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

Biologia

3. L'evoluzione e la biodiversità

Quinta edizione italiana
condotta sulla undicesima edizione americana

GUARDA!
I VIDEO DEL TUO LIBRO
SULLO SMARTPHONE

BIOLOGIA ZANICHELLI

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

Biologia

3. L'evoluzione e la biodiversità

Quinta edizione italiana
condotta sulla undicesima edizione americana

PER IL COMPUTER E PER IL TABLET

L'eBook multimediale

1 REGÌSTRATI A MYZANICHELLI

Vai su **my.zanichelli.it** e regìstrati come studente universitario

2 SCARICA BOOKTAB

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

3 ATTIVA IL TUO LIBRO

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

4 CLICCA SULLA COPERTINA

Scarica il tuo libro per usarlo offline

PER LO SMARTPHONE

GUARDA! I video del libro sul tuo smartphone

Scarica la app da: Scarica su App Store · DISPONIBILE SU Google Play

1. Sul libro, inquadra l'icona
2. Sullo smartphone, tocca il play
3. Guarda i video

BIOLOGIA ZANICHELLI

La visione di *Biologia*

Biologia è meraviglia

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

Biologia è dinamica

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

Biologia è sistema

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

Biologia è vita

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

Biologia è apprendimento attivo

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

Biologia è avvincente

«Un caso da vicino»

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

▶ UN CASO DA VICINO

Il funzionamento dell'aspirina

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

Successivamente raccolse circa mezzo chilogrammo di corteccia di salice e la ridusse in polvere, distribuendola poi a una cinquantina di persone che soffrivano di vari dolori; tutte riferirono di sentirsi meglio dopo averla assunta. Stone riassunse i risultati di questa sorta di «test clinico» in una lettera alla Royal Society, all'epoca l'istituto scientifico più prestigioso di Inghilterra. Stone aveva scoperto l'acido salicilico, alla base del medicinale più utilizzato al mondo. La sua lettera (che esiste tuttora) porta la data 25 aprile 1763.

La struttura chimica dell'acido salicilico (da *Salix*, ere dell'albero nunemente noto e salice) venne diata per i 70 anni successivi, e presto i chimici riuscirono a sintetizzarlo in laboratorio. Sebbene il composto allievasse il dolore, la sua acidità irritava il sistema digerente. Intorno alla fine del diciannovesimo secolo, l'azienda chimica tedesca Bayer riuscì a sintetizzarne una forma parimenti efficace ma meno dannosa, l'acido acetilsalicilico, commercializzato poi con il nome di aspirina. La vendita di questo farmaco trasformò la Bayer in azienda farmaceutica di spicco a livello mondiale, una posizione che mantiene tutt'oggi.

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

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

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

▶ UN CASO DA VICINO — **I farmaci antinfiammatori come inibitori di enzimi**

L'ESPERIMENTO

