare la frequenza e l'intensità delle contrazioni cardiache; provocano una costrizione dei vasi sanguigni
corticale delle ghiandole surrenali	glucocorticoidi	fanno aumentare la concentrazione del glucosio nel sangue; regolano il metabolismo dei carboidrati e quello dei grassi; hanno effetti antinfiammatori
	aldosterone	fa aumentare il riassorbimento dei sali da parte dei reni
	testosterone	provoca la mascolinizzazione dei caratteri sessuali secondari; favorisce la crescita

Tabella. 21.2 Sistema endocrino: ghiandole e relativi ormoni (segue)

GHIANDOLA	ORMONI SECRETI	FUNZIONI PRINCIPALI
pancreas	insulina	fa diminuire i livelli del glucosio nel sangue, aumentandone l'assorbimento da parte delle cellule e trasformandolo in glicogeno; regola il metabolismo dei grassi
	glucagone	trasforma il glicogeno in glucosio, facendo innalzare i livelli di glucosio nel sangue
ovaie	estrogeni	provocano la comparsa di caratteri sessuali secondari nelle femmine e la maturazione delle cellule uovo; promuovono lo sviluppo della mucosa che riveste la cavità dell'utero; hanno effetti generali sul metabolismo
	progesterone	stimola lo sviluppo della mucosa che riveste la cavità dell'utero e la formazione della placenta
testicoli	testosterone	stimola lo sviluppo degli organi genitali e la comparsa di caratteri sessuali secondari nei maschi; stimola la spermatogenesi e la crescita; ha effetti generali sul metabolismo
epifisi	melatonina	regola l'orologio biologico; può regolare l'inizio della pubertà

Tabella. 21.2 Altri organi che secernono ormoni

GHIANDOLA	ORMONI SECRETI	FUNZIONI PRINCIPALI
tratto digerente	secretina, gastrina, colecistochinina e altri ormoni	controllano la secrezione di muco, enzimi e sali nel tratto digerente; regolano la peristalsi
rene	renina	agisce sulle proteine del sangue per produrre un ormone (l'angiotensina) che regola la pressione sanguigna
	eritropoietina	attiva una proteina del sangue a stimolare la sintesi dei globuli rossi nel midollo osseo
cuore	ormone natriuretico atriale	fa aumentare l'escrezione di sali e acqua da parte dei reni; fa abbassare la pressione sanguigna

equilibrio dalla continua inattivazione svolta dal fegato (v. a p. 226), che si oppone alla altrettanto continua produzione a opera delle ghiandole.

■ Il sistema endocrino nell'uomo

Nell'uomo sono presenti le seguenti ghiandole endocrine:

- ipofisi;
- tiroide;
- paratiroidi;
- ghiandole surrenali (corticale e midollare);
- pancreas endocrino;
- gonadi, o ghiandole sessuali (testicolo e ovaio);
- timo (organo linfoide attivo soprattutto nell'infanzia, che si atrofizza progressivamente dopo la pubertà);
- epifisi.

Funzioni endocrine svolgono anche l'ipotalamo, talune cellule del tratto digerente, il cuore, i reni. Durante la gravidanza, la placenta (agisce come organo endocrino temporaneo, regolando l'adattamento del corpo materno alla gestazione e al parto.

■ Sistema endocrino e sistema nervoso

Le funzioni delle ghiandole endocrine sono strettamente integrate tra loro e inoltre esistono connessioni anatomiche e funzionali tra il sistema endocrino e il sistema nervoso centrale e periferico: ciò avviene sia attraverso la midollare delle ghiandole surrenali, che secerne ormoni (adrenalina e noradrenalina) i quali sono anche neurotrasmettitori, sia attraverso l'ipotalamo; da quest'ultima struttura cerebrale, le cui funzioni sono essenziali per l'omeostasi e per l'adattamento dell'organismo all'ambiente, vengono secrete speciali sostanze che hanno la proprietà di stimolare o inibire l'attività dell'ipofisi, delle gonadi, della tiroide e della corteccia surrenale.

Funzione
delle ghiandole
surrenali
e dell'ipotalamo

GLOSSARIO

Apparato vestibolare

Strutture situate nell'orecchio interno specializzate nell'avvertire movimenti e cambiamenti di posizione della testa. È composto da tre canali semicircolari, dal sacculo e dall'utricolo.

Cervelletto

Struttura cerebrale distinta, fissata alla parte posteriore del tronco encefalico, preposta al coordinamento dell'attività muscolare e al mantenimento dell'equilibrio.

Cervello

Parte dell'encefalo composta da due emisferi cerebrali formati da uno strato esterno di sostanza grigia (corpi cellulari), ripiegato in numerose circonvoluzioni (corteccia cerebrale), e uno strato interno di sostanza bianca (fibre nervose).

Encefalo

Parte del sistema nervoso centrale contenuta nel cranio. È il principale centro di coordinamento dell'attività nervosa: riceve informazioni dagli organi di senso o dai

neuroni afferenti, le integra ed elabora una risposta che trasmette agli organi effettori. È formato da cervello, corpo calloso, talamo e ipotalamo, cervelletto, tronco encefalico.

Ganglio

Massa di tessuto nervoso contenente numerosi corpi cellulari. Si trova negli invertebrati (per esempio, gangli cefalici) e nei vertebrati (ganglio della radice dorsale).

Ghiandole endocrine

Ghiandole a secrezione interna: versano nel sangue i loro prodotti (ormoni).

Impulso nervoso

Stimolo elettrico che viaggia lungo la fibra nervosa. Consiste in un flusso di ioni attraverso la membrana dell'assone ed è generato dall'improvvisa inversione della carica elettrica della cellula.

Ipotalamo

Regione dell'encefalo situata sotto il talamo, preposta alla regolazione di molti processi fisiologici.

segue

Lingua

Organo muscolare della cavità boccale, preposto a masticazione, deglutizione, fonazione e ricezione delle informazioni gustative (bottoni gustativi).

Midollo allungato, o bulbo

Parte del tronco encefalico da cui originano 12 paia di nervi cranici. Regola la respirazione, il battito cardiaco, la pressione sanguigna e altre attività involontarie.

Midollo spinale

Parte del sistema nervoso centrale, racchiusa nella colonna vertebrale, da cui fuoriescono 31 paia di nervi spinali. Consiste di una parte centrale di sostanze grigia (corpi cellulari) circondata da sostanza bianca (fibre nervose).

Naso

Organo preposto alla ricezione delle informazioni olfattive. Inoltre filtra l'aria inspirata, umidificandola e riscaldandola.

Neurone

Cellula nervosa costituita da un corpo cellulare (pirenoforo), numerosi dendriti e un lungo assone. È specializzata nella conduzione dell'impulso nervoso che riceve dai recettori o da altri neuroni. Può essere sensoriale (afferente), motorio (efferente) o associativo.

Occhio

Organo della vista, provvisto di cellule fotorecetttrici (coni e bastoncelli).

Orecchio

Organo specializzato nella ricezione dei suoni e nel mantenimento dell'equilibrio (apparato vestibolare). È formato da orecchio esterno, medio e interno.

Ormoni

Sostanze di varia natura chimica che rego-

lano l'attività di organi e tessuti specifici (organi bersaglio).

Pelle, o cute

Rivestimento del corpo contenente ghiandole (sebacee e sudoripare) e recettori (sensibili al dolore, alla temperatura e alla pressione).

Rete nervosa

Sistema nervoso rudimentale, formato da neuroni diffusi in tutto il corpo. È tipica degli animali a simmetria raggiata.

Sinapsi

Giunzione specializzata per la trasmissione dell'impulso nervoso da un neurone a un altro o a organi effettori. Dalla terminazione presinaptica viene liberato un neurotrasmettitore che, attraversata la fessura sinaptica, si lega a recettori posti sulla terminazione postsinaptica ripristinando l'impulso nervoso.

Sistema nervoso centrale

Parte del sistema nervoso costituita da encefalo e midollo spinale.

Sistema nervoso periferico

Parte del sistema nervoso costituita da nervi efferenti e afferenti. Si distinguono il sistema nervoso somatico e il sistema nervoso vegetativo, a sua volta diviso in simpatico e parasimpatico.

Talamo

Parte dell'encefalo situata in profondità, poco al di sopra del tronco encefalico. È un importante centro di trasmissione delle informazioni sensoriali che fluiscono verso la corteccia cerebrale.

Tronco encefalico

Prolungamento dell'encefalo che comprende il mesencefalo, il midollo allungato, o bulbo, e il ponte.

TEST DI VERIFICA

1 Gli assoni dei neuroni sono di colore bianco perché sono:

- a** avvolti dalla guaina mielinica;
- b** ricoperti dai nodi di Ranvier;
- c** circondati dalle cellule nervose.

2 I neuroni afferenti:

- a** conducono lo stimolo nervoso dal cervello all'organo effettore;
- b** attivano la risposta adeguata ai segnali che ricevono;
- c** ricevono gli impulsi dai recettori.

3 L'organo del Corti:

- a** trasmette il segnale acustico al sistema nervoso centrale;
- b** trasmette informazioni sulla posizione della testa e sui suoi movimenti;
- c** entrambe le risposte sono corrette.

4 Le onde sonore che entrano nel condotto uditivo esterno fanno vibrare:

- a** la membrana del timpano;
- b** la finestra ovale;
- c** il martello.

5 Come viene prodotto il potenziale d'azione?

6 Dove viene riversato il prodotto delle ghiandole endocrine?

7 In quale modo sono in relazione il sistema nervoso e quello endocrino?

R

1 a; 2 c; 3 a; 4 a; 5 v. par. 21.2;
6 v. par. 21.11; 7 v. par. 21.11.

22 Riproduzione e sviluppo embrionale negli animali

La **riproduzione** è il processo di generazione di nuovi individui che consente la perpetuazione della specie. Dalla semplice scissione attuata dagli organismi più semplici, gli animali hanno sviluppato evolutivamente una nuova strategia che prevede la fusione del materiale genetico di due cellule specializzate, i gameti. La cellula che ne deriva subisce complesse trasformazioni, che vanno sotto il nome di **sviluppo embrionale**, culminanti nella formazione di un nuovo individuo capace di vita autonoma.

22.1 Strategie riproduttive

La riproduzione
asessuata

Gli animali si riproducono per via asessuata o sessuata. La **riproduzione asessuata** (o **agamica**) consiste nella generazione di nuovi individui attraverso la divisione mitotica (v. a p. XXX) di una parte dell'individuo genitore. Gli individui che derivano da tale tipo di riproduzione sono geneticamente identici ai genitori, dal momento che non avviene nessuna ricombinazione con geni di individui differenti. La riproduzione asessuata può avvenire per scissione, gemmazione e partenogenesi (v. tab. 22.1).

La riproduzione
sessuata

La **riproduzione sessuata** (o **gamica**) porta alla generazione di un nuovo individuo grazie alla fusione di due gameti (v. par. 22.2), rispettivamente maschile e femminile. Questo tipo di riproduzione passa attraverso la ricombinazione genica, perciò produce individui non identici ai genitori: au-

Tabella 22.1 Principali modalità di riproduzione

MODALITÀ	DESCRIZIONE	ORGANISMI
RIPRODUZIONE ASESSUATA		
scissione	divisione in due parti uguali dell'organismo (pluricellulari)	poriferi; celenterati; anellidi
gemmazione	formazione di una protuberanza sull'organismo genitore e suo distacco come nuovo individuo	funghi (lieviti); protozoi; poriferi; celenterati
partenogenesi	sviluppo di un uovo diploide non fecondato; produce femmine diploidi	insetti (afidi); (in api, vespe, formiche, la partenogenesi avviene in uova aploidi e produce maschi aploidi)
RIPRODUZIONE SESSUATA		
gametogamia	fusione di due gameti	protozoi; funghi; piante; animali pluricellulari

mentando notevolmente la variabilità della specie, la riproduzione sessuata risulta favorevole qualora si verifichino condizioni ambientali avverse o mutevoli.

In alcune specie è possibile che individui appartenenti a generazioni diverse si riproducano in modo diverso: in tal modo si alternano riproduzione sessuata e riproduzione asessuata e si parla di **alternanza di generazioni**. Nei celenterati l'alternanza di generazione avviene tra uno stadio di larva natante (medusa), che produce i gameti, e l'adulto fisso (polipo), che si riproduce agamicamente.

Gli individui di alcune specie (lombrichi, tenia, lumache) producono ambedue i tipi di gameti. Questa condizione è nota come **ermafroditismo** e facilita la riproduzione di animali dotati di scarsa mobilità, o che spesso si trovano isolati da altri individui della stessa specie.

L'alternanza di generazioni

L'ermafroditismo

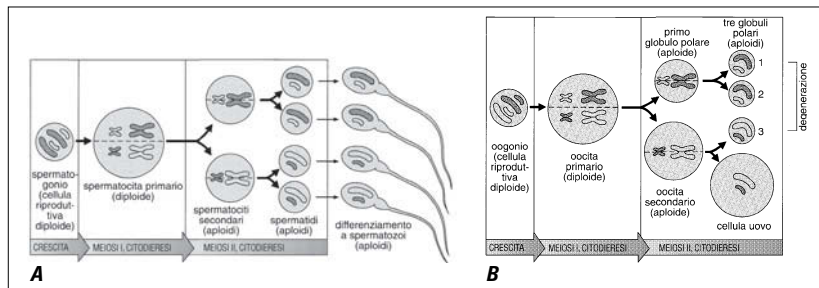
22.2 I gameti

I **gameti** sono cellule aploidi (cioè con metà del numero normale di cromosomi), che vengono prodotte attraverso il processo di gametogenesi: a partire da cellule riproduttive diploidi (gli spermatogoni e gli ogoni) si formano rispettivamente gli spermatozoi (spermatogenesi) e le cellule uovo (oogenesi) (v. fig. 22.1).

I **gameti maschili (spermatozoi)** sono piccoli, costituiti da una testa e una coda molto allungata e mobile a forma di flagello, necessaria per gli spostamenti in ambiente acquatico o nelle vie genitali femminili. La testa è formata quasi per intero da un nucleo contenente DNA e ricoperto da un cappuccio, detto **acrosoma**, contenente enzimi che facilitano la penetrazione dello spermatozoo nella cellula uovo. Gli spermatozoi si formano all'interno di organi specializzati (gonadi maschili, o testicoli).

Figura 22.1

Schema della gametogenesi. Nella spermatogenesi (A) uno spermatogonio si differenzia in spermatocita primario, che dopo due divisioni meiotiche produce quattro spermatozoi uguali. Nella oogenesi (B) un oogonio si differenzia in oocita primario che, dopo due divisioni meiotiche in cui il citoplasma viene ripartito in modo diseguale, produce una cellula uovo e tre piccoli globuli polari che regrediscono.



I gameti femminili

I **gameti femminili (cellule uovo)** sono più voluminosi e poco mobili. Nel loro citoplasma si distinguono un citoplasma formativo, a spese del quale si formerà l'embrione, e un citoplasma nutritivo (tuorlo, o vitello), che fornirà nutrimento all'embrione; il tuorlo contiene proteine, lipidi e vitamine; poiché ha peso specifico maggiore del citoplasma, tende ad accumularsi in una regione dell'uovo, detta polo vegetativo; il citoplasma formativo e il nucleo si trovano al polo opposto (polo animale), che costituisce la zona in cui l'embrione inizia il suo accrescimento. Le cellule uovo si formano entro le gonadi femminili (ovari).

22.3 Fecondazione

Fecondazione
esterna
e fecondazione
interna

La fecondazione consiste nella fusione di due gameti (uno spermatozoo e una cellula uovo), ciascuno proveniente da un individuo genitore, e porta alla formazione dello **zigote**, la cellula diploide da cui si svilupperà il nuovo organismo.

La fecondazione può essere esterna o interna. Nella **fecondazione esterna** l'incontro dei gameti avviene in acqua e i gameti devono essere prodotti in grande quantità, poiché molti non riescono a incontrarsi. Nella **fecondazione interna** lo spermatozoo viene introdotto nelle vie genitali femminili: sono perciò necessari apparati riproduttori specializzati per l'introduzione e la conservazione degli spermatozoi. Nel punto in cui il primo spermatozoo tocca la superficie della cellula uovo, si forma immediatamente un'estroflessione del citoplasma (**cono di fecondazione**), che ingloba lo spermatozoo e, ritirandosi, lo porta all'interno della cellula uovo. Quasi contemporaneamente avviene una serie di reazioni che hanno lo scopo di rafforzare la membrana cellulare, per impedire la penetrazione nella cellula uovo di altri spermatozoi dopo l'ingresso del primo.

Reazioni dell'uovo

22.4 Apparato riproduttore umano

L'apparato riproduttore dell'uomo, di seguito descritto da un punto di vista anatomico, esemplifica nei tratti generali gli apparati riproduttori che caratterizzano i mammiferi.

■ Apparato riproduttore maschile

L'apparato riproduttore maschile comprende due organi ghiandolari, i testicoli, un sistema di condotti per l'emissione dello sperma (vie spermatiche) e il pene (fig. 22.2).

I **testicoli**, contenuti in una sacca membranosa chiamata **scroto**, sono i due organi che producono gli spermatozoi.

Testicoli

Sono costituiti da circa 250 lobuli, ciascuno dei quali contiene 2-3 **tubuli seminiferi** che confluiscono in un unico grosso canale, l'**epididimo**. L'epididimo porta al **dotto deferente** che risale il canale inguinale.

Nei tubuli seminiferi avviene la spermatogenesi e viene secreto l'ormone maschile testosterone, responsabile della maturazione degli spermatozoi, dello sviluppo degli organi genitali e dei caratteri sessuali secondari propri del sesso maschile durante la pubertà.

Una volta maturi, gli spermatozoi risalgono nel dotto deferente, che prosegue nell'**uretra**, un canale comune all'apparato escretore, che decorre dalla vescica urinaria fino all'estremità del **pene**, l'organo erettile deputato all'accoppiamento.

Il pene è costituito da due organi vascolari, i **corpi cavernosi**, e da una formazione terminale, detta **glande**, dove sbocca l'uretra e che è ricoperta da cute retrattile, il **prepuzio**, al quale è unita da un lembo chiamato frenulo. L'erezione del pene ha luogo quando i corpi cavernosi si riempiono di sangue in seguito a stimoli erogeni.

Lo **sperma**, il liquido eiaculato dal pene, contiene gli spermatozoi e le secrezioni di tre ghiandole accessorie che si trovano lungo le vie spermatiche: le vescicole seminali, la prostata e le ghiandole bulbouretrali. Le vescicole seminali fungono da serbatoi di raccolta dello sperma e, insieme alla prostata, secernono sostanze che entrano a far parte del li-

Pene

Sperma

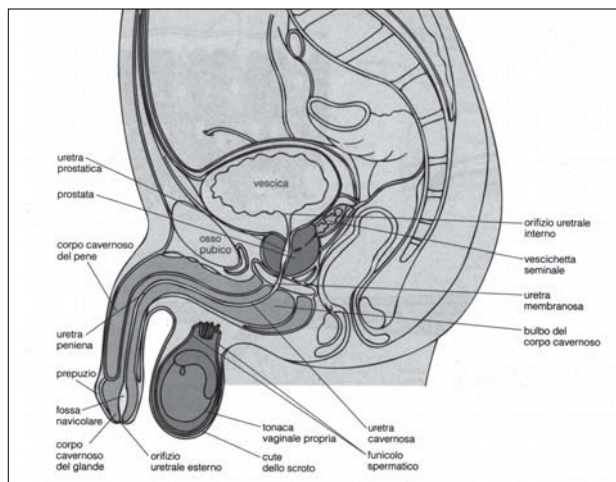


Figura 22.2
Apparato riproduttore maschile.

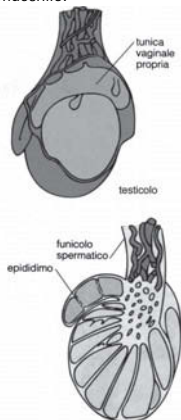
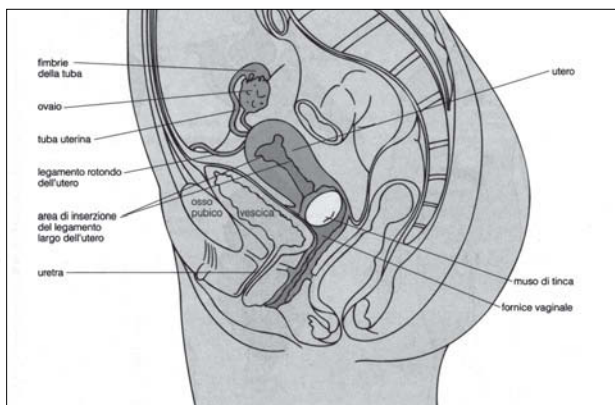
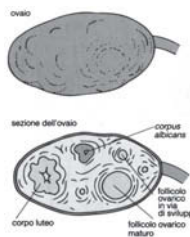


Figura 22.3

Apparato riproduttore femminile.



quido seminale, accrescendo la vitalità degli spermatozoi e agevolando la loro risalita lungo le vie genitali femminili. Le ghiandole bulbouretrali secernono sostanze ad azione lubrificante che favoriscono la penetrazione.

■ Apparato riproduttore femminile

L'apparato riproduttore femminile è formato da due organi ghiandolari, le ovaie, dall'utero e da un sistema di doti che mettono in comunicazione le ovaie con la vagina (fig. 22.3) Le due **ovaie** sono formate da una zona periferica contenente numerose cavità, i **follicoli**, in cui si sviluppa la cellula uovo, e da una zona centrale ricca di vasi. Le ovaie svolgono anche un'importante funzione endocrina, secernendo estrogeni e progesterone, ormoni coinvolti nella regolazione del ciclo mestruale (v. riquadro a fronte).

Lateralmente alle ovaie si trovano le **tube di Falloppio** (o tube uterine), provviste all'estremità rivolta verso le ovaie di frange cigliate, dette fimbrie, destinate a raccogliere la cellula uovo rilasciata durante l'ovulazione.

Le tube proseguono fino all'**utero**, l'organo cavo in cui si annida la cellula uovo una volta fecondata. La struttura della parete uterina presenta una tunica esterna (perimetrio), una tunica intermedia muscolare (miometrio) e una tunica mucosa interna (endometrio), dotata di ghiandole tubulari, che si modifica durante il ciclo mestruale.

Nell'utero si distinguono un fondo, dove sboccano le tube, un restringimento intermedio e il collo (o cervice uterina) che si affaccia all'estremità superiore della **vagina**. Questa è un condotto muscolo-membranoso che accoglie il pene e

Ovaie

Tube di Falloppio

Utero

Vagina e vulva

CICLO MESTRUALE E OVULAZIONE

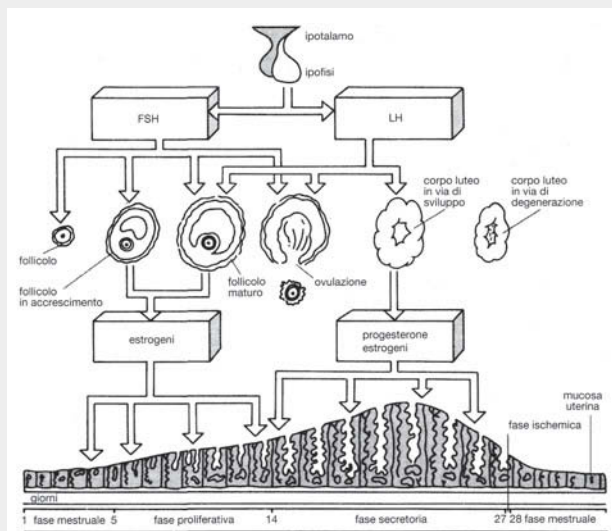
Il ciclo mestruale è un processo fisiologico della donna in età feconda, caratterizzato da periodiche modificazioni dell'endometrio per l'azione di vari ormoni prodotti dall'ipotalamo, dall'ipofisi e dalle ovaie (v. figura). Dura in media 28 giorni ed è suddiviso in tre fasi: fase proliferativa (5° - 14° giorno), fase premenstruale, o secretoria (15° - 28° giorno), e fase mestruale (28° - 5° giorno).

Durante la **fase proliferativa** inizia la produzione di follicoli da parte delle ovaie: uno di essi è destinato a maturare e a liberare una cellula uovo. In questa fase l'endometrio si sviluppa progressivamente per effetto degli ormoni estrogeni prodotti dal follicolo in maturazione; quest'ultimo viene stimolato alla secrezione dagli ormoni follicolostimolante (FSH) e luteinizzante (LH) secreti dall'ipofisi. Questa fase termina con l'**ovulazione**, che consiste nella liberazione della cellula uovo nella tuba in seguito alla rottura del follicolo. A

questo punto la cellula uovo può essere fecondata.

Nella **fase premenstruale**, o secretoria, avviene la trasformazione di ciò che resta del follicolo in corpo luteo, una formazione che secerne grandi quantità di estrogeno e progesterone. Questi inibiscono l'ulteriore liberazione di FSH e LH, impedendo così la maturazione di un nuovo follicolo. L'endometrio sviluppa progressivamente un'estesa rete di vasi sanguigni che permettono l'annidamento della cellula uovo fecondata. Se la fecondazione non avviene l'endometrio si sfalda e i vasi sanguigni si rompono.

Durante la **fase mestruale** il miometrio si contrae ripetutamente per eliminare i frammenti di endometrio e la cellula uovo non fecondata (mestruazione). Scomparsa il corpo luteo, l'ipotalamo e ipofisi riprendono a produrre FSH e LH, che stimolano la maturazione di un nuovo follicolo avviando un nuovo ciclo mestruale.



Il ciclo mestruale.

riceve lo sperma; termina con la **vulva**, la porzione più esterna dell'apparato riproduttore, formata da due pliche cutanee verticali (**grandi labbra**) all'interno delle quali si trovano due pliche più piccole (**piccole labbra**) che circondano l'orifizio vaginale. Anteriormente a queste si trova il **clitoride**, piccolo organo erettile omologo del pene maschile.

22.5 Sviluppo dell'embrione e organogenesi

La cellula uovo fecondata costituisce lo zigote, la cellula che, attraverso processi di divisione, differenziamento e accrescimento, dà origine al nuovo individuo.

Le fasi dello sviluppo

Lo sviluppo embrionale avviene attraverso le fasi di segmentazione, gastrulazione e organogenesi. Inoltre hanno un ruolo importante quattro membrane, chiamate annessi embrionari, che nutrono e proteggono l'embrione.

La descrizione che segue fa riferimento allo sviluppo embrionale nell'uomo.

■ Segmentazione

Il primo stadio dello sviluppo embrionale, detto **segmentazione**, inizia lungo la tuba di Falloppio e comporta numerose divisioni cellulari dello zigote. Dapprima si forma un ammasso tondeggianti pieno di cellule (**morula**), poi una struttura cava all'interno (**blastocisti**), che aderisce all'utero e si annida nell'endometrio. In questa fase non si ha accrescimento, ma solo una riorganizzazione interna delle cellule.

■ Gastrulazione e organogenesi

Lo stadio immediatamente successivo è detto **gastrulazione**, in quanto comporta la formazione di una **gastrula**. Nella gastrula le cellule dell'embrione sono disposte a formare tre strati di tessuto, detti **foglietti embrionari**: ectoderma, endoderma e mesoderma; da questi ultimi traggono origine tutti i tessuti. Durante questa fase si assiste a un aumento delle reazioni metaboliche e alla sintesi di molte nuove proteine. Lo sviluppo embrionale si considera concluso intorno all'ottava settimana, dopo di che inizia l'organogenesi e l'embrione prende il nome di feto.

Foglietti embrionari

L'**organogenesi** è l'insieme dei processi di formazione degli organi nell'embrione a partire dai tre foglietti embrionari (v. tab. 22.2).

■ Annessi embrionari e placenta

Gli annessi embrionari sono quattro membrane prodotte dall'embrione stesso:

Tabella. 22.2 Organogenesi*

ectodema	epidermide, ghiandole cutanee (sudoripare, sebacee, mammarie), annessi cutanei (peli, unghie) • bocca, smalto dei denti, adenoipofisi • apertura anale • timo, paratiroide, orecchio medio e tromba di Eustachio, tonsille • organo olfattorio, organo stato-acustico, organo della linea laterale, organi di senso • cristallino dell'occhio • emisferi cerebrali, epifisi, retina dell'occhio, neuroipofisi • sensibilità visiva • cervello, midollo allungato • midollo spinale • gangli nervosi, midollare delle ghiandole surrenali, parti dello scheletro del cranio, cartilagini viscerali
mesoderma	corda dorsale • mesenchima • derma cutaneo • muscolatura del tronco • corpi vertebrali • apparato escretore • midollare delle gonadi • gonodotti • corticale delle ghiandole surrenali • muscoli della faccia, della mandibola e muscolatura branchiale, scheletro e muscolatura degli arti, pericardio, corticale delle gonadi • muscolatura dei visceri, cuore, elementi del sangue
endoderma	intestino primitivo • faringe, tiroide • mucosa della trachea, dei bronchi e dei polmoni • esofago • stomaco • intestino, fegato, cistifellea, pancreas • allantoide, parte della vescica urinaria

* derivazione degli organi dai foglietti embrionali e dagli organi primitivi nei vertebrati

- l'**amnios** avvolge l'embrione e lo racchiude in un sacco ri- Amnios
pieno di liquido (liquido amniotico);
 - il **sacco vitellino** (che negli altri vertebrati contiene il tuor- Sacco vitellino
lo) fornisce le sostanze nutritive necessarie all'embrione fino alla completa formazione della placenta;
 - il **corion** è formato da sottili estroflessioni vascolarizzate Corion
(villi coriali) che sono a contatto con l'endometrio e concorrono a formare la placenta;
 - l'**allantoide** è un'estroflessione dell'intestino dell'embri- Allantoide
one che si fonde con i villi coriali, vascolarizzandoli.
- La **placenta** è l'organo attraverso cui l'ossigeno e le so- Placenta
stanze nutritive passano dal sangue materno a quello fetale. È costituita da tessuti fetali (villi coriali e parte dell'allantoide) e materni (endometrio): i vasi sanguigni dell'endometrio si rompono e formano delle lacune nelle quali si raccoglie il sangue materno e in cui penetrano i villi coriali; all'interno di questi ultimi si ramificano i vasi sanguigni del cordone ombelicale (due arterie e una vena ombelicale fetale). In questo modo il sangue materno e quello fetale non si mescolano, ma i rispettivi vasi sanguigni scorrono abbastanza vicini da consentire il passaggio di nutrienti, ossigeno e prodotti di rifiuto.

La **placenta** svolge anche un importante ruolo protettivo contro batteri e virus: gli anticorpi materni la attraversano e proteggono il feto, fornendogli un'immunità passiva che permane anche per qualche mese dopo la nascita. Infine, la placenta secerne ormoni che controllano il decorso della gravidanza fino alla nascita.

GLOSSARIO

Annessi embrionari

Membrane prodotte dall'embrione, deputate alla sua nutrizione e protezione; sono il corion, l'amnios, l'allantoide e il sacco vitellino.

Apparato riproduttore

Insieme delle strutture anatomiche che nel maschio e nella femmina sono deputate alla riproduzione.

Fecondazione

Fusione di due gameti diversi, uno maschile (spermatozoo) e uno femminile (cellula uovo). È esterna se i gameti si incontrano nell'acqua, al di fuori del corpo della femmina; è interna se gli spermatozoi vengono introdotti nelle vie genitali femminili.

Gameti

Cellule sessuali aploidi prodotte all'interno dei testicoli (spermatozoi) o delle ovaie (cellule uovo), attraverso il processo di spermatogenesi o di oogenesi.

Mestruazione

Flusso di sangue e frammenti di tessuto dell'endometrio, che si verifica quando la cellula uovo non è stata fecondata.

Ovaie

Organi dell'apparato riproduttore femminile, in cui si compie l'oogenesi; producono ormoni che regolano il ciclo mestruale.

Placenta

Organo specializzato per il trasporto di ossigeno e nutrienti dal sangue materno a quello fetale; è formata da tessuti fetali (villi coriali, allantoide) e materni (endometrio).

Riproduzione

Processo biologico attraverso il quale viene assicurato il perpetuarsi della specie; è asessuata quando la discendenza origina dalla semplice divisione cellulare di un unico genitore (scissione, gemmazione, partenogenesi); è sessuata se si verifica la fusione di due gameti, ognuno proveniente da un genitore.

Sviluppo

Insieme di processi in seguito ai quali lo zigote si trasforma in individuo capace di vita autonoma; comprende le fasi di segmentazione, gastrulazione e organogenesi.

Testicoli

Organi dell'apparato riproduttore maschile nei quali avviene la spermatogenesi.

TEST DI VERIFICA

- 1 La partenogenesi è:**
a una forma di riproduzione asessuata;
b una fase di sviluppo embrionale;
c una forma di riproduzione gamica.

- 2 La gametogenesi è:**
a una forma di riproduzione agamica;
b una forma di riproduzione sessuata;
c il processo di riproduzione di spermatozoi e cellule uovo;
d il processo di riproduzione delle cellule aploidi che assicura la riproduzione sessuata.

- 3 Come si chiamano i gameti maschili ?**

- 4 Che funzione hanno i testicoli?**

- 5 Dove si forma la cellula uovo nella donna?**
a nelle tube di Falloppio;
b nell'utero;
c nei follicoli.

- 6 A cosa serve la placenta?**

R

1 a; 2 d; 3 par. 22.2; 4 par. 22.4; 5 c; 6 par. 22.5.

23 Il sistema immunitario

L'organismo è sottoposto continuamente all'attacco di agenti esterni, che possono danneggiarne l'integrità, e all'infiltrazione di microrganismi patogeni. Oltre a una **barriera fisica esterna** costituita dalla pelle e dalle mucose, l'organismo dispone di un mezzo di difesa interno contro le infezioni, imperniato sul **sistema immunitario**; questo è basato prevalentemente sull'attività di diversi tipi di **globuli bianchi** (leucociti) altamente specializzati, che attraverso un sistema di comunicazione molto sofisticato dirigono e attuano una difesa modulata ed efficace.

23.1 I sistemi di difesa dell'organismo

La difesa dell'organismo contro l'aggressione dall'esterno da parte di microrganismi patogeni (virus, batteri, protozoi, funghi) o di altre sostanze estranee avviene a tre livelli:

1. mediante una **barriera fisica esterna** (cute e mucose), che impedisce l'ingresso ai microrganismi (v. riquadro);
2. mediante **difese interne non specifiche**, che si esplicano attraverso la capacità, presente nell'organismo dalla nascita (immunità innata), di riconoscere immediatamente certi microrganismi come estranei e di distruggerli;
3. me-

LE BARRIERE FISICHE

La **cute** (v. cap. 21 a p. 240) è in grado di fornire una valida barriera protettiva contro la penetrazione di sostanze e agenti patogeni per le sue diverse proprietà: lo strato esterno di cellule morte (strato corneo) contiene cheratina, una sostanza impermeabile all'acqua, a molte sostanze, specie idrosolubili, e agli enzimi secreti da alcuni tipi di batteri; le cellule della pelle si riproducono frequentemente per mitosi riparando velocemente eventuali danni; il sebo e il sudore hanno, tra l'altro, un forte potere battericida.

Le **mucose** sono membrane epiteliali che rivestono la superficie delle cavità corporee comunicanti direttamente o indirettamente con l'esterno (vie respiratorie, digestive, riproduttive e urinarie).

La mucosa è costituita da uno strato di epitelio, uno strato di tessuto connettivo, che sostiene l'epitelio, ricco di fibre elastiche e linfociti, e un sottile strato di tessuto muscolare; sono presenti inoltre cellule mucipare, che secernono muco. Il muco, oltre a intrappolare fisicamente gli agenti estranei, contiene enzimi antibatterici come il lisozima, che distrugge la parete batterica. Nell'apparato respiratorio l'epitelio è provvisto anche di ciglia, per il trasporto del muco e l'allontanamento delle sostanze estranee.

Molte secrezioni, come la saliva e le lacrime, che contengono lisozima, l'acido cloridrico del succo gastrico e l'acido lattico secreto dalle mucose genitali hanno azione battericida.

dianete un dispositivo di **difesa interna specifico**, cioè diretto contro un determinato microrganismo; questo meccanismo di difesa interviene in un secondo tempo, quando i meccanismi di difesa dell'immunità innata non riescono a bloccare gli agenti infettivi: questo dispositivo è in grado di produrre una risposta immunologica, della quale l'organismo conserva una memoria (immunità acquisita o adattativa).

■ Il sistema immunitario

Le difese interne non specifiche e specifiche formano nel loro complesso il **sistema immunitario**. I suoi principali costituenti sono i globuli bianchi o leucociti.

I leucociti

I **leucociti** derivano, come tutte le cellule del sangue, da cellule staminali indifferenziate, presenti nel midollo osseo e nel tessuto linfoide. I leucociti intervengono in modo differente nella difesa dell'organismo: alcuni sono in grado di fagocitare, cioè inglobare l'agente esterno e distruggerlo, e sono detti perciò fagociti; altri agiscono indirettamente liberando diverse sostanze. Tutti i leucociti possono cambiare forma e, ove occorra, uscire dal circolo sanguigno attraverso le pareti dei vasi per combattere gli agenti invasori.

Tipi di leucociti

I leucociti possono essere di vari tipi (v. fig. 23.1):

- **granulociti**, che in base alle granulazioni del citoplasma si dividono in eosinofili, basofili e neutrofili;
- **monociti**, che danno origine ai macrofagi, i quali fagocitano particelle relativamente grandi come piccoli organismi e cellule tumorali;
- **cellule natural killer**, che rappresentano una piccola percentuale di leucociti formati nel midollo osseo e presenti nel sangue e nella milza; liberano proteine che distruggono le cellule;
- **linfociti**, che possono maturare nel timo (linfociti T) o nel midollo osseo (linfociti B).

23.2 Le difese interne non specifiche

Quando la prima barriera esterna viene infranta, a causa, per esempio, di una ferita, attraverso la lesione dei tessuti possono riuscire a penetrare dei microrganismi. Intervengono allora le **difese interne non specifiche**, che agiscono in modo generico contro qualunque agente riconosciuto come estraneo al corpo, con una risposta infiammatoria e azioni di fagocitosi da parte dei macrofagi e di attacco da parte di leucociti natural killer.

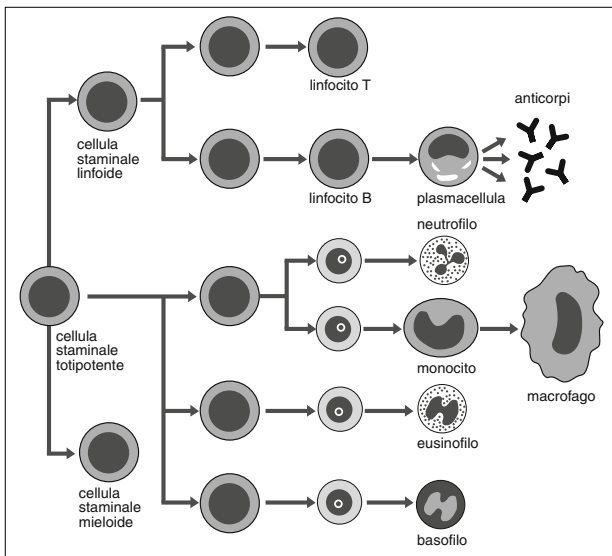


Figura 23.1
Le principali cellule
del sistema immunitario.

■ La risposta infiammatoria

La lesione di un tessuto provoca un'immediata **reazione infiammatoria**. Le cellule ferite liberano sostanze, come l'istamina, che provocano una trasformazione dei tessuti: i vasi sanguigni si dilatano (e la zona ferita diventa rossa), aumenta la permeabilità ai fluidi (i tessuti diventano gonfi) e aumenta il flusso sanguigno (la parte diventa calda). Se la ferita ha danneggiato i vasi sanguigni, inizia anche il processo di coagulazione del sangue. Altre sostanze o mediatori chimici liberati dai granulociti basofili e dai tessuti che stanno morendo "chiamano" intanto le cellule di attacco aspecifico.

■ L'attacco aspecifico

L'attacco è operato prevalentemente da due tipi di leucociti, i **fagociti** e le **cellule natural killer**, e dalle sostanze da loro prodotte. Terminata la loro azione, i leucociti muoiono e partecipano, insieme a leucociti vivi, batteri e frammenti di tessuto a produrre il pus che si forma attorno a una ferita.

I **fagociti** sono tutte le cellule in grado di fagocitare (inglobare) e quindi distruggere cellule e particelle estranee in modo diretto; si trovano lungo i vasi sanguigni dei principali organi e filtrano le particelle che passano, fra cui globuli rossi morti e frammenti di cellule. Usano la rete dei capillari per

Fagociti

Granulociti neutrofili	spostarsi dove si sono introdotti corpi estranei; sono infatti capaci di muoversi mediante pseudopodi e attraversare così le pareti dei vasi. Comprendono i granulociti neutrofili , che distruggono particelle relativamente piccole, come i batteri, e i macrofagi , capaci di inglobare agenti estranei relativamente grandi, come cellule tumorali e parassiti unicellulari e pluricellulari. I macrofagi derivano dai monociti, prodotti dal midollo osseo; giungono nel sangue dove rimangono per circa un giorno, per poi migrare nei tessuti, dove vivono per vari mesi.
Macrofagi	
Cellule natural killer	

■ Le sostanze prodotte dai leucociti

Il lisozima I macrofagi e i granulociti secernono **lisozima**, enzima in grado di distruggere la membrana batterica, ed enzimi lisosomiali.

Le interleuchine Le sostanze più importanti secrete dai macrofagi sono tuttavia le **interleuchine** (il nome significa “tra i leucociti”), proteine che favoriscono l’attivazione di altri leucociti: in questo modo una sola cellula attiva può guidare l’attività di un altro leucocita e regolarne l’intensità e la direzione. Le interleuchine costituiscono uno dei principali meccanismi della comunicazione tra cellule immunitarie, un vero e proprio linguaggio con cui ognuna di queste molecole promuove e coordina le attività delle altre cellule.

In alcuni casi le interleuchine funzionano da veri e propri ormoni e attraverso la circolazione sanguigna raggiungono il cervello e il midollo. L'**interleuchina 1**, secreta dai macrofagi in caso di infezione, è una sostanza pirogena, che raggiunge l'ipotalamo anteriore e provoca la febbre. Anche l'aumento della temperatura corporea è un mezzo di difesa dell'organismo, perché fa aumentare l'attività dei macrofagi e diminuire la crescita dei batteri.

L'**interleuchina 2** è un trasmettitore cellula-cellula, il principale fattore di crescita dei linfociti T (v. par. 23.3).

Altre interleuchine promuovono la moltiplicazione dei fibroblasti e quindi favoriscono la guarigione delle ferite, una delle porte d'ingresso degli agenti patogeni.

■ Il riconoscimento delle cellule del proprio corpo

Le sostanze che i macrofagi sono in grado di fagocitare sono molto varie: Possono essere batteri, residui di cellule mor-

te, sostanze tossiche, chimiche e minerali, introdotte nell'organismo. **I macrofagi e tutte le cellule immunitarie non si rivolgono invece contro le cellule vitali dell'organismo** di cui fanno parte, perché sono capaci di riconoscere delle particolari molecole che si trovano sulla superficie delle cellule e permettono di identificarle come facenti parti dello stesso organismo; queste molecole sono le **proteine del complesso maggiore di istocompatibilità** (o **proteine MHC**), caratteristiche di ciascun individuo.

Proteine MHC

23.3 La risposta immunitaria specifica: l'immunità acquisita

Se un agente infettivo riesce a superare anche i meccanismi di difesa dell'immunità innata viene chiamata in causa l'immunità acquisita o adattativa, che produce una risposta specifica di cui l'organismo conserva poi la memoria.

■ Riconoscimento degli agenti estranei

La capacità di riconoscere le proprie cellule sane (**self**) da quelle estranee (**non self**) o infette è il primo compito delle cellule immunitarie, ancora più importante della distruzione degli invasori.

Self e non self

Qualunque sostanza estranea introdotta nell'organismo che induce una risposta immunitaria è detta **antigene**: può essere un batterio, una molecola presente sui globuli rossi di altri individui, su cellule infettate o batteri ecc.

Gli antigeni

Quando una cellula è infettata da un agente patogeno, o un macrofago ingloba un corpo estraneo (riconosciuto come tale perché non ha il suo stesso complesso MHC, v. sopra), "smonta" l'antigene e lo lega alle proteine MHC sulla sua superficie: si forma così un **complesso antigene-MHC**, il "biglietto da visita" dell'agente estraneo, che la cellula infettata o il macrofago "mostra" a un linfocita T, il quale può così attivare una risposta immunitaria specifica.

■ Le cellule della risposta immunitaria

Gli agenti della risposta immunitaria specifica sono diversi tipi di linfociti.

I **linfociti T** si formano nel midollo osseo, ma maturano durante lo sviluppo embrionale e la prima infanzia nel timo (da cui la sigla T). Quindi si spostano nei tessuti linfatici periferici, dove possono moltiplicarsi e reagire rapidamente quando incontrano un antigene. Attuano una **risposta cellulare**, agendo cioè **con un contatto diretto cellula-cellula**: infatti i linfociti T portano sulla superficie della cellula dei

Linfociti T

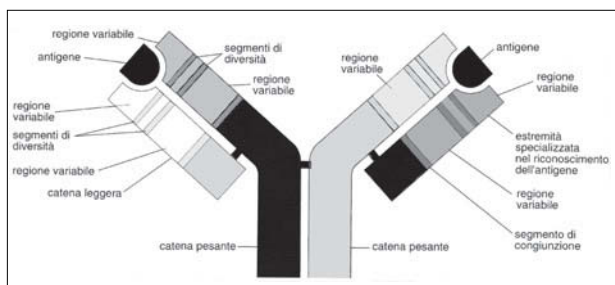




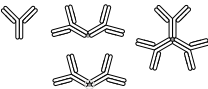


Figura 23.2
La struttura
di un anticorpo.

I diversi tipi
di linfociti T

recettori (recettori T o TCR), costituiti da due catene peptidiche, le cui estremità formano legami altamente specifici con gli antigeni presenti sulla superficie delle cellule estranee. Secondo la funzione che svolgono, si riconoscono diversi tipi di linfociti T:

- **linfociti T killer o citotossici (TC)**, uccidono direttamente le cellule infette e quelle tumorali liberando sostanze che ne danneggiano la membrana; sono responsabili anche del rigetto degli organi trapiantati, che non riconoscono come propri; portano in superficie un recettore TCR e un corecettore (CD8);
- **linfociti T helper (TH)**, danno il via alla risposta immunitaria stimolando la proliferazione di altri linfociti: riconoscono l'antigene, secernono interleuchine che attivano i linfociti B, i macrofagi e altre cellule T; portano in superficie

Tabella 23.1 Gli anticorpi, o immunoglobuline, e la loro funzione

IMMUNOGLOBULINA	STRUTTURA	LUOGO E FUNZIONE
IgM		nel sangue agglutina gli antigeni; attiva le proteine del complemento; stimola la fagocitosi dei macrofagi
IgG		nel sangue attiva il complemento e i macrofagi; nella placenta protegge il feto
IgA		nella saliva, nelle lacrime e nel muco dell'apparato digerente e respiratorio; si lega ai microrganismi e li blocca
IgD		sui mastociti del tessuto connettivo e su alcuni globuli bianchi; protegge contro i parassiti; determina le risposte allergiche
IgE		sulle membrane plasmatiche dei linfociti B; forse serve da recettore

LE ALLERGIE

Le allergie sono reazioni immunitarie dell'organismo conseguenti all'introduzione, in un oggetto sensibilizzato da un precedente contatto, di sostanze estranee normalmente innocue (pollini, proteine, farmaci ecc.) dette allergeni, in grado di indurre la formazione di anticorpi (IgE) specifici. Questi anticorpi si fissano agli allergeni sulla su-

perficie dei granulociti basofili e dei mastociti (cellule simili ai granulociti basofili che si trovano nei tessuti connettivali), causando la liberazione di sostanze (come l'istamina) che sono alla base dei processi infiammatori (dilatazione e aumento della permeabilità dei piccoli vasi sanguigni e contrazione della muscolatura liscia).

un recettore TCR e un corecettore (CD4);

- **linfociti T soppressori (TS)**: danno il segnale di arresto della risposta immunitaria alcune settimane dopo l'infezione, inibendo la produzione di linfociti T killer e dei linfociti B;

- **linfociti T memoria (TM)**, sono linfociti già stati a contatto con un antigene; si trovano nel sistema linfatico, pronti a rispondere all'arrivo dello specifico antigene che riconoscono immediatamente.

I **linfociti B** (in inglese *bone marrow*, midollo osseo, da cui la sigla B) sono prodotti e maturano nel midollo osseo e sono attivati da antigeni solubili, frammenti di cellule o linfociti T helper. I linfociti B si trasformano in **plasmacellule**, che **se-**

cernono recettori che rimangono in soluzione nel sangue, **gli anticorpi**. Questi recettori riconoscono solo gli antigeni in soluzione: i linfociti B attuano quindi una risposta umorale. Anche parte dei linfociti B si può differenziare in cellule memoria (B_M), che rimangono nei tessuti linfoidi pronti per l'arrivo di antigeni specifici.

Linfociti B

Gli anticorpi

■ Anticorpi

Gli **anticorpi**, o **immunoglobuline (Ig)**, sono delle proteine che si trovano nel sangue. Presentano in genere una struttura formata da quattro catene, due pesanti identiche e due leggere identiche, in ognuna delle quali vi è una parte costante e una parte variabile; la parte costante si "impianta" nei diversi tessuti del corpo, la parte variabile porta una sequenza di amminoacidi caratteristica per ogni tipo di anticorpo, che riconosce e lega un antigene specifico (v. fig. 23.2). Le immunoglobuline sono divise in cinque classi, ciascuna con una funzione specifica (v. tab. 23.1; v. anche riquadro).

■ La risposta immunitaria primaria

La **risposta immunitaria primaria** avviene quando l'organismo entra in contatto con un **antigene estraneo per la prima volta**. Si svolge in diversi e complessi passaggi, tra lo-

Le fasi della risposta
primaria

ro coordinati, che possiamo schematizzare come segue.

1. L'**interleuchina** secreta dal macrofago in contatto con l'antigene (per cui si forma un complesso antigene-MHC) attrae un linfocita T helper che possiede il recettore per quello specifico complesso antigene-MHC.

2. Il **linfocita T helper** reagisce con il macrofago e ne è attivato, riconosce cioè quell'antigene, e si divide rapidamente.

3. I **linfociti T helper attivati** liberano interleuchine che inducono o favoriscono la crescita, la proliferazione e lo sviluppo di altri linfociti T e linfociti B.

4. Un **linfocita T killer è selezionato** e attivato dal contatto del suo recettore specifico con il complesso antigene-MHC di una cellula infetta e dalle interleuchine dei linfociti T helper e si divide a formare un clone (selezione clonale); i recettori sui linfociti T killer così formati si legano agli antigeni presenti sulla superficie delle cellule infette e liberano proteine che le distruggono (risposta immunitaria cellulare).

5. Un **linfocita B è selezionato** e attivato per stimolazione da parte dell'antigene e dei linfociti T helper; si forma un legame antigene-anticorpo che stimola il linfocita B a dividersi e formare un clone di linfociti identici (selezione clonale).

6. I **cloni di linfociti B si differenziano** in cellule B memoria e in plasmacellule, che producono l'anticorpo specifico contro quell'antigene. Le plasmacellule rimangono nel sistema linfatico e liberano gli anticorpi che migrano nel plasma, nei dotti linfatici e nei fluidi organici.

7. **Gli anticorpi si legano agli antigeni** circolanti o portati dai corpi estranei che si trovano al di fuori delle cellule (quindi i virus già all'interno delle cellule non sono attaccabili) e agiscono in diversi modi (risposta immunitaria umorale):

- neutralizzano l'azione dell'antigene (per esempio, una tossina batterica);

- promuovono la fagocitosi, rivestendo la superficie di un corpo estraneo e rendendolo così "identificato" per un fagocita;

- agglutinano gli antigeni, che formano un ammasso, probabilmente poi fagocitato più facilmente;

- si legano al complesso del sistema del complemento delle proteine del sangue, che legate agli anticorpi attirano i fagociti o distruggono direttamente la membrana plasmatica.

8. Nella prima fase della risposta primaria i **linfociti T e B producono cellule memoria T_M e B_M** con recettori specifici contro l'antigene. Le cellule memoria rimangono dormienti nei tessuti per molti anni finché vengono attivate da quell'antigene.

9. Durante la prima fase della risposta primaria i **linfociti T**

LA VACCINAZIONE

La vaccinazione previene alcune malattie infettive stimolando il sistema immunitario del soggetto con i vaccini. I vaccini sono sostanze costituite da tossine prodotte da microrganismi responsabili della malattia infettiva, trattati in modo da attenuarne grandemente la virulenza (vaccini vivi) o da eliminarla del tutto (vaccini uccisi). Somministrati per via orale o iniettiva, i

vaccini stimolano la produzione di anticorpi che rimangono a lungo (nel caso di alcuni vaccini anche per tutta la vita), così quando il soggetto viene a contatto con il microrganismo, il suo sistema immunitario è in grado di reagire con una risposta immediata, potente e specifica, tale da impedire l'insorgenza dell'infezione (si dice che il soggetto è immune).

soppressori rimangono inattivi. Quando l'antigene è deactivated, i linfociti T soppressori proliferano e producono sostanze che inibiscono l'ulteriore produzione di linfociti T e B e la risposta immunitaria ha termine.

■ La risposta secondaria

Avviene quando un antigene invade l'organismo una seconda volta.

L'antigene attiva le cellule memoria T e B che portano i recettori specifici per quell'antigene: queste proliferano e si differenziano in cellule immunitarie funzionanti, che agiscono immediatamente. Dato che le cellule memoria "conoscono" già l'antigene, non sono più necessarie le prime fasi di riconoscimento e quindi la risposta secondaria è più efficace e più veloce della risposta primaria allo stesso antigene.

Questo tipo di risposta è sfruttato nelle vaccinazioni (v. riquadro in alto).

23.4 Risposte immunitarie difettose

Alcune malattie sono provocate da risposte immunitarie difettose.

Le **malattie autoimmuni** si manifestano quando il sistema immunitario produce anticorpi che distruggono le cellule del proprio organismo (cioè non viene più riconosciuto il self).

Malattie autoimmuni

Le **malattie da immunodeficienza** hanno luogo quando il sistema immunitario dispone di un numero di linfociti insufficiente a garantire un'adeguata risposta immunitaria contro infezioni che normalmente vengono fronteggiate con successo; la malattia da immunodeficienza più diffusa è l'AIDS (v. riquadro a p. 268).

Malattie da immunodeficienza

L'AIDS

L'AIDS, o sindrome da immunodeficienza acquisita, è una malattia virale epidemica determinata dal virus HIV (*human immunodeficiency virus*), un retrovirus che agisce sul patrimonio genetico della cellula infettata. Il virus colpisce in modo specifico i linfociti T helper (importantissimi, come si è visto, nell'attivazione della risposta immunitaria dell'organismo) e i macrofagi. Si instaura una reazione di tipo autoimmune, cioè viene meno la capacità di distinguere gli antigeni dal self, per cui le cellule T o gli anticorpi attaccano i tessuti dell'organismo. Questa reazione autoimmune somata all'effetto del virus porta alla distruzione delle cellule infettate, con conseguente scompaginamento di tutto il sistema immunitario (immunodeficienza).

La malattia è trasmessa per contatto con i liquidi organici (in particolare, sangue, sperma, secrezioni vaginali) di soggetti infetti. I soggetti che contraggono l'AIDS, con l'indebolimento del loro sistema im-

munitario, diventano suscettibili a numerose infezioni, specialmente da funghi e protozoi; aumenta anche la suscettibilità a particolari tipi di tumori. Si pensa che il virus HIV sia antico quanto l'uomo e sia originario dell'Africa centrale (inizialmente presente in alcune scimmie, in seguito a mutazioni genetiche il virus sarebbe divenuto patogeno anche per l'uomo). Le prime manifestazioni della malattia furono osservate ad Haiti e tra le comunità omosessuali californiane; l'accertamento dei primi casi avvenne nel 1979 a New York e nel 1983 alcuni ricercatori dell'Istituto Pasteur di Parigi riuscirono a isolare un retrovirus dal linfonodo di un paziente.

La terapia è per ora diretta più che altro alla cura delle singole patologie; la difficoltà di individuazione di un vaccino efficace è legata all'enorme variabilità genetica del virus e alla sua capacità, come retrovirus, di integrarsi nella struttura genetica dei linfociti.

GLOSSARIO

Anticorpi, o immunoglobuline (Ig)

Proteine del sangue che riconoscono e si legano ciascuna a un antigene specifico, che distruggono.

Antigene

Qualunque sostanza estranea introdotta nell'organismo che induce una risposta immunitaria; può essere un batterio, una molecola presente sui globuli rossi di altri individui, su cellule infettate o batteri ecc.

Cellule natural killer

Leucociti che liberano proteine che distruggono le cellule.

Complesso del sistema complemento

Proteine del sangue, che legate agli anticorpi attirano i fagociti o distruggono direttamente la membrana plasmatica.

Complesso maggiore di istocompatibilità (o proteine MHC)

Proteine che si trovano sulla superficie del-

le cellule e permettono di identificarle come facenti parti dello stesso organismo (il self); sono caratteristiche di ciascun individuo.

Fagocita

Qualunque cellula in grado di fagocitare e quindi distruggere cellule e particelle estranee in modo diretto.

Immunità adattativa, o acquisita

Interviene solo se i meccanismi di difesa dell'immunità innata non riescono a bloccare gli agenti infettivi; è un'immunità specifica e conserva la memoria degli antigeni.

Immunità innata

Capacità, presente nell'organismo dalla nascita, di riconoscere immediatamente certi microrganismi come estranei e di distruggerli; attua una difesa interna non specifica mediante macrofagi e cellule natural killer.

segue

Immunità non specifica

Agisce in modo generico contro qualunque agente riconosciuto come estraneo all'organismo.

Interleuchine

Importanti proteine secrete dai macrofagi che favoriscono l'attivazione di altri leucociti.

Granulociti

Leucociti che in base alle granulazioni del citoplasma si dividono in eosinofili, basofili e neutrofili.

Linfociti B

Leucociti prodotti e maturati nel midollo osseo; quando sono attivati si trasformano in plasmacellule, che secernono anticorpi.

Linfociti memoria (T_M o B_M)

Linfociti T e B che sono già stati a contatto con un antigene e che rimangono nei tessuti linfoidi pronti per l'arrivo di antigeni specifici.

Linfociti T

Linfociti prodotti nel midollo osseo che maturano nel timo.

Linfociti T killer, o citotossici (T_C)

Linfociti che uccidono direttamente le cellule infette e quelle tumorali liberando sostanze che ne danneggiano la membrana.

Linfociti T helper (T_H)

Linfociti che danno il via alla risposta immunitaria liberando interleuchine e stimolando la proliferazione di altri linfociti.

Linfociti T soppressori (T_S)

Linfociti che danno il segnale di arresto del-

la risposta immunitaria alcune settimane dopo l'infezione, inibendo la produzione dei linfociti T killer e dei linfociti B.

Macrofagi

Leucociti che fagocitano particelle relativamente grandi, come piccoli organismi e cellule tumorali.

Monociti

Leucociti che danno origine ai macrofagi.

Risposta cellulare

Risposta immunitaria che avviene con un contatto diretto cellula-cellula.

Risposta immunitaria primaria

Avviene quando l'organismo entra in contatto con un antigene estraneo per la prima volta.

Risposta immunitaria secondaria

Avviene quando un determinato antigene invade l'organismo una seconda volta.

Risposta umorale

Risposta immunitaria che avviene tra elementi in soluzione (per esempio, anticorpo-antigene).

Sistema immunitario

Complesso sistema in grado di garantire all'organismo umano la difesa contro l'aggressione da parte di microrganismi patogeni (virus, batteri, protozoi, funghi) o di altre sostanze tossiche estranee.

Vaccinazione

Profilassi contro alcune malattie infettive ottenuta mediante somministrazione di vaccini, sostanze con antigeni patogeni attenuati o uccisi che stimolano una risposta immunitaria.

TEST DI VERIFICA

1 Quali strutture del corpo formano barriere di difesa dell'organismo?

- a** la cute;
- b** i peli;
- c** il grasso.

2 Quali cellule del sangue sono fagociti?

- a** tutti i leucociti;
- b** i macrofagi;
- c** i macrofagi e i granulociti neutrofili;
- d** i linfociti.

3 Che cosa significa immunità aspecifica?

4 Quali cellule producono anticorpi?

- a** macrofagi;
- b** tutti i leucociti;
- c** linfociti B;
- d** linfociti T.

5 Quali cellule agiscono nell'immunità aspecifica?

- a** linfociti B e linfociti T;
- b** cellule natural killer e macrofagi;
- c** macrofagi e linfociti B;
- d** linfociti T killer e linfociti T helper.

6 Quale sostanza è responsabile delle reazioni infiammatorie?

- a** istamina;
- b** interleuchina;
- c** anticorpi;
- d** sangue.

7 Dove maturano i linfociti T?

- a** timo;
- b** midollo osseo;
- c** midollo spinale;
- d** sangue.

R

1 a. 2 c. 3 v. par. 23.2; 4 c. 5 b. 6 a. 7 a.

IL COMPORTAMENTO ANIMALE

24 Principi di etologia

25 Il comportamento
sociale



24 Principi di etologia

*L'**etologia** è la disciplina che studia il **comportamento animale** come risultato di un duplice ordine di processi: il primo, connesso a fattori ereditari, si traduce nei **comportamenti innati**, programmati dai geni e trasmessi di generazione in generazione; il secondo, connesso alla capacità degli organismi di adattare le proprie azioni in funzione dell'esperienza, si traduce in **comportamenti appresi**.*

24.1 Il comportamento animale

Per **comportamento** si intende l'insieme dei processi con cui un animale risponde a stimoli interni e ambientali. Il comportamento animale è oggetto di studio dell'etologia (v. riquadro).

Basi biologiche

Il comportamento ha basi biologiche che dipendono, in ultima analisi, dal **patrimonio genetico della specie**. Infatti ogni stimolo ambientale viene percepito attraverso gli organi di senso e poi vagliato e integrato con altre informazioni dal sistema nervoso. È perciò lecito affermare che la complessità dei comportamenti messi in atto da una specie dipende dalla complessità dell'organizzazione dei suoi apparati, e in particolare del sistema nervoso.

Si usa distinguere i comportamenti in due categorie: quelli innati, cioè determinati dal patrimonio ereditario, e quelli appresi tramite l'esperienza.

24.2 Comportamenti innati

I **comportamenti innati** (o **istintivi**) sono controllati da **fattori genetici** e sono **tipici della specie**. Vengono trasmessi di generazione in generazione e non sono influenzati da esperienze precedenti, da imitazioni o dall'apprendimento. Sono particolarmente importanti per le specie poco evolute, dotate di un sistema nervoso primitivo non adatto a immagazzinare esperienze.

Le forme di comportamento innato

Si riconoscono quattro forme di comportamento innato: **cinesi**, **tassie**, **riflessi** e **moduli di azione fissa** (sono considerati comportamenti innati anche gli impulsi a compiere funzioni biologiche, quali nutrirsi, riprodursi, allevare la prole, migrare).

■ Cinesi e tassie

Cinesi e **tassie** sono movimenti dell'intero organismo in risposta a uno stimolo ambientale. Le **cinesi** si manifestano co-

L'ETOLOGIA

L'etologia ha avuto origine dall'opera di alcuni naturalisti dell'800 e dei primi anni del '900. Tuttavia, la sua data di nascita ufficiale viene fatta comunemente risalire agli anni '30 e all'opera di tre scienziati: gli austriaci K. Lorenz (1903-1989) e K. von Frisch (1886-1982) e l'olandese N. Tinbergen (1907-1988), ai quali nel 1973 fu conferito il premio Nobel per la medicina.

L'etologia si differenzia da altre discipline che studiano il comportamento (come la psicologia, l'antropologia e la fisiologia) per l'impostazione prettamente biologica: in quanto biologi, i suoi fondatori furono particolarmente consapevoli delle differenze sia strutturali sia comportamentali esistenti tra le varie specie.

Dall'integrazione dell'etologia con altre scienze sono sorte discipline come l'**ecologia del comportamento**, che si occupa sotto un profilo strettamente evoluzionistico degli adattamenti comportamentali in risposta alle pressioni ambientali; la **neuroetologia**, che analizza i rapporti tra comportamento e strutture nervose.

Di notevole importanza sono state le applicazioni dell'etologia allo studio del comportamento umano: in particolare, per quanto riguarda la comunicazione non verbale. Si è così dimostrato che espressioni facciali – come quelle di paura, sorpresa, ira, dolore, saluto ecc. – sono costanti in tutte le culture umane e sono quindi presumibilmente delle risposte caratteristiche della nostra specie.

me variazioni di velocità di un movimento casuale. Un esempio di cinesi è rappresentato dagli animali che vivono nel terreno e prediligono luoghi umidi: non essendo in grado di individuare l'ambiente che garantisca loro la sopravvivenza, questi animali accelerano l'andatura in una direzione casuale e si arrestano quando hanno trovato una zona umida.

Le **tassie** sono movimenti orientati in una precisa direzione (di avvicinamento o di allontanamento dalla sorgente di uno stimolo); un esempio di tassia si riscontra nelle falene, che vengono attratte da un lampione acceso.

■ Riflessi

I **riflessi** sono movimenti di una sola parte del corpo, spesso rapidi e che non coinvolgono i centri superiori del sistema nervoso. Riflessi si osservano anche nell'uomo: per esempio, il ritirarsi della mano da un oggetto caldo o pungente, il battito delle ciglia quando vengono sfiorate da un oggetto, il riflesso rotuleo (che consiste nella rapida contrazione del muscolo anteriore della coscia, il quadricipite, atto a estendere la gamba, in seguito alla leggera percussione del legamento patellare, situato nella parte anteriore del ginocchio).

■ Moduli di azione fissa

I **moduli di azione fissa** si manifestano in presenza di un preciso stimolo (stimolo chiave, o *releaser*) e sono caratterizzati da una rigida sequenza di movimenti, che una volta innescata viene completata anche se lo stimolo cessa. Gli

studi sui moduli di azione fissa vengono in genere compiuti su animali isolati dagli altri in età precoce, valutando le loro reazioni a stimoli chiave e comparandole con quelle di animali della stessa specie allevati in condizioni normali.

La scoperta dei moduli di azione fissa ha permesso di constatare che ciascuna specie possiede un repertorio tipico di movimenti più o meno stereotipati. Esempi di moduli di azione fissa sono la modalità di richiesta di cibo dei piccoli e i rituali di corteggiamento, spesso molto complicati (come nell'albatro o nello svasso minore).

I gabbiani reali

A questo proposito, sono stati compiuti esperimenti per stabilire lo stimolo chiave che induce il genitore di gabbiano reale a rigurgitare il cibo parzialmente digerito per passarlo al proprio piccolo. Presentando ai piccoli di gabbiano reale nel nido sagome di becchi diverse per la forma e il colore, gli etologi hanno constatato che questi toccano maggiormente la sagoma allungata e in cui spicca una macchia rossa, analoga a quella realmente presente sugli adulti della loro specie.

Lo spinarello

Un esperimento simile è stato realizzato per comprendere le interazioni aggressive e il comportamento di corteggiamento di un pesce, lo spinarello. Si è osservato che lo stimolo chiave è uno solo, la colorazione rossa sul ventre: questa innesca aggressività nei maschi rivali e attrazione nelle femmine.

Le oche cinerine

Un caso in cui è evidente che il modulo di azione fissa, una volta iniziato, deve essere completato si osserva nelle oche cinerine, che fanno il nido in depressioni del terreno dalle quali le uova possono rotolare fuori. Per recuperare un uovo, l'oca compie una serie di movimenti con il capo, e anche quando l'uovo le sfugge continua a compiere i movimenti di recupero in direzione del nido, sebbene non ci sia più da spingere l'uovo (che rappresenta lo stimolo chiave).

24.3 Comportamenti appresi

L'apprendimento consiste in modificazioni del comportamento prodotte dall'esperienza. Sono quindi escluse da questo fenomeno le modificazioni a breve termine e quelle che derivano da cambiamenti strutturali del sistema nervoso centrale (come la maturazione sessuale, l'invecchiamento, le lesioni). Apprendere significa dunque acquisire, basandosi sulle esperienze precedenti, nuove modalità di risposta per risolvere una situazione problematica o per adattarsi alle pressioni ambientali.

Sono comportamenti appresi l'imprinting, il condizionamento, l'apprendimento per prove ed errori, l'assuefazione, l'istinto e l'apprendimento per imitazione.

■ Imprinting

L'imprinting è una forma di apprendimento caratteristica dei vertebrati, che ha luogo durante le prime fasi di vita (periodo sensibile), quando l'animale può facilmente venire "impressionato" (*imprinting* in inglese significa "impressione") da un oggetto che ha vicino, su cui dirigerà in seguito particolari reazioni istintive. Il termine "imprinting" fu coniato dal suo scopritore, l'etologo tedesco K. Lorenz.

Il periodo sensibile, durante il quale l'animale non distingue gli stimoli esterni e subisce l'imprinting (sviluppando un attaccamento irresistibile verso l'oggetto), è in genere molto breve: è limitato ad alcune ore o a qualche giorno, a seconda della specie, dello stadio di sviluppo dell'animale al momento della nascita e della durata di esposizione all'oggetto. Numerosi esperimenti sono stati compiuti su una forma di imprinting, nota come **reazione del seguire**, su pulcini di varie specie di uccelli che seguono sempre l'oggetto dell'imprinting. L'imprinting ha effetti che possono perdurare per tutta la vita e in molte specie è responsabile dei legami di un animale con il genitore (**imprinting filiale**), con l'ambiente in cui vive (**imprinting sull'habitat**) e delle preferenze di tipo alimentare e sessuale (**imprinting alimentare e sessuale**). Se ne deduce che l'imprinting serve all'animale per identificare la propria specie (e quindi è un fattore chiave alla base del comportamento sociale; v. cap. 25).

Il periodo sensibile

Effetti

■ Condizionamento e apprendimento per prove ed errori

Il processo di apprendimento può essere ricondotto principalmente ai processi di condizionamento, di cui si riconoscono due modelli: il condizionamento classico e il condizionamento operante.

Nel **condizionamento classico** un animale mette in atto una risposta associata a uno stimolo che normalmente non causa quella risposta. Questo comportamento è detto anche **pavloviano** dal nome del suo scopritore, il medico russo I. Pavlov (1849-1936). Facendo sentire a un cane affamato il suono di un campanello prima di presentargli della carne, Pavlov riuscì ad addestrare l'animale a salivare al suono del campanello. Il processo di salivazione all'introduzione del cibo in bocca è la risposta incondizionata, mentre la salivazione in rapporto al campanello è la risposta condizionata.

Condizionamento classico

Nel **condizionamento operante** l'animale impara a eseguire un comportamento per ricevere una ricompensa o evitare una punizione. Per esempio, un ratto introdotto in una gabbia in cui la pressione su una leva provoca la com-

Condizionamento operante

parso di una pallina di cibo ben presto apprende a premere regolarmente la leva per ricevere il cibo. Il condizionamento operante è indotto dallo sperimentatore e viene sviluppato nell'ambiente controllato del laboratorio.

Qualora un animale apprenda nel proprio ambiente naturale un certo comportamento grazie a numerosi tentativi, si parla di **apprendimento per prove ed errori**.

■ Assuefazione

L'assuefazione è la **perdita graduale di reazione a uno stimolo innocuo ripetuto**. A differenza delle altre forme di apprendimento, comporta la perdita di risposta a uno stimolo. Grazie all'assuefazione gli animali non perdono tempo ed energia per rispondere a uno stimolo che non arreca loro né vantaggi né danni. Così, per esempio, gli uccelli imparano a ignorare uno spaventapasseri che inizialmente li dissuadeva dal posarsi su un campo.

■ Intuito

L'intuito consente a un animale di risolvere una **situazione nuova applicando le esperienze fatte in passato**, senza ricorrere a tentativi preliminari. È la forma più elevata di apprendimento ed è tipica dell'uomo. È stata studiata dal punto di vista etologico inizialmente negli scimpanzé ed è riscontrata in altri animali, quali i piccioni.

L'esperimento che ha dimostrato questa forma di apprendimento chiedeva a uno scimpanzé di trovare il modo per raggiungere delle banane poste sul soffitto di una gabbia. Lo scimpanzé, osservando l'ambiente, veniva attratto da alcune casse situate nella gabbia e grazie all'intuito capiva che se le impilava una sopra l'altra, queste potevano diventare uno strumento per raggiungere le banane.

■ Apprendimento per imitazione

L'apprendimento per imitazione consiste nell'acquisire nuovi comportamenti osservando e imitando azioni compiute da un animale della propria specie. I casi meglio documentati riguardano una popolazione di macachi e alcune cince. Per studiare le abitudini alimentari dei macachi che vivono sull'isola giapponese di Koshima, alcuni etologi gettarono loro sulla spiaggia delle patate dolci e videro che, per pulirle, i macachi toglievano i granelli di sabbia uno a uno. Dopo circa due anni, però, essi osservarono che una femmina aveva imparato a lavare le patate; questa abitudine si diffuse nel giro di poco tempo, tanto che in seguito tutti i macachi dell'isola lavavano le patate.

Gli scimpanzé

I macachi
di Koshima

In Inghilterra negli anni '50 l'usanza dei lattai di lasciare davanti alle abitazioni le bottiglie di latte si dimostrò antieconomica: per un caso fortuito, una cincia ruppe con il becco il tappo di una bottiglia e si accorse che sotto questo si trovava della panna. L'abitudine a forare i coperchietti delle bottiglie si è trasmessa di generazione in generazione e oggi è un comportamento tipico di questa specie.

L'imitazione è, come l'imprinting, un'altra modalità basilare del comportamento sociale e inoltre è un importante fattore di trasmissione di ciò che viene chiamato "cultura" (trasmissione, mediante l'apprendimento, di moduli di comportamento acquisiti, in modo da creare "tradizioni").

GLOSSARIO

Comportamento

Insieme dei processi con cui un animale risponde agli stimoli ambientali. Può essere innato o appreso.

Comportamento appreso

Risposta di un animale a una situazione particolare, elaborata grazie a una precedente esperienza o all'imitazione; per esempio, il condizionamento, l'apprendimento per prove ed errori, l'assuefazione, l'imprinting, l'intuito.

Comportamento innato

Comportamento determinato geneticamente e tipico di una determinata specie;

comprende cinesi, tassie, riflessi e moduli di azione fissa.

Etologia

Scienza che studia il comportamento animale.

Imprinting

Forma di apprendimento caratteristica dei vertebrati che si manifesta nelle prime fasi di vita (periodo sensibile), quando l'animale è predisposto ad apprendere un tipo particolare di informazione che viene poi inclusa nel suo comportamentamento innato.

TEST DI VERIFICA

1

La tassia è:

- a un movimento di una parte del corpo;
- b un comportamento appreso;
- c un movimento orientato di un organismo.

2

Un animale apprende a non spaventarsi al minimo fruscio delle foglie grazie:

- a al condizionamento;
- b all'assuefazione;
- c all'intuito.

R

1 c; 2 b; 3 a; 4 v. par. 24.1; 5 v. par. 24.2; 6 v. par. 24.3.

3

Il pulcino che segue una sagoma credendola la propria madre, ha subito:

- a l'imprinting;
- b il condizionamento;
- c l'assuefazione.

4

In quale modo i geni hanno influenza sul comportamento animale?

5

Quali caratteristiche ha un modulo di azione fissa?

6

Qual è la forma di apprendimento più elaborata?

25 Il comportamento sociale

*La maggior parte delle specie animali vive in comunità più o meno numerose, dove si intrecciano interazioni di varia natura, connesse alla necessità di prendersi cura della prole, di competere per la ricerca di cibo e per il mantenimento dello spazio vitale e di riprodursi. Si sviluppa conseguentemente un **comportamento sociale** più o meno complesso, che regola tali interazioni in modo da mantenere una coesione di gruppo e alla cui base vi sono opportuni meccanismi di **comunicazione**.*

25.1 La comunicazione animale

Gli animali possiedono la capacità di comunicare tra loro, per cui un animale produce stimoli che modificano il comportamento di un altro animale. La **comunicazione animale** assolve molteplici funzioni in vari contesti: permette agli individui (partner o genitori e figli) di riconoscersi; permette a una comunità di riconoscere i propri componenti e stabilire delle gerarchie, consente i riti di corteggiamento ai fini della riproduzione, interviene nella difesa dai predatori e nella predazione.

A seconda degli organi sensoriali attraverso cui vengono recepiti gli stimoli, la comunicazione viene distinta in chimica, visiva, uditiva e tattile.

Comunicazione
chimica

La **comunicazione chimica** è il tipo di comunicazione animale più primitivo e quello più difficile da osservare, essendo basato sull'emissione di sostanze chimiche spesso in piccolissima concentrazione. Particolarmente importante nel comportamento sessuale e territoriale di molte specie è l'uso di sostanze chimiche complesse, i ferormoni.

I ferormoni

I **ferormoni** sono composti di natura organica che vengono immessi nell'ambiente in piccole quantità da apposite ghiandole; essendo molto volatili, i ferormoni hanno un elevato rendimento: possono aggirare gli ostacoli, raggiungere grandi distanze (fino a diversi chilometri) e permanere a lungo. Vengono impiegati, tra l'altro, per attirare il compagno, segnalare una pista, delimitare dei confini e riconoscere i membri del proprio gruppo.

Comunicazione
visiva

La **comunicazione visiva** avviene attraverso movimenti del corpo, particolari posizioni e colorazioni e, nelle specie più evolute, attraverso complesse espressioni facciali. Alcune forme di comunicazione visiva possono essere fissate geneticamente e altre apprese; spesso comprendono com-

portamenti che originariamente avevano altre funzioni: è il caso, per esempio, di quelle specie di anatre i cui maschi utilizzano, nei rituali di corteggiamento, un particolare movimento della testa in origine usato per la pulizia delle penne.

La comunicazione uditiva avviene attraverso suoni emessi nei modi più diversi: dall'uso della siringa (una parte specializzata della trachea) e del becco degli uccelli, a quello dei sonagli cornei nei serpenti a sonagli. Negli insetti i suoni vengono emessi attraverso la vibrazione delle ali, lo sfregamento di organi stridulanti, l'uso di antenne e zampe. I mammiferi emettono suoni mediante le corde vocali (membrane situate nella laringe), ma comunicano anche con rumori ottenuti con altre parti del corpo (colpi di coda negli scoiattoli, cavità boccali in alcune scimmie).

Comunicazione
uditiva

La comunicazione uditiva si è evoluta nei cetacei e nei pipistrelli in complessi sistemi di **ecolocalizzazione**, un sistema di orientamento che funziona come il sonar dei sottomarini e si basa sul fatto che i suoni emessi quando incontrano un ostacolo si riflettono e tornano in forma di eco: interpretando le informazioni contenute negli echi, i pipistrelli e i cetacei sono in grado di individuare ostacoli o prede.

La ecolocalizzazione

La comunicazione tattile è molto importante in diverse specie di mammiferi, in particolare nel comportamento di coppia e nei rapporti tra madre e prole, in cui il contatto fisico è alla base di interazioni complesse e fondamentali.

Comunicazione
tattile

25.2 Alcuni esempi di comportamento sociale

Come è evidente, la comunicazione tra animali della stessa specie svolge una funzione fondamentale per la sopravvivenza di un individuo e per l'organizzazione delle comunità. In tre situazioni gli animali mettono in atto comportamenti particolarmente complessi: la difesa del territorio, la competizione per una risorsa e il corteggiamento.

Gli animali occupano un territorio con confini ben precisi, all'interno del quale trovano rifugio, cibo, partner e allevano la prole. **La territorialità è l'insieme dei comportamenti manifestati da un animale in difesa del proprio territorio.** Può essere **interspecifica** se è rivolta contro individui di specie diversa; **intraspecifica** se si rivolge contro animali della stessa specie.

La territorialità

La difesa viene in genere attuata con scontri diretti nel momento in cui il territorio viene definito. Una volta conquistato il territorio, sono più frequenti manifestazioni indirette di territorialità, quali la demarcazione con urina, saliva o secrezioni ghiandolari (nei mammiferi), richiami canori (uc-

Il corteggiamento

celli) o particolari comportamenti (tamburellare dei picchi, battersi il petto dei gorilla).

Gli animali hanno sviluppato dei comportamenti tipici della propria specie atti a riconoscere individui conspecifici, di sesso opposto e disposti all'accoppiamento. Tipica di alcuni uccelli è l'esibizione di piume particolarmente colorate o lunghe (pavone, uccello del paradiso) o di altre parti del corpo (la fregata mostra la gola di colore scarlatto), l'esecuzione di "danze" ritualizzate (albatro e svassi), l'offerta di doni alla femmina (gruccione).

■ La competizione per le risorse

Animali della stessa specie sono spesso in competizione per la precedenza nell'accoppiamento, per assumere il comando del gruppo, per stabilire la priorità nell'accesso al cibo. Possono nascere lotte accese e feroci, nelle quali i maschi esprimono tutta la loro aggressività. Raramente, tuttavia, i combattimenti si concludono in modo cruento: più spesso i rivali si fronteggiano per valutare le forze reciproche e il vincitore è proclamato in base a criteri di forza e dimensioni. Il combattimento termina quando uno dei contendenti mostra al vincitore particolari segnali di sottomissione.

Le gerarchie di dominanza

Grazie a questi confronti all'interno del gruppo le perdite sono limitate e si forma una **gerarchia di dominanza**, in cui ciascun individuo acquista un certo livello di "autorità". Particolarmente studiata è la gerarchia di dominanza che si stabilisce tra i polli domestici. Dopo una serie di confronti, i polli stabiliscono un "ordine di beccata" che regola l'accesso al cibo: il primo a nutrirsi sarà il pollo vincitore, al vertice della gerarchia; seguirà il pollo che occupa il livello immediatamente inferiore e così via.

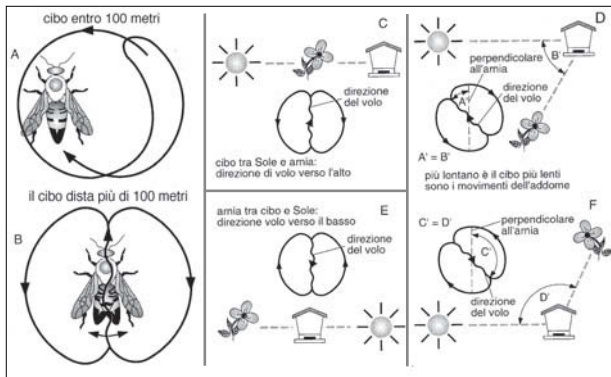
25.3 Le società animali

Vantaggi e svantaggi

Alcune specie animali vivono in gruppi organizzati, le società. I vantaggi a vivere in una società sono molteplici: una migliore difesa contro i predatori, una maggiore efficienza nella predazione, più probabilità di incontrare il partner per riprodursi, risparmio di energia grazie alla suddivisione del lavoro. Le società animali possono entrare in crisi quando la scarsità di risorse alimentari fa aumentare oltre certi limiti la competizione per il cibo fra i propri componenti.

Le società negli insetti

I sistemi sociali si sono evoluti, raggiungendo il massimo grado di complessità negli insetti sociali e nei mammiferi. Alcuni insetti (api, formiche e termiti) hanno sviluppato complesse società caratterizzate dalla rigida ripartizione de-

**Figura 25.1**

Percorrendo sulla parete dell'alveare un cerchio prima in un senso e poi nell'altro, un'ape operaia comunica alle compagne la presenza di una fonte di cibo (un prato di fiori) nel raggio di 100 m dall'alveare (A). Se la distanza è maggiore, l'ape si muove descrivendo un otto e facendo oscillare l'addome mentre percorre il tratto rettilineo della figura (B): l'angolo che questa linea forma con la verticale mostra la direzione del cibo rispetto al Sole (C, D, E, F).

gli individui in caste. Fin dalla nascita un individuo viene destinato a una determinata casta, programmata per svolgere una precisa funzione.

Le **società delle api** si compongono di una regina (la sola femmina fertile), pochi maschi (il cui unico compito è fecondare la regina) e migliaia di operaie, alle quali spettano tutte le mansioni necessarie al sostentamento dell'alveare. Le api operaie sono in grado di comunicare tra loro la presenza di una fonte di cibo e la sua distanza dall'alveare attraverso la cosiddetta "danza delle api" (v. fig. 25.1).

Anche le **società delle formiche** sono formate da tre caste: regina (fertile e alata), operaie (femmine non fertili e prive di ali) e maschi (alati).

Fra le **termiti** si riconosce una quarta casta, quella dei soldati, individui provvisti di enormi mandibole.

Al contrario di quanto avviene tra gli insetti, **nei mammiferi le società sono dinamiche**, organizzate in maniera poco rigida e adattabili. I componenti del gruppo sono distinti secondo una gerarchia di dominanza che non è immutabile e può essere messa in discussione qualora l'individuo dominante muoia o venga sostituito per vecchiaia o inabilità. I compiti sono ripartiti, ma ciascun individuo mantiene un elevato grado di autonomia. Molto importante è la gerarchia di dominanza nei confronti della precedenza nell'accoppiamento.

Le api

Formiche e termiti

Le società
nei mammiferi

GLOSSARIO

Comunicazione

Capacità di un animale di trasmettere a un altro un'informazione che ne modifichi il comportamento; può essere chimica, visiva, uditiva e tattile.

Corteggiamento

Comportamento volto a conquistare partner a fini riproduttivi; può essere una parata, un'offerta di cibo, un'esibizione di vigore.

Ecolocalizzazione

Sistema di orientamento tipico dei cetacei e dei pipistrelli, che si basa sulla riflessione dei suoni emessi.

Feromone

Sostanza chimica che un animale emette

nell'ambiente per inviare un messaggio specifico a un altro animale, in genere della propria specie. I feromoni sono utilizzati per attirare il partner, delimitare il territorio, riconoscere i membri del proprio gruppo.

Gerarchia di dominanza

Organizzazione gerarchica in cui sono ripartiti i componenti di un gruppo; riduce i contrasti che possono insorgere per la precedenza all'accoppiamento e nell'accesso al cibo.

Territorialità

Comportamento messo in atto da un animale per difendere il proprio territorio dalle intrusioni di altri animali.

TEST DI VERIFICA

1 I feromoni sono sostanze chimiche:

- a** prodotte per regolare il metabolismo;
- b** prodotte per l'autodifesa;
- c** con funzione comunicativa grazie alla loro volatilità e permanenza.

2 Uno svantaggio della vita di gruppo è:

- a** la competizione in caso di risorse limitate;
- b** la minore capacità di avvistare i predatori;
- c** la minore probabilità di trovare un compagno.

3 Nelle società degli insetti:

- a** tutti gli individui hanno uguali possibilità di riprodursi;
- b** gli individui appartengono a caste rigide e immutabili;
- c** l'organizzazione è dinamica e flessibile.

4 Attraverso quali sensi comunicano gli animali?**5 Quali vantaggi derivano dal vivere in una società?****R**

1 c; 2 a; 3 b; 4 v; par. 25.1; 5 v; par. 25.3.

ORGANISMI E AMBIENTE

26 Fondamenti di ecologia

27 La biosfera e i biomi

26 Fondamenti di ecologia

*Lo studio dell'anatomia e della fisiologia delle piante e degli animali ha permesso di conoscere come nel corso dell'evoluzione tutti gli organismi si siano adattati a vivere in un particolare ambiente fisico: la **vita sulla Terra**, tuttavia, è resa possibile da relazioni molto più complesse fra materia inanimata e materia vivente, mantenute in un equilibrio dinamico da cicli continui di energia e materia.*

26.1 L'ecologia

È detta **ecologia** la scienza che studia i rapporti che gli organismi intrattengono tra loro e con l'ambiente in cui vivono. Il termine ecologia dal greco *oikos* = dimora, casa e *logos* = discorso) fu coniato nel 1866 dal biologo tedesco E. Haeckel (1834-1919).

L'ecologia è una scienza complessa, che si avvale del contributo di differenti discipline scientifiche. Si distinguono diversi indirizzi:

Autoecologia

- **autoecologia**: si occupa delle relazioni tra determinati organismi e i fattori non biologici di un determinato ambiente;

Sinecologia

- **sinecologia**: si occupa dei rapporti tra le diverse specie che vivono in un certo ambiente;

Ecologia applicata

- **ecologia applicata**: utilizza i concetti e i metodi ecologici per la soluzione di problemi connessi alla pratica agricola, alla silvicoltura, all'inquinamento ambientale (v. cap. 27);

- **ecologia umana**: studia i rapporti di interdipendenza tra uomo e ambiente.

26.2 L'ambiente e i fattori ecologici

L'**ambiente** è l'insieme delle condizioni chimico-fisiche (fattori abiotici) e biologiche (fattori biotici) a cui è soggetto un organismo; l'insieme dei fattori abiotici e biotici definisce i **fattori ecologici**.

Sulla Terra esistono numerosi differenti ambienti che possono essere ricondotti a due tipi fondamentali: ambiente subaereo e ambiente subacqueo.

Ambiente subaereo

L'**ambiente subaereo** si distingue in **ambiente epigeo** (superficie delle terre emerse e la parte più bassa dell'atmosfera) e **ambiente ipogeo** (gli strati superficiali e profondi del terreno, grotte, caverne).

L'**ambiente subacqueo**, o **acquatico**, si distingue in ambiente marino, ambiente di acqua dolce e ambiente salmastro (lagune, estuari).

Ambiente subacqueo

I **fattori ecologici** (l'insieme dei fattori abiotici e dei fattori biotici) definiscono e regolano ogni ambiente, agendo direttamente sugli esseri viventi in esso ospitati almeno durante una fase del loro ciclo di sviluppo.

Fattori ecologici

I fattori ecologici, tra l'altro:

- influenzano direttamente la distribuzione degli organismi nello spazio;
- agiscono sui cicli di sviluppo delle specie e sui tassi di mortalità e di fecondità;
- favoriscono la comparsa di modificazioni come risposte di adattamento;
- sono all'origine delle migrazioni.

I **fattori abiotici** sono i fattori che dipendono dall'ambiente fisico: comprendono fattori fisici (temperatura, forza di gravità, pressione, luce, umidità, vento e correnti; moto ondoso, struttura del suolo, tipo di rocce) e chimici (acqua, salinità, ossigeno, diossido di carbonio, pH).

I fattori abiotici

I **fattori biotici** sono connessi alla presenza di altri organismi; comprendono la competizione tra specie e all'interno della specie, la predazione, la simbiosi, il parassitismo, vari aspetti del ciclo vitale, la capacità di spostamento e migrazione, il comportamento. La presenza di organismi può influire sui fattori abiotici e spesso li modifica: per esempio, la presenza di vegetazione modifica le condizioni di luce e temperatura per gli animali e le specie vegetali del sottobosco.

I fattori biotici

■ Tolleranza e fattori limitanti

Gli organismi viventi possono sopportare solo **variazioni limitate di un certo fattore ecologico**; i margini di questi limiti possono essere comunque più o meno ampi, in quanto ogni specie è variamente sensibile ai fattori ecologici a seconda della sua **valenza ecologica**, cioè della capacità di popolare ambienti con caratteristiche differenti in relazione a un determinato fattore ecologico.

Valenza ecologica

Rispetto alla valenza ecologica le specie si distinguono in **stenoece**, quando tollerano piccole variazioni di un determinato fattore ecologico, ed **euriecie**, quando tollerano ampie variazioni dello stesso fattore ecologico. Per esempio, rispetto al fattore rappresentato dalla concentrazione di sali nel substrato (suolo, acqua), si avranno specie stenoaline ed eurialine; in rapporto al fattore temperatura si avranno specie stenoterme ed euriterme.

Stenoecie ed euriecie

Altri organismi mostrano repulsione o attrazione rispetto a un

Fattori limitanti

fattore specifico e sono indicati, rispettivamente, con i suffissi -fobo e -filo (per esempio, una pianta alofila cresce bene in ambienti salmastri, un organismo fotofobo rifugge la luce). Si definisce infine **fattore limitante** quel fattore, chimico-fisico o biotico, che quando è superiore o inferiore a un certo valore impedisce la sopravvivenza di una specie in quell'ambiente (v. riquadro in basso).

26.3 L'ecosistema

Definizione

L'**ecosistema** è l'unità ecologica fondamentale, formata da una comunità di organismi viventi in una determinata area (biocenosi) e dallo specifico ambiente fisico (biotopo), con il quale gli organismi sono legati da complesse interazioni e scambi di energia e di materia.

Un ecosistema comprende diversi habitat e differenti nicchie ecologiche.

L'habitat

L'**habitat** è il luogo fisico dove un animale o una pianta vivono normalmente, in genere caratterizzato da una forma vegetale o da un aspetto fisico dominante (per esempio, un corso d'acqua o una foresta).

La nicchia ecologica

La **nicchia ecologica** è il ruolo ecologico, o "funzione", che ogni specie occupa all'interno di un habitat, cioè è uno spazio che include tutti gli aspetti dell'esistenza di quella specie. Per esempio, una nicchia ecologica è definita dalle esigenze alimentari, dalle abitudini di vita e dalle interazioni della specie considerata con altre specie, oltre che dalle condizioni climatiche e chimico-fisiche. La nicchia ecologica è unica per ogni specie (per esempio, è noto il caso di cinque specie di uccelli insettivori che si procurano il cibo

LA LEGGE DEI FATTORI LIMITANTI

La legge dei fattori limitanti è una derivazione della **legge del minimo**, formulata dal chimico tedesco J. von Liebig (1803-1873): "La crescita dei vegetali dipende dall'elemento che è presente nella quantità minima, al di sotto della quale le sintesi non possono avvenire". I vegetali utilizzano per i propri processi metabolici numerosi elementi del sistema periodico, ma solo alcuni di questi sono indispensabili, alcuni in grandi quantità, altri in quantità minime (microelementi). Secondo la legge del minimo, la crescita non avviene se

di un microelemento manca anche solo la quantità minima richiesta.

La **legge dei fattori limitanti** considera, anziché gli elementi, i fattori ecologici e stabilisce che una specie non può popolare un certo ambiente se in esso si verifica mancanza, scarsa intensità o eccesso di un certo fattore ecologico. Per esempio, se una popolazione di prede (poniamo erbivori) dovesse ridursi per qualche causa al di sotto di una certa soglia, la popolazione di predatori (carnivori) non sarebbe più in grado di sopravvivere in quelle date condizioni.

in differenti zone specifiche di una stessa specie di abete in Nordamerica).

■ Flusso di energia

I processi vitali che si svolgono negli ecosistemi sono basati su una rete di trasformazioni chimiche che comprendono:

- la **sintesi di materia organica (biomassa)**, cioè di molecole organiche complesse con legami ricchi di energia (carboidrati, lipidi, proteine) a partire da composti inorganici semplici (acqua, diossido di carbonio, sali minerali) prelevati dall'ambiente;

- la **degradazione della materia organica** a composti inorganici semplici con legami poveri di energia, che vengono restituiti all'ambiente per essere nuovamente riutilizzati.

Per assicurare il **mantenimento di queste trasformazioni chimiche**, e quindi della vita sulla Terra, **l'ecosistema necessita di un flusso continuo di energia dall'esterno**: questa viene fornita dal Sole e quindi si può considerare praticamente illimitata.

L'energia solare viene utilizzata dall'ecosistema mediante le piante verdi, in grado di sfruttarla per fabbricare da sé il proprio nutrimento: attraverso la fotosintesi le piante trasformano l'energia luminosa in energia chimica, utilizzando una parte per i propri bisogni fisiologici e immagazzinando il resto.

Il trasferimento di energia agli altri organismi dell'ecosistema avviene **attraverso le catene alimentari** che collegano tra di loro i componenti della biocenosi.

Trasformazioni chimiche alla base dei processi vitali

Il ruolo dell'energia solare

■ Catene e reti alimentari

Una **catena alimentare** è data dalla successione con cui **alcuni organismi si alimentano di quelli che li precedono** e, a loro volta, costituiscono alimento per quelli che li seguono. Secondo il posto occupato nella catena alimentare, gli organismi si collocano a diversi livelli trofici (alimentari): produttori, consumatori e decompositori.

I **produttori** sono il punto di partenza delle catene alimentari; sono le piante verdi e, più in generale, gli organismi autotrofi (comprendenti alcuni batteri, come i cianobatteri), che catturano l'energia dall'esterno e la rendono disponibile nell'ecosistema;

I **consumatori** sono distinti in primari, secondari, terziari ecc.

- **consumatori primari** sono gli erbivori che si nutrono direttamente dei vegetali;

- **consumatori secondari** sono i carnivori che si nutrono di erbivori;

Catena alimentare

Produttori

Consumatori

Decompositori

● **consumatori terziari** sono i carnivori che si nutrono di altri carnivori.

I **decompositori** sono costituiti da invertebrati, funghi e batteri che si nutrono di altri organismi morti, operandone la decomposizione in composti semplici, che sono rimessi in circolazione.

Reti alimentari

I consumatori e i decompositori, che devono procurarsi il nutrimento da materia organica preformata, sono eterotrofi.

Le diverse catene alimentari di un ecosistema sono integrate tra loro a formare complesse **reti alimentari**.

La degradazione dell'energia nella catena alimentare

Il passaggio dell'energia attraverso l'ecosistema è unidirezionale, cioè va dai produttori ai consumatori e ai decompositori, e a ogni stadio una parte di energia si degrada, nel senso che viene dissipata sotto forma di calore ed è perduta dall'ecosistema. Nel passaggio da ogni livello trofico a quello successivo, quindi, la quantità di energia o, ciò che è lo stesso, di materia organica resa disponibile si riduce via via. Questa diminuzione di livello in livello viene rappresentata dalla cosiddetta piramide alimentare; in un ecosistema, la piramide alimentare (v. fig. 26.1) è espressa, per ogni livello, in termini di **biomassa**, cioè di quantità in peso di materia organica secca (costitutiva degli organismi) per unità di superficie (la piramide alimentare riflette quindi la piramide dell'energia in un ecosistema).

■ I cicli biogeochimici

Al flusso di energia si intrecciano i **cicli biogeochimici**, o **cicli dei nutrienti**: sono percorsi chiusi attraverso cui nell'ecosistema avviene la circolazione di elementi chimici tra ambiente fisico e organismi viventi.

Gli elementi indispensabili alla vita (come carbonio, ossigeno, idrogeno, azoto, fosforo), presenti nelle molecole inor-

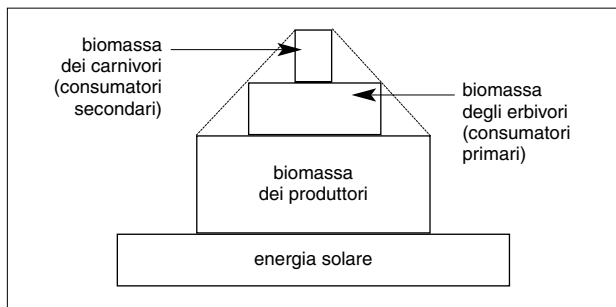


Figura 26.1
Piramide alimentare
(o dell'energia)

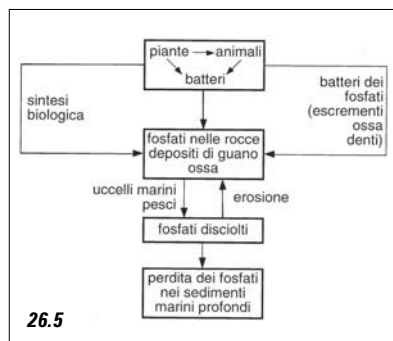
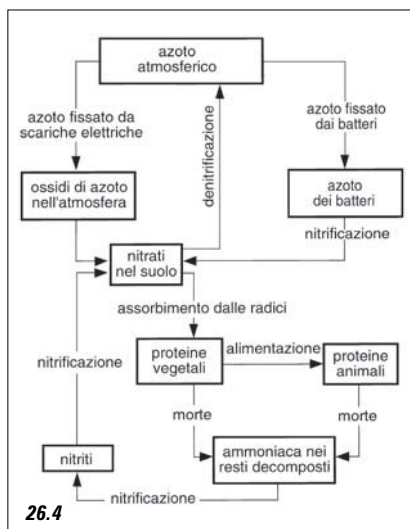
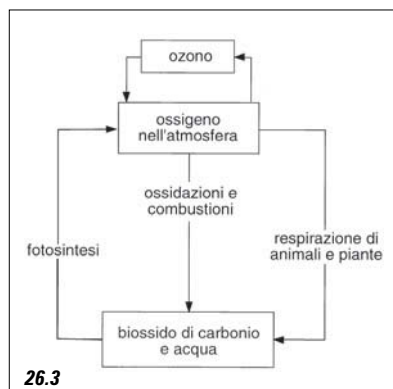
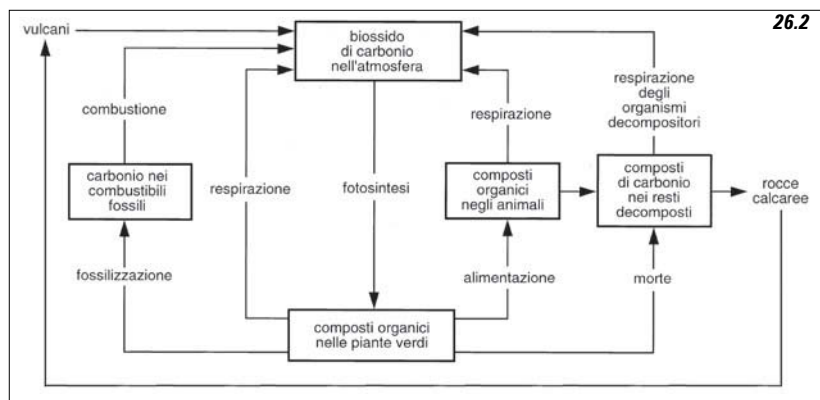


Figura 26.2
Ciclo del carbonio.
Figura 26.3
Ciclo dell'ossigeno.
Figura 26.4
Ciclo dell'azoto.
Figura 26.5
Ciclo del fosforo.

ganiche che si trovano nell'ambiente fisico (rocce, suolo, aria, acqua), sono continuamente incorporati e trasformati in molecole organiche dagli organismi viventi attraverso le catene alimentari; in seguito, nel corso dei processi metabolici degli organismi in vita e nel corso dei processi di decomposizione dopo la morte, questi elementi sono di nuovo trasferiti in molecole inorganiche e restituiti all'ambiente.

La fonte principale, o serbatoio, di ogni elemento si trova in genere nell'ambiente non vivente. I cicli in cui il serbatoio è rappresentato dall'atmosfera (come quelli del carbonio e dell'azoto) sono detti **cicli atmosferici**; i cicli in cui il serbatoio è costituito dai sedimenti (come quello del fosforo) sono detti **cicli sedimentari**. I principali cicli biogeochimici sono il ciclo del carbonio (v. fig. 26.2), il ciclo dell'ossigeno (v. fig. 26.3), il ciclo dell'azoto (v. fig. 26.4), il ciclo del fosforo (v. fig. 26.5), dei quali indichiamo di seguito gli stadi principali.

Ciclo del carbonio

Il ciclo del carbonio si articola in quattro stadi:

1. **fissazione del diossido di carbonio (CO_2) atmosferico**, consistente nella sua trasformazione in composti organici attraverso la fotosintesi delle piante (terrestri e marine);
2. **ritorno del diossido di carbonio all'atmosfera** in seguito all'ossidazione biologica della materia organica (respirazione, fermentazione, decomposizione) e alle reazioni di combustione (incendi naturali della vegetazione, uso di combustibili fossili ecc.);
3. **accumulo nelle rocce** di una frazione del carbonio in seguito al deposito dei resti di alghe e gusci di animali marini, formati da carbonato di calcio insolubile, nei sedimenti dei fondi oceanici; questi si trasformeranno, nel tempo, in rocce calcaree;
4. **ritorno in circolo del carbonio delle rocce calcaree**; queste possono essere trascinate in profondità e ritornare in superficie attraverso le eruzioni vulcaniche, che liberano di nuovo CO_2 nell'atmosfera; oppure possono emergere come montagne ed essere dilavate dall'acqua che trascina in soluzione il carbonato di calcio come bicarbonato di calcio, rendendolo di nuovo disponibile per gli organismi viventi.

Ciclo dell'ossigeno

Il ciclo dell'ossigeno comprende i seguenti stadi:

1. **consumo dell'ossigeno atmosferico** durante la respirazione e i processi di ossidazione e di combustione;
2. **liberazione dell'ossigeno nell'atmosfera** durante la fotosintesi clorofilliana e per trasformazione dell'ozono che si forma negli strati alti dell'atmosfera.

Ciclo dell'azoto

Il ciclo biogeochimico dell'azoto comprende i seguenti stadi:

1. **fissazione dell'azoto atmosferico** (che non può essere utilizzato direttamente dagli organismi) per opera di **batte-**

ri azotofissatori, che vivono nel terreno; in questo processo l'azoto è trasformato in composti inorganici come ammoniaca e ioni ammonio, nitrati o nitriti;

2. **utilizzo dei composti inorganici azotati** da parte delle piante per assorbimento e successiva trasformazione in composti organici, soprattutto proteine, che passano nella catena alimentare;

3. **ritorno dei composti azotati all'ambiente** per escrezione di urea, acido urico o ammoniaca nelle urine e di composti semplici nelle deiezioni degli animali;

4. **ritorno di azoto molecolare all'atmosfera** per decomposizione di materia organica a opera di batteri denitrificanti nel terreno.

Il ciclo biogeochimico del fosforo si articola nei seguenti stadi: Ciclo del fosforo

1. **diffusione del fosforo nel terreno e nei corsi d'acqua** per erosione a opera della pioggia delle rocce fosfatiche (in cui è presente come fosfato di calcio);

2. **assorbimento da parte delle piante** come ione fosfato, trasferimento agli altri organismi attraverso la catena alimentare; il fosforo viene incorporato in composti organici e nei fosfati inorganici costituenti delle ossa;

3. **ritorno dei composti organici e inorganici del fosforo nell'ambiente**, sotto forma di prodotti dell'escrezione (guano degli uccelli) e di resti degli animali;

4. **trasformazione in composti inorganici**, per decomposizione a opera di particolari batteri, del fosforo dei composti organici; il fosforo in forma di fosfati è riutilizzabile dalle piante (una parte di tali composti poco solubili si accumula nel terreno e nei sedimenti).

26.4 Struttura e dinamica delle popolazioni

Una popolazione può subire nel tempo variazioni delle sue dimensioni (**fluttuazioni**): può aumentare in seguito all'eccedenza delle nascite rispetto ai decessi o in seguito all'immigrazione di nuovi individui, oppure può diminuire in seguito all'eccedenza dei decessi rispetto alle nascite o in seguito all'emigrazione di una parte degli individui.

I parametri con cui si analizzano le fluttuazioni di una popolazione sono: **densità**, il numero di individui di una popolazione per unità di spazio; **tasso di natalità**, il rapporto tra il numero di nuovi nati e il numero totale di individui nell'unità di tempo; **tasso di mortalità**, il rapporto tra il numero di individui deceduti e il numero totale di individui nell'unità di tempo.

I parametri
demografici

■ Equilibrio demografico

Una popolazione si mantiene stabile se la natalità è bilanciata dalla mortalità. In un ecosistema, le dimensioni di una popolazione tendono a mantenersi stabili grazie a meccanismi di **equilibrio demografico**, che si instaurano tra il potenziale biotico della popolazione e la resistenza ambientale.

Il potenziale biotico

Il potenziale biotico è la capacità di incremento massimo di una popolazione: ogni individuo ha la capacità di lasciare una progenie numerosa, quindi la popolazione tende spontaneamente a crescere in modo costante, o esponenziale secondo il linguaggio statistico, cioè il numero degli individui si moltiplica a ogni generazione. La crescita esponenziale in realtà è solo teorica, in quanto lo sviluppo della popolazione è limitato dall'ambiente: **ogni ecosistema possiede infatti una capacità biologica specifica**, che esprime il numero massimo di individui che l'ecosistema può sostenere per un lungo intervallo di tempo. La capacità biologica è determinata dalla quantità delle risorse disponibili, come cibo, spazio, luce, che sono ovviamente sempre limitate.

La capacità biologica specifica dell'ecosistema

Per conservarsi stabile, una popolazione deve essere mantenuta al di sotto o a livello della capacità biologica dalla **resistenza ambientale**, definita come l'insieme di tutti i fattori che si oppongono alla crescita di una popolazione, causando la riduzione della natalità o l'aumento della mortalità: possono essere fattori fisici, indipendenti dalla densità di popolazione, come le variazioni climatiche, o biotici come le interazioni tra le popolazioni, e quindi dipendenti dalla densità di popolazione (v. par. 26.5).

La resistenza ambientale

26.5 Relazioni tra le popolazioni

In un ecosistema, ogni popolazione, oltre a instaurare strette relazioni con l'ambiente fisico (a cui ogni specie deve adattarsi con strategie morfologiche, fisiologiche e comportamentali), stabilisce con le altre popolazioni complesse interazioni, che vanno sotto il nome di competizione, predazione, simbiosi.

■ Competizione

La competizione è la concorrenza tra individui della stessa specie (competizione intraspecifica) o di specie differenti (competizione interspecifica) viventi nella stessa area per la conquista di una risorsa (cibo, territorio, luce ecc.). Poiché le risorse di un ecosistema sono limitate, la competizione diventa un fattore fondamentale per mantenere l'equilibrio tra le popolazioni.

La **competizione intraspecifica** è la più pressante perché gli individui di una stessa specie hanno le stesse esigenze e gli stessi adattamenti e ciò li costringe a mettere in atto diversi comportamenti di competizione: competizione di lotta per la scelta del partner o per il territorio o per stabilire gerarchie di dominanza.

La competizione intraspecifica

La **competizione interspecifica** è prevalente quando le diverse specie hanno esigenze simili, cioè quanto più occupano nicchie ecologiche simili, e quanto più aumenta la densità delle popolazioni vicine. Per evitare la competizione interspecifica ogni specie si concentra in una specifica parte dell'habitat e ne utilizza le risorse in modo esclusivo (principio di esclusione di nicchia).

La competizione interspecifica

■ Predazione

La **predazione** è la **cattura e l'uccisione a scopo alimentare da parte di alcuni animali (predatori) di altri animali (prede) di specie diverse.**

La predazione è un fattore di controllo delle popolazioni che dipende dalla densità: infatti con l'aumento della popolazione di prede crescono le possibilità di cattura da parte dei predatori; inoltre, una popolazione di prede che supera la capacità biologica specifica dell'ecosistema è più vulnerabile, perché è indebolita dalla mancanza di cibo o dalla diffusione di parassiti.

Fra predatori e prede si sono instaurate, nel corso dell'evoluzione, spinte selettive reciproche che ne hanno determinato la coevoluzione (v. a p. XXX): di fronte allo sviluppo di strategie di fuga e difesa da parte delle prede, i predatori hanno infatti dovuto sviluppare nuove strategie di attacco.

Le strategie sviluppate da prede e predatori includono:

- **mimetismo criptico**; è lo sviluppo di colori, disegni e forme che rende sia i predatori sia le prede poco appariscenti nell'ambiente che li circonda;

Mimetismo criptico

- **colorazioni di avvertimento**; alcune prede sviluppano, al contrario, colori vivaci ben visibili per avvertire il predatore della presenza di sostanze disgustose o velenose ed evitare così la cattura (per esempio, certe specie di rane velenose hanno colori vivaci, oppure le api, i calabroni e le vespe presentano vistose strisce sul corpo);

Colorazioni di avvertimento

- **mimetismo batesiano**; una preda sviluppa un aspetto simile a quello di un'altra specie, in genere vistosa e più pericolosa per i predatori (per esempio, un serpente innocuo – un colubride – imita la livrea brillante del velenosissimo serpente corallo; oppure la farfalla viceré imita la livrea della farfalla monarca, velenosa);

Mimetismo batesiano

Mimetismo
aggressivo

● **mimetismo aggressivo**; alcuni predatori imitano nelle forme o nei colori specie più innocue per avvicinare indisturbati la preda.

■ Simbiosi

La **simbiosi** è l'associazione di due organismi (simbionti) di specie diverse che interagiscono tra loro con vantaggio per entrambi o per uno solo di essi. Si distinguono varie forme di simbiosi, in base al tipo di rapporto tra i due organismi:

Mutualismo

● **mutualismo**; entrambi i simbionti traggono vantaggio dall'associazione, generalmente per quanto riguarda l'alimentazione; sono esempi di mutualismo quello tra i bovini e i microrganismi che vivono nel loro apparato digerente (questi ultimi ottengono cibo e protezione e forniscono ai primi gli enzimi per digerire la cellulosa) e quello tra i cianobatteri azotofissatori e le radici delle leguminose in cui vivono (i batteri arricchiscono le radici di azoto e ricevono da queste sostanze nutritive);

Commensalismo

● **commensalismo**; uno solo dei simbionti trae vantaggio senza che l'altro ne abbia danno; per esempio, gli aironi guardabuoi, che si posano sul dorso dei grandi mammiferi e si nutrono degli insetti che "scappano" da terra al passaggio degli animali;

Inquilinismo

● **inquilinismo**; due organismi utilizzano in comune una parte dello spazio abitato; per esempio, molte specie di artropodi che vivono nei nidi di insetti sociali come le formiche e vi trovano protezione;

Parassitismo

● **parassitismo**; è una particolare forma di simbiosi, in cui un solo organismo (parassita) trae vantaggio a danno dell'altro (ospite), per tutta la vita o per parte di essa; tra i parassiti ricordiamo tutti i microrganismi patogeni. Il parassitismo è un importante fattore di regolazione della popolazione e dipende dalla sua densità (infatti, i parassiti hanno scarsa mobilità e si diffondono più rapidamente all'interno di popolazioni numerose, incrementandone notevolmente il tasso di mortalità).

27.6 La successione ecologica

La **successione ecologica** è l'evoluzione di un ecosistema, dovuta all'avvicendamento nella stessa area di diverse comunità in relazione alla modificazione dell'ambiente fisico, causata a sua volta dall'azione degli organismi.

L'omeostasi

Il processo di successione tende al raggiungimento di un ecosistema stabile, o climax, dove sia massima l'**omeostasi**,

cioè la capacità del sistema di assorbire le perturbazioni esterne (naturali o indotte dall'uomo) mantenendo integra la propria struttura. Nel corso di una successione, si possono osservare alcune tendenze generali, riassunte nella tabella 26.1. Secondo l'ambiente di partenza, si possono distinguere successioni primarie e secondarie.

■ La successione primaria

La successione primaria ha luogo in aree mai abitate (per esempio, isole vulcaniche di recente formazione, dune sabbiose, colate laviche, superfici rocciose ecc.).

La successione ha inizio con l'insediamento di **organismi pionieri** (batteri, licheni), in grado di sopravvivere e riprodursi in ambienti poco ospitali e con scarse disponibilità alimentari. Gli organismi pionieri operano modificazioni nell'ambiente, soprattutto perché favoriscono la formazione di humus (produzione di sostanza organica, mobilitazione di elementi minerali dal terreno, frantumazione del suolo). Tali modificazioni **preparano l'insediamento della comunità successiva**, con organismi più complessi e con maggiori esigenze ecologiche. Le interazioni di questi ultimi con l'ambiente producono ulteriori variazioni che consentono l'insediamento di altri organismi, e così via fino al raggiungimento della comunità climax.

Organismi pionieri

La comunità successiva

La formazione di un ecosistema stabile dall'ambiente "nudo" richiede tempi lunghissimi: migliaia o decine di migliaia di anni.

■ La successione secondaria

La successione secondaria si instaura in aree già abitate e successivamente distrutte (per esempio, aree incendiate o sepolte da frane, coltivazioni abbandonate ecc.). Fin dagli

Tabella 26.1 Principali variazioni che si osservano nel corso di una successione

VARIABILI	VARIAZIONI
numero specie	aumenta il numero delle specie, sia di autotrofi sia di eterotrofi
biomassa	aumenta la biomassa totale
suolo	aumenta la profondità del suolo e lo strato di humus, il materiale organico in decomposizione
catene alimentari	le relazioni tra le catene alimentari diventano più complesse
produttività	all'inizio è maggiore la produttività dell'ecosistema (autotrofia) rispetto alla respirazione (eterotrofia); in seguito la produttività diminuisce e aumenta invece la respirazione

stadi iniziali si possono insediare comunità più complesse, poiché generalmente l'evento che ha causato la distruzione dell'ambiente precedente non ha comunque impedito la conservazione di alcuni elementi, come semi o spore.

Non sempre la successione secondaria porta all'insediamento della comunità climax caratteristica della zona: spesso intervengono incendi, inondazioni o altri fattori di disturbo che portano alla situazione di massima stabilità consentita in quel caso (climax edafico). Dove vi sono, infine, comunità mantenute stabili dall'azione dell'uomo o degli animali domestici, si parla di disclimax o climax antropogenico.

■ Le comunità climax

Le successioni tendono a una comunità finale detta **climax**, attraverso una serie di **comunità di transizione**, dette **sere** o **stadi serali**. Nel climax, la biomassa totale raggiunge il massimo valore e le specie sono in equilibrio con i propri competitori.

Le comunità climax sono influenzate dal clima e dalla geologia della regione. I biomi, come le foreste, i deserti o le praterie (descritti nel cap. 27), sono esempi di comunità climax stabilitesi su ampie regioni geografiche, caratterizzate da condizioni ambientali simili e da comunità vegetali tipiche.

GLOSSARIO

Ambiente

Insieme delle condizioni chimico-fisiche (fattori abiotici) e biologiche (fattori biotici) a cui è soggetto un organismo.

Bioma

Insieme di ecosistemi, omogenei dal punto di vista fisionomico, ma eterogenei per composizione floristica e faunistica, che si estende su vastissime superfici (tundra, deserto, foresta ecc.).

Biomassa

Quantità in peso di organismi per unità di superficie.

Biosfera

L'insieme dei biomi della Terra.

Biotopo

Il sito effettivamente occupato da una popolazione.

Capacità biologica specifica

Numero massimo di individui che l'ecosistema può sostenere per un lungo intervallo di tempo; è determinata dalla quantità (limitata) delle risorse disponibili.

Catena alimentare

Successione di organismi in cui gli uni si alimentano di quelli che li precedono e, a loro volta, costituiscono alimento per quelli che li seguono.

Cicli biogeochimici, o cicli dei nutrienti

Percorsi chiusi a livello dell'ecosistema o della biosfera, attraverso cui avviene la circolazione di elementi chimici tra ambiente fisico e organismi viventi.

Climax

Comunità stabile, stadio finale di una successione ecologica.

segue

Competizione

Reciproca concorrenza tra individui della stessa specie (competizione intraspecifica) o di specie differenti (competizione interspecifica), viventi nella stessa area, per la conquista di una risorsa.

Comunità, o biocenosi

Insieme più o meno ampio di popolazioni di specie diverse che interagiscono tra loro (per esempio, i pesci, gli invertebrati e le alghe di un lago).

Densità

Numero di individui di una popolazione per unità di spazio.

Ecologia

Scienza che studia i rapporti che gli organismi intrattengono tra loro e con l'ambiente in cui vivono.

Ecosistema

Unità ecologica fondamentale, formata da una comunità di organismi viventi in una determinata area (biocenosi) e dallo specifico ambiente fisico (biotopo) con il quale gli organismi sono legati da complesse interazioni e scambi di energia e di materia.

Fattore limitante

Fattore, chimico, fisico o biotico, che è assente o presente con un valore tale da impedire la sopravvivenza di una specie in quell'ambiente.

Fattori abiotici

Fattori ecologici che dipendono dall'ambiente fisico: comprendono fattori fisici (temperatura, forza di gravità, pressione, luce, umidità, vento e correnti; moto ondoso, struttura del suolo, tipo di rocce) e chimici (acqua, salinità, ossigeno, diossido di carbonio, pH).

Fattori biotici

Fattori ecologici dovuti alla presenza di altri organismi (come competizione, predazione, simbiosi, parassitismo, capacità di spostamento e migrazione, comportamento ecc.).

Fattori ecologici

Il complesso dei fattori abiotici e biotici che

agiscono direttamente sugli esseri viventi almeno durante una fase del loro ciclo di sviluppo.

Habitat

Luogo fisico dove un animale o una pianta vivono normalmente, in genere caratterizzato da una forma vegetale o da un aspetto fisico dominante (per esempio, un corso d'acqua o una foresta).

Nicchia ecologica

Ruolo ecologico, o "funzione", che ogni specie occupa all'interno di un habitat e che dipende dalle esigenze alimentari, dalle abitudini di vita e dalle condizioni climatiche e chimico-fisiche.

Parassitismo

Particolare forma di simbiosi in cui un solo organismo (parassita) trae vantaggio a danno dell'altro (ospite), per tutta la vita o per parte di essa.

Popolazione

Insieme di individui della stessa specie che occupano un dato territorio.

Potenziale biotico

Capacità di incremento massimo di una popolazione, dovuta alla capacità di ogni individuo di lasciare una progenie numerosa.

Predazione

Cattura e uccisione a scopo alimentare a opera di alcuni animali (predatori) di altri animali (prede) di specie diverse.

Resistenza ambientale

Insieme di tutti i fattori che si oppongono alla crescita di una popolazione, causando la riduzione della natalità o l'aumento della mortalità.

Reti alimentari

Insieme di diverse catene alimentari di un ecosistema.

Simbiosi

Associazione di due organismi appartenenti a specie diverse che interagiscono tra loro con vantaggio per entrambi o per uno solo di essi.

Successione ecologica

Processo di evoluzione di un ecosistema

segue

nel corso del tempo, dovuto all'avvicendamento nella stessa area di diverse comunità in relazione alla modificazione dell'ambiente fisico.

Successione primaria

Successione ecologica che ha luogo in aree mai abitate (per esempio, isole vulcaniche).

Successione secondaria

Successione ecologica che si instaura in

aree già abitate e successivamente distrutte (per esempio, aree incendiate).

Tasso di mortalità

Rapporto tra il numero di individui deceduti e il numero totale di individui nell'unità di tempo.

Tasso di natalità

Rapporto tra il numero di nuovi nati e il numero totale di individui nell'unità di tempo.

TEST DI VERIFICA

- 1 Un ecosistema è:**
a una regione della Terra caratterizzata da una vegetazione tipica;
b l'insieme di una comunità e dell'ambiente in cui vive;
c la foresta decidua;
d più individui della stessa specie.

- 2 Un ciclo biogeochimico:**
a è il passaggio di energia nell'ecosistema;
b è un passaggio di materia nell'ecosistema;
c è la trasformazione di materia inorganica in materia organica;
d è la combustione di sostanze organiche.

- 3 Nicchia ecologica è:**
a la tana di un animale;
b il luogo dove abitualmente vive un animale;
c la funzione ecologica di un organismo nell'ecosistema;
d la posizione di un organismo nella catena alimentare.

- 4 La popolazione è:**
a l'insieme di tutti gli organismi di un ecosistema;
b l'insieme degli organismi autotrofi di un ecosistema;
c l'insieme di individui della stessa specie che vivono nello stesso luogo;
d la parte biotica di un ecosistema.

- 5 Capacità biologica specifica di un ecosistema è:**
a il numero di specie;
b la biomassa totale;
c la quantità di nutrimento a disposizione;
d il numero massimo di individui che l'ecosistema può sostenere.

- 6 La successione primaria:**
a inizia con l'insediamento delle piante in un ecosistema;
b inizia per opera di organismi pionieri;
c avviene in luoghi abbandonati dalle coltivazioni;
d è caratterizzata da alberi ad alto fusto.

R

1. 2. 3. 4. 5. 6. 7. 8. 9. 10.

27 La biosfera e i biomi

La **biosfera** è l'insieme costituito dagli ambienti fisici della Terra in grado di ospitare forme di vita e da tutti gli organismi che popolano tali ambienti. Nella biosfera si riconoscono diverse zone geografiche caratterizzate da un clima, una vegetazione e una fauna propri: queste sono definite **biomi**. L'insieme dei biomi comprende l'intera varietà delle forme di vita della Terra. Le interferenze dell'attività umana a danno della biosfera sono determinate sia dall'immissione di sostanze chimiche che causano **inquinamento**, sia da perturbazioni fisiche del territorio (in particolare, la deforestazione, l'ampliamento di aree urbane e industriali, l'alterazione degli assetti idrogeologici). Tra le iniziative di tutela degli ambienti naturali si segnala l'istituzione di **riserve naturali**.

27.1 La biosfera

La biosfera è il sistema biologico che comprende tutti gli ecosistemi della Terra e che quindi si può considerare formata dall'insieme degli ambienti fisici del pianeta (terre emerse, o **litosfera**; acque, o **idrosfera**; aria, o **atmosfera**), che possono ospitare forme di vita, e delle comunità di organismi viventi che popolano tali ambienti.

La biosfera può essere immaginata come una sottile pellicola dello spessore di circa 20 km che circonda la superficie terrestre; fino a 10 km di altezza nell'atmosfera è stata rilevata la presenza passiva di polline e di spore, mentre nelle fosse oceaniche, a circa 10 km di profondità, è stata provata l'esistenza di batteri che vivono in assenza di luce e di ossigeno. La fascia della massima attività vitale degli organismi non supera tuttavia i 3000-4000 m negli ambienti montani e i 200 m di profondità negli ambienti marini (limite che corrisponde alla massima penetrazione della luce del Sole).

La biosfera si mantiene in condizioni di **equilibrio stazionario**; infatti possiede, come tutti i sistemi biologici, una capacità di autoregolazione che le permette di bilanciare le perdite di energia nello spazio con il continuo apporto di energia radiante del Sole, che viene trasformata in materia organica dalla fotosintesi delle piante.

Gli ecosistemi della Terra (v. cap. 26) sono di una varietà straordinaria, tuttavia presentano elementi comuni, che sono da mettere in relazione all'influenza esercitata da alcuni fattori fisico-climatici ambientali, principalmente connessi

Equilibrio
della biosfera

alla disponibilità relativa di nutrienti, energia, acqua e alla temperatura media. Ciò fa sì che gli ecosistemi siano distribuiti sulla superficie terrestre secondo grandi raggruppamenti, aventi caratteristiche omogenee, detti **biomi**, e che rappresentino il primo livello di organizzazione della biosfera.

27.2 I biomi

I biomi sono sistemi ambientali complessi, di ampia estensione geografica, costituiti da un insieme di ecosistemi, le cui comunità animali e vegetali hanno raggiunto, in una determinata area della superficie terrestre, una relativa stabilità in relazione alle condizioni ambientali.

Ogni bioma è caratterizzato principalmente dalle condizioni climatiche della regione e da una particolare vegetazione che ospita una tipica fauna (insieme delle specie animali).

Il **clima** è l'insieme delle condizioni meteorologiche medie di una regione della Terra nel corso dell'anno: le condizioni meteorologiche dipendono dagli elementi del clima, come temperatura, piovosità, che a loro volta dipendono da latitudine, altitudine, distanza dal mare ecc.

Per **vegetazione** si intende l'associazione di specie che caratterizza una certa regione (per esempio, vegetazione alpina, vegetazione mediterranea) in quanto è dominante rispetto all'insieme delle specie vegetali (che costituiscono la flora).

La distribuzione dei biomi sulla Terra segue quindi a grandi linee la distribuzione delle fasce climatiche, in una successione orizzontale che corrisponde alle diverse latitudini (distanza dall'equatore) e una successione verticale corrispondente alle diverse altitudini.

I biomi sono distinti in:

- **biomi terrestri** comprendenti principalmente la tundra, le foreste, le praterie e i deserti;
- **biomi acquatici**, con caratteristiche più uniformi, comprendenti biomi marini (delle regioni oceaniche, della piattaforma continentale, delle aree di risalita e delle aree di estuario) e biomi di acqua dolce (di lago, di fiume, di palude).

■ Tundra

Si distinguono una tundra artica e una tundra alpina.

La **tundra artica** occupa circa il 20% delle terre emerse e si estende in una larga fascia tra la calotta polare artica e la foresta boreale ad aghifoglie, a latitudini comprese tra i 75° e il circolo polare (66° 33' N). La massima estensione di suoli a tundra si trova nella fascia settentrionale della Siberia.

Il clima è caratterizzato da una **stagione estiva molto breve**

Condizioni
climatiche

Vegetazione

Tundra artica

Clima

(40-50 giorni), con temperature comprese tra 0 e 10 °C; durante il resto dell'anno le temperature sono sempre al di sotto dello zero, toccando anche i -70 °C. I venti sono sempre intensi e le precipitazioni molto scarse. D'estate il terreno sgela solo superficialmente, per pochi decimetri; al di sotto di tale limite, il suolo è perennemente gelato (**permafrost**), perciò l'acqua di fusione dello strato superficiale non può essere assorbita dal terreno sottostante. Non è quindi possibile la crescita di alberi ad alto fusto, ma solo di una vegetazione bassa, costituita per lo più da licheni, muschi, sfagni e salici nani. In estate la tundra si popola di animali provenienti dalle regioni più meridionali (renne, volpi, lepri artiche, ermellini, pernici ecc.). La quota più consistente della fauna è costituita da insetti, che trovano un ambiente favorevole al loro sviluppo nei vasti acquitrini che ricoprono il suolo in estate.

Vegetazione e fauna

La **tundra alpina**, molto simile per associazioni vegetali a quella artica, si trova alle alte altitudini, corrisponde al limite della vegetazione, oltre le praterie alpine, fino alle rocce nude o ai ghiacciai perenni.

Tundra alpina

■ Le foreste

La **foresta** (v. fig. 27.1) è una vasta zona di alberi ad alto fusto. Si distinguono le **foreste decidue**, in cui sono dominanti gli alberi che perdono le foglie d'inverno, e le **foreste sempreverdi**, in cui predominano alberi che mantengono le foglie tutto l'anno. Le **foreste miste** sono formate sia da alberi decidui sia da alberi sempreverdi.

Foreste decidue e foreste sempreverdi

Le foreste assumono caratteristiche diverse secondo la latitudine e l'altitudine a cui sono situate. Si distinguono le foreste di conifere, le foreste decidue di clima temperato e le foreste tropicali.

La **foresta di conifere**, detta anche **taiga**, occupa una fascia di circa 1500-2000 km tra il circolo polare artico, al limite inferiore della tundra, e il 50° parallelo nord, nel continente nordamericano e in Eurasia.

La foresta di conifere, o taiga

Il clima è caratterizzato da una stagione estiva calda e da una stagione invernale molto fredda.

Clima

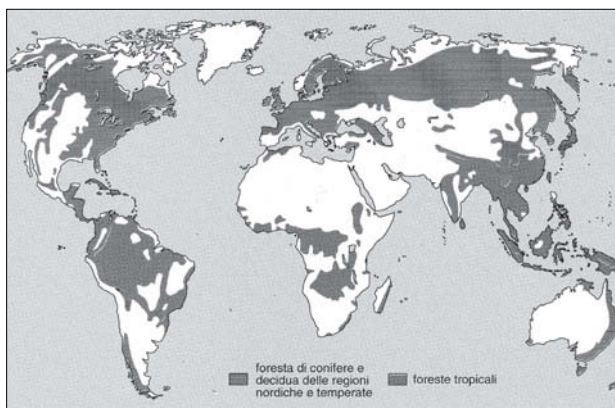
Come vegetazione vi dominano le gimnosperme sempreverdi (abeti, pini) e decidue (larici), con sottobosco piuttosto rado; gli animali più caratteristici sono l'alce, il lupo, lo scoiattolo e il gallo cedrone.

Vegetazione e fauna

In montagna, le foreste di conifere crescono oltre i boschi di latifoglie, fino a un'altitudine (variabile secondo le latitudini), detta limite della vegetazione arborea, oltre la quale non crescono piante ad alto fusto.

Figura 27.1

La distribuzione
delle foreste nel mondo.



Le foreste decidue
di clima temperato

Le **foreste decidue di clima temperato** ricoprono parte dell'America nordorientale, l'Europa centrale, parte del Giappone e dell'Australia e la punta meridionale dell'America meridionale.

Clima

Il clima è caratterizzato da temperature miti e precipitazioni abbondanti distribuite uniformemente.

Vegetazione e fauna

La vegetazione dominante è costituita da latifoglie decidue, come faggi, castagni, querce, con sottobosco fitto. Animali caratteristici sono cervi, cinghiali, linci, molte specie di uccelli. Una volta molto più esteso, soprattutto nell'Europa centrale, è uno dei biomi più alterati dall'azione dell'uomo, che è intervenuto con ampie deforestazioni, sia per sfruttarne il legname, sia per ampliare le aree coltivabili.

In montagna, le foreste decidue occupano altitudini inferiori alle foreste di conifere.

Le foreste tropicali

Le **foreste tropicali** comprendono diverse tipologie di foreste della regione compresa fra i tropici del Cancro e del Capricorno.

Le foreste tropicali
pluviali

Le foreste tropicali più note sono le **foreste pluviali**, che si estendono ad altitudini non troppo elevate in prossimità dell'Equatore: nell'America meridionale nel bacino del Rio delle Amazzoni e dell'Orinoco; in Africa nei bacini del Congo, del Niger e dello Zambesi; nella regione asiatica in India, Malesia, Borneo e nella Nuova Guinea.

Clima

Il clima di queste regioni è caratterizzato da una piovosità che supera i 200 cm di pioggia all'anno, ben distribuita nelle stagioni (spesso con l'alternanza di una o più stagioni secche).

Vegetazione e fauna

È l'ambiente terrestre che ospita il più gran numero di specie diverse (biodiversità), con molte specie animali (soprat-

tutto insetti e uccelli) e vegetali, soprattutto alberi molto alti, a latifoglie sempreverdi; sono caratterizzate da una stratificazione arborea che crea una fitta volta vegetale, per cui solo una minima quantità di luce arriva al suolo e quindi il sottobosco è rado. La foresta pluviale è uno degli ambienti maggiormente minacciati dalla deforestazione.

■ Praterie

Comprendono ecosistemi dominati da associazioni di piante erbacee (per lo più graminacee), che formano un tappeto denso e continuo. Si distinguono praterie a erbe alte e praterie a erbe basse.

Le **praterie a erbe alte** si estendono nelle zone a clima continentale delle medie latitudini, dove la quantità di acqua caduta con le precipitazioni bilancia quella persa per evaporazione e traspirazione; vi è quindi un accumulo di acqua nel suolo sufficiente solo allo sviluppo di isolati alberi. Ampie praterie di questo tipo si trovano nell'America settentrionale, nelle regioni settentrionali della Cina, in Argentina (**pampa**) e in Ungheria (**puszta**). Un particolare tipo di praterie di questo genere sono le **savane** dell'Africa tropicale, che vedono alternarsi lunghi periodi di siccità a forti piogge.

Praterie a erbe alte

Le **praterie a erbe basse**, o **steppe**, si sviluppano nelle zone con clima più arido (sia caldo sia freddo): sono distribuite in due ampie fasce che si estendono oltre la zona equatoriale, fino alle latitudini di 55° N e 45° S. La steppa è caratterizzata da specie erbacee con una minore crescita in altezza, che tendono a formare raggruppamenti irregolari con ampi spazi di terreno scoperti, e qualche arbusto o albero basso isolati. Tra gli animali sono presenti canidi (volpi, coyote, lupi) e felini (puma, gatto selvatico).

Praterie a erbe basse

Le **praterie o pascoli alpini** sono limitate alle regioni di alta quota, al di sopra del limite della vegetazione arborea, con climi molto freddi e ampia disponibilità di acqua nel suolo; vi dominano le graminacee e le ciperacee basse, ma sono presenti anche specie erbacee a fiore, muschi e licheni.

Praterie alpine

■ Deserti

I **deserti** (v. fig. 27.2) sono regioni molto aride che ricevono meno di 25 cm di pioggia all'anno (o una quantità superiore ma distribuita irregolarmente). Sono modellati dagli sbalzi di temperatura (l'escursione termica fra giorno e notte è assai forte), che frantumano le rocce, e dal vento, che trasporta i detriti più fini: si formano così deserti roccioso-pietrosi (reg) e deserti sabbiosi (erg), con le

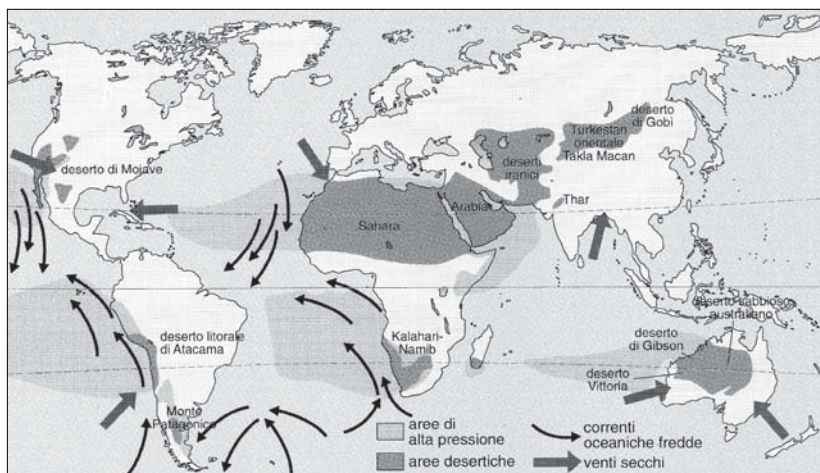


Figura 27.2
Le principali aree
desertiche nel mondo.

Deserti caldi
e deserti freddi

La vita nei deserti

caratteristiche dune. Dal punto di vista ecologico si distinguono i deserti caldi e i deserti freddi.

I **deserti caldi** si trovano in Africa, Arabia, Australia; in queste zone possono affiorare falde acquifere intorno alle quali si sviluppano una vegetazione rigogliosa e insediamenti umani (oasi)). I **deserti freddi** si trovano in Mongolia (deserto del Gobi).

Apparentemente privi di vita, i **deserti ospitano comunità animali e vegetali con adattamenti particolari**. Fra le piante vi sono piante annue, che crescono solo quando vi è una certa umidità; piante succulente come i cactus, che accumulano acqua nei tessuti; arbusti spinosi, che tendono a limitare al massimo la traspirazione; licheni e muschi.

Per sfuggire l'eccessiva calura, gli animali hanno in genere abitudini notturne o si rifugiano in tane o buche; comprendono soprattutto insetti, aracnidi, rettili; tra i mammiferi dei deserti caldi si ricordano gli orici, il topo delle piramidi e il fennec, o volpe del deserto.

■ Gli ambienti marini

I principali fattori ecologici che condizionano la presenza e il mantenimento dell'equilibrio in un ecosistema marino sono:

- il tipo di substrato dei fondali;
- la profondità, da cui dipende la penetrazione della luce e la pressione;
- la salinità, la temperatura, la densità, il colore e la traspa-

renza dell'acqua, che influiscono sul grado di penetrazione della luce;

- le correnti, le maree e il moto ondoso.

In mare vivono molte specie di organismi che si sono adattati a tre forme di vita principali: plancton, necton e benton.

Il **plancton** comprende **vegetali (fitoplancton)** e **animali (zooplancton)** che vivono sospesi nell'acqua; di dimensioni per lo più microscopiche, sono in genere dotati di scarsa capacità di movimento, per cui sono trasportati dalle correnti.

Il **fitoplancton** comprende alghe unicellulari (come le diatomee) e cianobatteri; sono i produttori primari dell'ecosistema marino (la loro produttività è maggiore rispetto alle grandi alghe pluricellulari che vivono sul fondo, o bentoniche).

Lo **zooplancton** comprende protozoi (foraminiferi e radiolari), meduse e ctenofori, crostacei (come cladoceri e copepodi) e tunicati, che possono costituire grandi colonie galleggianti; fanno parte dello zooplancton anche organismi allo stadio di uova o larva. Lo zooplancton riunisce i consumatori primari.

Il **necton** comprende **gli animali sospesi nell'acqua in grado di nuotare attivamente** vincendo la forza delle correnti: sono soprattutto pesci, alcuni molluschi cefalopodi (calamari), rettili come le tartarughe marine, mammiferi come foche e balene, delfini.

Il **benton** (o **benthos**) comprende **gli animali e i vegetali che vivono sul fondo**. Si può distinguere un fitobenton, costituito da alghe e da batteri, e uno zoobenton, composto dagli animali, con rappresentanti di quasi tutti i *phyla*.

In base alla capacità di spostamento si dicono **sessili** gli organismi che trascorrono la vita adulta fissati sul fondo, come alghe, poriferi (spugne), celenterati (coralli e madrepori, anemoni di mare), cirripedi incrostanti (balani); **sedentari** gli animali capaci di piccoli spostamenti sul substrato (come gli echinodermi: per esempio, le stelle di mare); **vagile**, la fauna capace di movimenti veri e propri sul fondo, come crostacei, molluschi e vermi.

Al benton appartengono anche organismi che si muovono nuotando, ma restano sempre nell'ambito del substrato a cui sono strettamente legati per il nutrimento o la riproduzione o in cui trovano riparo (molti pesci, molluschi e alcuni crostacei). Altri animali vivono all'interno del substrato (endobenton), nella sabbia e nel fango; sono soprattutto organismi scavatori e detritivori (policheti, bivalvi ecc.). Negli strati inferiori del mare vi sono anche i decompositori, in genere batteri che consumano i detriti di origine organica e i corpi morti degli organismi del necton e del plancton che

cadono sul fondo: liberano enormi quantità di sostanze minerali arricchendo le acque più profonde.

Secondo la vicinanza alla costa, nell'ambiente marino si distinguono un dominio neritico e un dominio oceanico.

Dominio neritico

Il **dominio neritico** è la zona del mare più vicina alla costa; comprende, secondo la profondità:

1. Zona intercotidale

- una zona intercotidale, la parte di costa compresa tra il livello dell'alta marea e della bassa marea: durante l'alta marea, gli organismi (alghe, cirripedi, gasteropodi ecc.) sono immersi in acqua salata, durante la bassa marea devono affrontare il rischio di disidratazione;

2. Zona litorale

- una zona litorale, che corrisponde alla piattaforma continentale, fino a circa 200 m di profondità, il limite di penetrazione della luce; la ricchezza di sali minerali trasportati in mare dai fiumi e le profondità non elevate, per cui la luce in genere arriva fino ai fondali, permettono la crescita di una rigogliosa comunità di fitoplancton e di conseguenza di una ricca rete alimentare.

Dominio oceanico

Il **dominio oceanico**, o di oceano aperto, comprende, secondo la profondità:

1. Zona fotica

- una zona fotica, fino a 200-250 m, dove arriva la luce e quindi si sviluppano alghe e fitoplancton alla base della catena alimentare; è la zona più popolata, ricca di plancton e di necton;

2. Zona batiale

- una zona batiale, che corrisponde, vicino alle coste, alla scarpata continentale, tra 200 e 2000 m circa; non vi arriva la luce e la presenza di organismi viventi è più rarefatta, anche se si rilevano molte specie animali, tra cui echinodermi e calamari giganti;

3. Zona abissale

- una zona abissale, da 2000 a 4000 m o fino alle massime profondità; ospita una particolare fauna abissale con poche specie animali (in genere pesci predatori, spesso con organi luminescenti, adattati alla forte pressione dell'acqua e alla totale mancanza di luce).

Il dominio oceanico simile al deserto

Il dominio oceanico è l'ambiente marino meno produttivo, paragonabile ai deserti sulla terraferma: la bassa concentrazione di sali minerali nell'acqua non permette lo sviluppo di grandi concentrazioni di fitoplancton e di conseguenza delle comunità marine a esso legate. Sono comunque presenti alcune specie di grossi pesci (**pesci pelagici**, tra cui squali, pesci spada e tonni).

Zone di risalita e sorgenti sottomarine

Nelle profondità oceaniche, le aree più pescose sono le **zone di risalita**, o di **risorgenza**, dove le correnti verticali riportano i sali nutrienti accumulati sul fondo fino alla zona fotica. Di notevole interesse ecologico sono infine le comunità dei "camini" (*black smokers*), **sorgenti sottomarine** che

LA BIOGEOGRAFIA

La biogeografia è la scienza che studia la ripartizione dei biomi sulla Terra, cioè la distribuzione degli esseri viventi sulla superficie terrestre e i fattori che la determinano. A seconda che l'oggetto di studio siano le specie vegetali o le specie animali, si distinguono una fitogeografia e una zoogeografia.

Fitogeografia

La fitogeografia, detta anche geografia botanica, geobotanica, o biogeografia vegetale, si occupa della distribuzione delle piante sulla Terra.

La distribuzione delle piante è largamente influenzata dal clima, e infatti le zone climatiche coincidono con le zone di distribuzione della vegetazione dominante. La fitogeografia distingue la Terra in 6 regioni fitogeografiche principali.

1. La **regione oloartica** si estende su tutta l'Europa, l'Asia centrosettentrionale, la Groenlandia e parte dell'America settentrionale. Comprende biomi come la tundra, le foreste di conifere, le foreste di latifoglie; ai limiti meridionali comprende una fascia di vegetazione subtropicale (tra cui la macchia mediterranea) legata all'ambiente costiero dei mari interni.

2. La **regione paleotropicale** comprende le parti tropicali dell'Africa e dell'Asia; i biomi principali sono le foreste tropicali e le savane.

3. La **regione neotropicale** comprende le regioni tropicali delle Americhe con i biomi delle foreste tropicali e delle savane.

4. La **regione capense** comprende la parte dell'Africa a sud del deserto del Kalahari, con clima di tipo mediterraneo e una flora specializzata.

5. La **regione australiana** comprende l'Australia, con una flora di origine molto antica.

6. La **regione antartica**, che si estende alle isole Kerguelen, alle Falkland o Malvine, alle Macquarie, alla Nuova Zelanda e alla Patagonia, comprende numerose specie di licheni e poche specie di piante superiori.

Zoogeografia

La zoogeografia (v. fig. 27.3) ha per oggetto di studio la distribuzione degli animali sulla Terra in rapporto alla loro storia evolutiva e alle modificazioni della crosta terrestre. La zoogeografia distingue 6 regioni zoogeografiche delle terre emerse, come indicato nella tabella in basso, caratterizzate da una certa omogeneità di popolamenti faunistici (in particolare uccelli e mammiferi), mentre la fauna marina, a causa della grande capacità di dispersione delle sue specie, segue solo in parte questa divisione (si distinguono infatti 4 regioni: tropicale, boreale, antiboreale, polare).

Le regioni biogeografiche

REGIONE	FAUNA CARATTERISTICA
neartica	capra delle nevi, antilocapra, caribù, ondatra
paleartica	erinaceidi, cinghiale comune, daino comune, capriolo
indo-malese	tarsidi, macaco, gibboni, orango, elefante indiano, gallo bankiva, pavone crestato
neotropica	guanaco, vigogna, alpaca, pecari, bradipi, armadilli, formichieri, cavie, vampiri, nandù, tucani e colibri
etiopica o paleotropica	gorilla, scimpanzé, elefante africano, rinoceronte bianco, rinoceronte nero, leone, zebra, giraffa, struzzo, serpentario, lemuri (Madagascar)
australiana	tutti i monotremi (echidna, ornitorinco ecc.), marsupiali (ma assenza dei mammiferi placentati tranne roditori e pipistrelli), emù, casuari, uccelli del paradiso

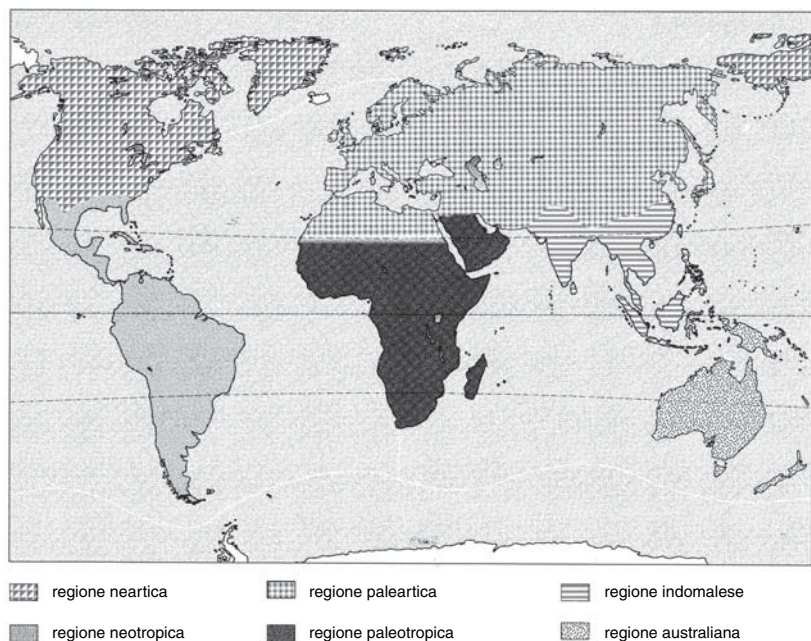


Figura 27.3
 Le regioni
 zoogeografiche.

eruttano acqua calda nera di zolfo e sali minerali. Si trovano a notevoli profondità e ospitano inaspettatamente una ricca comunità di solfobatteri chemiosintetici (che sono quindi produttori primari), pesci rosati, piccoli granchi ciechi, mitili, giganteschi anellidi e anemoni di mare.

■ Gli ambienti di acqua dolce

Gli ambienti di acqua dolce hanno un'estensione relativamente modesta; si dividono in ambienti di acque correnti (a corrente rapida, come i torrenti, e a corrente lenta, come i grandi fiumi e i laghi) e in ambienti di acque stagnanti (come paludi e stagni, in cui l'ossigenazione è scarsa).

I più estesi ambienti di acqua dolce sono i **laghi**, bacini continentali con stratificazioni nel senso della profondità simili a quelle del mare. Si distinguono infatti:

- una **zona litoranea**, con acque poco profonde, caratterizzata da vegetazione di sponda, immersa almeno in parte nell'acqua, con foglie sommerse o galleggianti e piccoli animali che vi trovano rifugio;

I laghi

- una **zona limnica**, con acque più profonde;
- una **zona profonda**.

Anche i laghi contengono plancton, necton e benton; il plancton lacustre è più ricco di individui rispetto a quello marino, ma comprende un minor numero di specie.

Nei laghi delle regioni temperate tende a stabilirsi una stratificazione termica delle acque, dovuta a differenze di temperatura, e quindi di densità, dei diversi strati. Ciò impedisce la libera circolazione delle acque (e quindi dei sali minerali e dell'ossigeno), causando talvolta condizioni di anossia (mancanza di ossigeno) a livello del fondo e bassa concentrazione di sostanze nutritive negli strati superficiali, con rilevanti conseguenze ecologiche.

27.3 Le interazioni uomo-ambiente

Da migliaia di anni, e in particolare dalla rivoluzione industriale, la specie umana altera più di ogni altra gli equilibri naturali, causando una rilevante **riduzione della biodiversità** e un **peggioramento delle condizioni ambientali**.

■ La riduzione della biodiversità

Si definisce **biodiversità** il **numero totale delle diverse specie** (e quindi il totale dei patrimoni genetici) **presenti in un ambiente**, della cui integrità è indice diretto.

Si stima che sulla Terra esistano da 5 a 30 milioni di specie vegetali e animali differenti, di cui ne sono state descritte solo 1,4 milioni. Le foreste pluviali, benché degradate dalle attività umane mantengono uno dei valori più alti di biodiversità (con più del 50% della biodiversità globale); al contrario, per esempio, un campo coltivato con una sola varietà di cereali ha una biodiversità molto bassa.

La diminuzione della biodiversità è provocata dall'estinzione delle specie dovuta sia a cause naturali (come le grandi estinzioni del passato, probabilmente per competizione e selezione naturale), sia, soprattutto nel '900, all'azione dell'uomo: molte specie sono scomparse in seguito alla caccia indiscriminata e più recentemente a causa di alterazioni dell'ambiente naturale e degli inquinamenti.

L'estinzione
delle specie

■ Il peggioramento delle condizioni ambientali

L'alterazione dell'ambiente da parte dell'uomo porta spesso alla distruzione di molti habitat naturali a causa sia delle diverse forme di inquinamento, sia di altri tipi di perturbazioni, quali la deforestazione e il pascolo eccessivo, che contribuiscono alla desertificazione, la compromissione del-

L'inquinamento

l'assetto idrogeologico del territorio, l'espansione degli insediamenti urbani, industriali e agricoli.

Si definisce inquinamento il complesso delle alterazioni arrecate all'ambiente (atmosfera, acque e suolo) **da agenti che ne modificano le caratteristiche chimiche, fisiche o biologiche, in genere in senso sfavorevole alla vita.** Benché possano verificarsi fenomeni di inquinamento dovuto a cause naturali (per esempio, l'immissione di gas e ceneri di origine vulcanica), il termine si riferisce oggi soprattutto alle alterazioni dannose provocate dall'azione dell'uomo, la specie che più di ogni altra è in grado di modificare l'ambiente.

I meccanismi nocivi dell'inquinamento

Le sostanze inquinanti sono nocive all'ambiente sia per la loro intrinseca tossicità, sia perché immesse in dosi eccedenti la naturale capacità di autodepurazione degli ecosistemi.

Le sostanze inquinanti sono residui o sottoprodotti dell'attività industriale (produzione di energia o beni di consumo) e agricola (uso di fertilizzanti e pesticidi, deiezioni di animali) e rifiuti biologici civili.

Le cause dell'inquinamento sono da collegare a vari fattori in relazione tra loro, tra cui la crescita demografica, la progressiva concentrazione urbana e il conseguente aumento dei bisogni e quindi della produzione dei beni di consumo. Gli effetti dell'inquinamento continuo e incontrollato interessano il ritmo di crescita e lo stato di salute delle specie viventi e interferiscono con le catene alimentari; questi effetti, sommandosi alle alterazioni degli habitat, minano l'integrità della biosfera a diversi livelli: atmosfera, acqua e suolo.

■ Inquinamento atmosferico

Le principali fonti di inquinamento atmosferico

I principali inquinanti atmosferici (v. tab. 27.1) sono i prodotti dei processi di combustione di combustibili fossili (petrolio, carbone e gas naturale), a cui si aggiungono gli incendi appiccati a scopo di disboscamento (pratica ancora diffusa nei paesi in via di sviluppo; per esempio, il disastroso incendio delle foreste dell'Indonesia nell'autunno 1997).

Le principali fonti di inquinamento atmosferico sono quindi gli impianti di riscaldamento domestico, i motori degli autoveicoli a combustione interna, gli impianti termici industriali, le centrali termoelettriche e gli impianti di incenerimento dei rifiuti solidi, che liberano nell'atmosfera diossido di carbonio, monossido di carbonio, diossido di zolfo, ossidi di azoto, piombo, particelle sospese, idrocarburi.

Numerosi altri settori industriali (chimico, metallurgico, estrattivo) sono responsabili dell'emissione di polveri e composti organici di varia natura (tra cui i clorofluorocarburi).

Inquinanti atmosferici sono anche i prodotti radioattivi ar-

Tabella. 27.1 I principali inquinanti atmosferici

INQUINANTE	SOURCE AND EFFECTS
diossido di carbonio (CO₂)	<i>fonte:</i> uso di combustibili fossili; combustione di materia organica; incendi a scopo di deforestazione; decomposizione di materia organica <i>effetti sull'ambiente:</i> effetto serra
monossido di carbonio (CO)	<i>fonte:</i> combustioni incomplete (specialmente nei motori a combustione interna a benzina) <i>effetti sulla salute:</i> tossico, riduce la capacità dell'emoglobina di trasportare l'ossigeno ai tessuti (viene anche limitata l'acutezza visiva e l'attività mentale)
diossido di zolfo (SO₃)	<i>fonte:</i> uso di combustibili fossili (in cui sono presenti composti dello zolfo come impurezze); processi metallurgici <i>effetti sulla salute:</i> danni alle vie respiratorie; presente nello smog invernale <i>effetti sull'ambiente:</i> piogge acide
ossidi di azoto: monossido di azoto (NO) e diossido di azoto (NO₂)	<i>fonte:</i> uso di combustibili fossili (specialmente nei motori a combustione interna); materia organica <i>effetti sulla salute:</i> danni alle vie respiratorie <i>effetti sull'ambiente:</i> contribuiscono allo smog fotochimico; piogge acide; diminuzione dello strato di ozono (nella stratosfera)
protossido di azoto (N₂O)	<i>fonte:</i> uso di fertilizzanti azotati; combustione di materia organica <i>effetti sull'ambiente:</i> effetto serra
metano (CH₄)	<i>fonte:</i> decomposizione in condizioni anaerobiche di materia organica (risaie); allevamento di bestiame; perdite durante l'estrazione di combustibili fossili <i>effetti sull'ambiente:</i> effetto serra; diminuzione dell'ozono (nella stratosfera)
piombo	<i>fonte:</i> motori a combustione interna a benzina (con additivi contenenti piombo); alcuni processi industriali <i>effetti sulla salute:</i> saturnismo
clorofluorocarburi	<i>fonte:</i> bombole spray; fluidi frigoriferi; fabbricazione di materie plastiche espanse <i>effetti sull'ambiente:</i> diminuzione dello strato di ozono; effetto serra
particelle sospese	<i>fonte:</i> processi di combustione; processi industriali <i>effetti sulla salute:</i> danni alle vie respiratorie (contribuiscono allo smog invernale) <i>effetti sull'ambiente:</i> diminuzione della trasparenza dell'aria
idrocarburi	<i>fonte:</i> combustioni incomplete (specialmente autoveicoli); raffinerie di petrolio; movimentazione di combustibili e di solventi; evaporazione di idrocarburi <i>effetti sull'ambiente:</i> contribuiscono allo smog fotochimico

tificiali dovuti, oltre che alle esplosioni atomiche sperimentali, a lavorazioni di sostanze radioattive per l'utilizzazione pacifica dell'energia nucleare, all'impiego di nuclidi radioattivi nella ricerca scientifica, nell'industria e in campo medico (considerando anche le fughe di radioattività da incidenti delle centrali nucleari).

Gli inquinanti possono diffondere negli strati alti dell'atmosfera oppure precipitare al suolo, portati dalle correnti at-



Figura 27.4
L'effetto serra.

L'effetto serra

mosferiche anche a grandi distanze dalla sorgente inquinante, causando diversi effetti.

L'effetto serra (v. fig. 27.4) è il fenomeno per cui l'energia emessa dalla superficie terrestre verso lo spazio (in prevalenza come radiazione infrarossa), per bilanciare il flusso di energia ricevuta dal Sole, viene parzialmente assorbita da alcuni gas presenti nell'atmosfera (detti gas serra; in particolare, il diossido di carbonio) e da questi irradiata nuovamente verso la Terra, come fanno i vetri di una serra.

Questo fenomeno mantiene sulla superficie terrestre una temperatura media maggiore di quella che ci sarebbe in assenza di atmosfera e permette così la vita. Tuttavia l'aumento dell'emissione da parte delle attività umane dei gas serra (oltre al diossido di carbonio, il metano, il protossido di azoto e i clorofluorocarburi, o CFC) rafforza l'effetto serra e potrebbe portare come conseguenza a un progressivo aumento della temperatura sulla Terra con disastrose modificazioni climatiche e sul regime delle acque).

Diminuzione
dello strato di ozono

L'ozono, una forma allotropica dell'ossigeno, è costituito da una molecola triatomica (O_3); è un gas tossico, di colore bluastro e dal caratteristico odore acre; si forma dall'ossigeno per azione di scariche elettriche (per esempio, durante i temporali) o per azione dei raggi ultravioletti provenienti dal Sole: quest'ultimo processo avviene nella parte alta dell'atmosfera, la stratosfera, in una fascia compresa tra 15 e 40 km di altezza, particolarmente ricca di ozono (detta ozonofera). L'ozono stratosferico ha un'importante funzione biologica, perché crea una barriera contro i raggi ultravioletti dannosi per gli esseri viventi. L'integrità dello strato di ozono è minacciata da una serie di contaminanti (tra cui, in particolare, i clorofluorocarburi) originati dall'attività umana.

Piogge acide

Nell'atmosfera, le sostanze inquinanti gassose possono subire trasformazioni chimiche e formare prodotti che si sciolgono nelle goccioline di acqua delle nubi e, in seguito, essere

trascinate al suolo con le precipitazioni. In particolare, l'acido solforico (H_2SO_4) e l'acido nitrico (HNO_3), che si formano in seguito a reazioni di ossidazione rispettivamente del diossido di zolfo (SO_2) e degli ossidi di azoto (NO^+ , NO_2) provenienti dalla combustione di combustibili fossili, determinano l'aumento dell'acidità delle precipitazioni fino a un pH compreso fra 2 e 3 (**piogge acide**) rispetto ai valori normali (pH 5,6 circa, dovuto alla reazione tra il diossido di carbonio CO_2 e l'acqua, con formazione di acido carbonico). Le piogge acide colpiscono soprattutto gli ecosistemi forestali (per esempio, indebolendo le difese delle piante ed esponendole all'attacco di agenti patogeni) e lacustri (l'aumento di acidità può ridurre il numero delle specie acquatiche). Nel suolo le piogge acide possono rendere solubile l'alluminio, che in forma di ioni ha effetto tossico sulle piante; asportare per dilavamento ioni calcio o altri elementi dal terreno. Inoltre sono responsabili di danni al patrimonio artistico e architettonico per l'azione disgregante delle pietre da costruzione calcaree (carbonato di calcio).

Nella bassa atmosfera **certi composti chimici possono subire ossidazioni fotochimiche**, cioè promosse dalla luce solare, e innescare una catena di reazioni responsabili dello **smog fotochimico**. Questo è dovuto soprattutto alle emissioni gassose di ossidi d'azoto e idrocarburi connesse al traffico automobilistico ed è favorito da una particolare condizione meteorologica, detta **inversione termica**: è un fenomeno per cui la temperatura dell'aria aumenta con l'altezza dal suolo; ciò impedisce i processi di rimescolamento dell'atmosfera con conseguente ristagno a bassa quota degli inquinanti in forma concentrata.

Una conseguenza dello smog fotochimico è l'aumento della concentrazione di ozono, tossico, nello strato più basso dell'atmosfera; inoltre i composti organici poco volatili possono condensare, formando una caratteristica nebbia di minuscole goccioline. Lo smog fotochimico produce sull'uomo effetti irritanti a carico degli occhi, della gola e delle vie respiratorie.

Smog fotochimico

■ L'inquinamento delle acque

Nel suo ciclo idrologico l'acqua è colpita da diverse forme di inquinamento, alcune dovute all'immissione diretta di sostanze contaminanti, altre all'ingresso indiretto nei corpi idrici di inquinanti provenienti dall'atmosfera (piogge acide) e dal suolo.

Le acque naturali possiedono un potere autodepurante che si manifesta nella **capacità di decomporre biologica-**

Il potere autodepurante

mente (biodegradare) le sostanze organiche di provenienza animale e vegetale e alcune sintetiche, oltre ai sali inorganici del fosforo e dell'azoto e a vari composti inorganici. Questa capacità è dovuta all'azione di microrganismi presenti nelle acque, che sono in grado di ossidare questi materiali, detti biodegradabili, demolendoli in molecole semplici che entrano nei cicli naturali biogeochimici.

I processi di autodepurazione avvengono in presenza di ossigeno, il cui consumo è gradualmente compensato dall'assorbimento di nuovo ossigeno dall'atmosfera. Se la richiesta di ossigeno di un corpo idrico è eccessiva, e quindi supera la capacità di riossigenazione, subentrano fenomeni putrefattivi (dovuti a microrganismi anaerobi) nel corso dei quali vengono liberate sostanze tossiche (solfo di idrogeno H_2S ; fosfina PH_3 ; metano CH_4); come conseguenza, si ha una degradazione dell'ecosistema acquatico.

I principali inquinanti delle acque derivano da scarichi urbani, industriali e agricoli (v. tab. 27.2).

L'eutrofizzazione

L'eutrofizzazione è dovuta all'eccessivo apporto in un corpo idrico di sostanze nutritive (sali di azoto e di fosforo contenuti in fertilizzanti e detersivi), che provocano un'enorme proliferazione della vegetazione sommersa. La successiva decomposizione di questa vegetazione determina un impoverimento dell'ossigeno disciolto nelle acque del fondo e la conseguente morte di organismi e lo sviluppo di gas tossici. In particolari condizioni stagionali le acque di fondo prive di ossigeno possono mescolarsi a quelle più superficiali, fa-

Tabella. 27.2 Fonti dei principali inquinanti delle acque

effluenti urbani	contengono soprattutto sostanze organiche biodegradabili provenienti dal metabolismo umano, accanto a prodotti chimici di varia natura (tra cui solventi organici) derivati da attività artigianali e commerciali e dall'impiego domestico di prodotti, quali i detersivi; hanno elevato contenuto di microrganismi patogeni (colibatteri e streptococchi fecali)
effluenti industriali	possono contenere una vasta serie di composti chimici inquinanti, inorganici e organici, provenienti dalla produzione di varie attività industriali (principalmente chimica, farmaceutica, petrolchimica, cartaria, tessile, galvanica, conciaria e alimentare); gli inquinanti inorganici comprendono acidi e basi forti, solfuri, cianuri, fluoruri, solfiti, sali metallici e non, metalli tossici (arsenico, cadmio, cromo esavalente, rame, mercurio, nichel, piombo, selenio); gli inquinanti organici includono oli minerali, fenoli, solventi (aromatici, clorurati e azotati) e, per quanto riguarda l'industria alimentare, materiali organici biodegradabili
effluenti agricoli	provengono dallo smaltimento di deiezioni animali degli allevamenti (in particolare suini) non utilizzate come concimi naturali; a queste si sommano fertilizzanti e antiparassitari, che mediante la pioggia sono in parte trascinati nei corsi d'acqua superficiali e in parte possono penetrare nel terreno fino a raggiungere la falda acquifera, contaminando l'acqua potabile

cendo abbassare il contenuto di ossigeno, tanto da non essere più compatibile con la vita e provocare imponenti morie di pesci.

Il **petrolio** è l'**inquinante marino più diffuso** a causa della pratica delle petroliere di scaricare in mare le acque di lavaggio delle cisterne, degli incidenti non rari che coinvolgono petroliere e dell'estrazione di petrolio dalle piattaforme marine.

Inquinamento
da petrolio

Le acque possono essere inquinate anche dal calore, principalmente a causa del crescente impiego di acqua nei processi di raffreddamento delle industrie e soprattutto delle centrali termoelettriche e nucleari; l'acqua di raffreddamento, riscaldata, viene alla fine immessa in corsi d'acqua o bacini lacustri. L'aumento della temperatura dell'acqua ha come primo effetto la diminuzione della solubilità dell'ossigeno; inoltre accelera i processi di sviluppo delle forme di vita acquatica accentuando i processi di eutrofizzazione. Gli effetti più gravi sono dovuti agli improvvisi abbassamenti di temperatura che provocano, negli animali ormai adattati a un ambiente più caldo, i cosiddetti "stress freddi", che possono anche essere letali.

Inquinamento
termico

■ L'inquinamento e le alterazioni del suolo

Lo smaltimento nelle discariche dei **rifiuti solidi urbani** comporta il degrado del territorio e il rischio di infiltrazioni nel terreno di sostanze tossiche; l'incenerimento dei rifiuti causa inquinamento atmosferico. È diventata pertanto indispensabile la **raccolta differenziata** per effettuare quanto possibile il *riciclo* delle materie prime (carta, plastica, vetro...).

Altra fonte di inquinamento possono essere i **fanghi** provenienti dagli impianti di depurazione delle acque luride delle città e delle lavorazioni industriali.

L'uso di **antiparassitari** e **fertilizzanti** può causare il **bioaccumulo** di sostanze tossiche (come arsenico, cadmio, piombo) nella catena alimentare.

La **deforestazione** impoverisce il suolo, influisce sulla piovosità e causa un probabile aumento dell'effetto serra.

In vaste regioni, soprattutto tropicali, lo sfruttamento eccessivo dei terreni marginali per l'agricoltura o il pascolo porta alla **desertificazione**.

Cattive pratiche agricole, costruzioni in terreni a rischio, eccessivo sfruttamento dei terreni causano l'**erosione** del suolo.

27.4 La tutela della natura

Come si è visto (v. cap. 26), la biosfera è in grado di mantenere un equilibrio globale: l'azione dell'uomo è tuttavia spesso più veloce della capacità di risanamento naturale. Poiché è impensabile impedire gli interventi umani, è opportuno frenarne le conseguenze, con un'accurata gestione del territorio, la protezione delle specie dall'estinzione e la conservazione dei diversi ambienti in cui vivono.

Oltre che all'educazione di ciascuno di noi, la tutela della natura è affidata a organizzazioni internazionali e agli istituti di conservazione del territorio, o riserve naturali (v. i due riquadri qui sotto).

PRINCIPALI ORGANIZZAZIONI INTERNAZIONALI DI TUTELA AMBIENTALE

● **UICN** (Unione Internazionale per la Conservazione della Natura): è un'istituzione internazionale indipendente, composta di Stati membri e istituzioni internazionali o private. Gode dell'appoggio dell'UNESCO e della FAO; promuove e sostiene azioni sul piano mondiale per tutelare la natura e le risorse naturali.

● **UNESCO** (Organizzazione delle Nazioni Unite per l'Educazione, la Scienza e la Cultura): fra i molteplici campi di attività,

molte riguardano i problemi di istruzione ed educazione al rispetto della natura, formazione di docenti e di ricercatori.

● **FAO** (Organizzazione delle Nazioni Unite per l'Alimentazione e l'Agricoltura): organizza sul piano mondiale le attività riguardanti la produzione agricola per il miglioramento delle condizioni di vita dell'uomo, con particolare riguardo all'utilizzazione razionale del suolo, della fauna e della flora.

GLI ISTITUTI DI CONSERVAZIONE DEL TERRITORIO

Le **riserve naturali** sono territori di ampiezza varia (compreso il sottosuolo o le acque) che per ragioni di interesse generale o scientifico, estetico o educativo sono sottratte al libero intervento dell'uomo e poste sotto il controllo dei poteri pubblici; garantiscono la protezione e la conservazione dei caratteri naturali fondamentali. Comprendono:

● **riserve naturali integrali**: in genere di modesta estensione, tutelano in modo assoluto l'ambiente e tutto quanto vi è compreso (flora, fauna, acque, terreni ecc.). È vietato l'ingresso all'uomo, salvo per compiti scientifici e di gestione;

● **riserve naturali orientate**: sono consentiti interventi del personale scientifico o amministrativo al solo scopo di sorvegliare e orientare scientificamente l'evoluzione naturale di un ambiente;

● **parchi nazionali**: sono territori di particolare interesse per vegetazione, fauna o natura geologica e di bellezza paesaggistica, che, pur proteggendo la natura, ne favoriscono la fruizione da parte di tutti, a scopo sia educativo sia ricreativo. Con precise limitazioni, sono permessi l'accesso alla popolazione e alcuni interventi per lo sviluppo controllato del turismo e di altre attività umane;

● **riserve naturali particolari**: sono istituite per la conservazione di singoli aspetti della natura e comprendono quindi riserve geologiche, botaniche, zoologiche biologiche o antropologiche;

● **riserve naturali speciali**: hanno finalità ancora più precise, che possono riguardare la tutela di singole manifestazioni naturali (cascate, grotte), di "monumenti naturali" o di popolamento animale e vegetale.

GLOSSARIO

Benton, o benthos

L'insieme degli animali e dei vegetali che vivono sul fondo. Comprende il fitobenton, costituito da alghe e da batteri, e lo zoobenton, composto dagli animali.

Biodegradabilità

Proprietà di alcuni materiali di essere decomposti dall'azione di microrganismi presenti nelle acque.

Biodiversità

Numero totale delle diverse specie (e quindi totale dei patrimoni genetici) presenti in un ambiente.

Biogeografia

Scienza che studia la ripartizione dei biomi sulla Terra, cioè la distribuzione degli esseri viventi sulla superficie terrestre e i fattori che la determinano.

Biomi

Sistemi ambientali, di ampia estensione geografica, costituiti da un complesso di ecosistemi, le cui comunità animali e vegetali hanno raggiunto una relativa stabilità; ogni bioma è caratterizzato dal clima e da una particolare vegetazione che ospita una fauna tipica.

Biosfera

Sistema biologico che comprende tutti gli organismi viventi della Terra e gli ambienti che essi formano (biomi).

Eutrofizzazione

Fenomeno dovuto all'eccessivo apporto in un corpo idrico di sostanze nutritive, che provoca un'enorme proliferazione della vegetazione sommersa.

Fitoecografia

Branca della botanica che si occupa della distribuzione delle piante sulla Terra.

Fauna

Elenco di tutte le specie animali che abitano una regione.

Flora

Elenco di tutte le specie vegetali che crescono in un ambiente.

Inquinamento

Complesso delle alterazioni arrecate all'ambiente (atmosfera, acque e suolo) da agenti che ne modificano le caratteristiche chimiche, fisiche o biologiche, in genere in senso sfavorevole alla vita.

Necton

Insieme degli animali sospesi nell'acqua in grado di nuotare attivamente vincendo la forza delle correnti: sono soprattutto pesci, alcuni molluschi (calamari), rettili come le tartarughe marine, mammiferi come foche, balene e delfini.

Plancton

Insieme di vegetali (fitoplancton) e animali (zooplancton) di piccolissime dimensioni che vivono sospesi nell'acqua, in genere dotati di scarsa capacità di movimento, per cui sono trasportati dalle correnti.

Riserve naturali

Territori di ampiezza varia che per ragioni di interesse generale o scientifico, estetico o educativo sono sottratte al libero intervento dell'uomo e poste sotto il controllo dei poteri pubblici; garantiscono la protezione e la conservazione dei caratteri naturali fondamentali.

Vegetazione

Associazione delle specie che crescono in uno stesso territorio e lo caratterizzano (per esempio, vegetazione alpina, vegetazione mediterranea), in quanto dominante rispetto all'insieme delle specie vegetali.

Zoogeografia

Branca della zoologia che si occupa della distribuzione degli animali sulla Terra in rapporto alla loro storia evolutiva e alle modificazioni della crosta terrestre.

TEST DI VERIFICA

1 Che cos'è un bioma?

2 La biosfera è:

- a** l'insieme dei biomi;
- b** un insieme di ecosistemi;
- c** la parte della Terra abitata dall'uomo.

3 La biodiversità indica:

- a** il numero di individui di un ambiente;
- b** il numero di animali di una stessa specie;
- c** il numero di specie diverse di un ambiente.

4 La parte più produttiva del mare è:

- a** la zona batiale;
- b** la zona fotica;
- c** la zona abissale.

R

1 v. par. 27.2; 2 a; 3 c; 4 b; 5 b; 6 b; 7 a.

5 La tundra:

- a** si trova solo ai poli;
- b** si trova alle alte latitudini e alle alte altitudini;
- c** si trova in alta montagna.

6 La biodegradabilità indica la proprietà:

- a** di un corso d'acqua di autodepurarsi;
- b** di alcuni materiali di essere decomposti dai batteri;
- c** di un ecosistema di mantenere l'equilibrio.

7 L'eutrofizzazione:

- a** è l'eccesso di nutrimento in un ambiente acquatico;
- b** è la moria di pesci in un lago.
- c** è la presenza di mucillagini in mare.

BIOLOGIA

SCHEMI E TAVOLE DI SINTESI. DISEGNI ESPLICATIVI

TUTTO

Studio • Riepilogo • Sintesi

TITOLI DELLA COLLANA

ARCHITETTURA - BIOLOGIA - CHIMICA - CINEMA - DIRITTO
ECONOMIA AZIENDALE - ECONOMIA POLITICA E SCIENZA
DELLE FINANZE - FILOSOFIA - FISICA - FRANCESE
GEOGRAFIA ECONOMICA - INGLESE - LATINO - LETTERATURA
FRANCESE - LETTERATURA GRECA - LETTERATURA INGLESE
LETTERATURA ITALIANA - LETTERATURA LATINA
LETTERATURA SPAGNOLA - LETTERATURA TEDESCA
MUSICA - NOVECENTO - PSICOLOGIA E PEDAGOGIA - SCIENZE
DELLA TERRA - SOCIOLOGIA - SPAGNOLO - STORIA - STORIA
DELL'ARTE - TEDESCO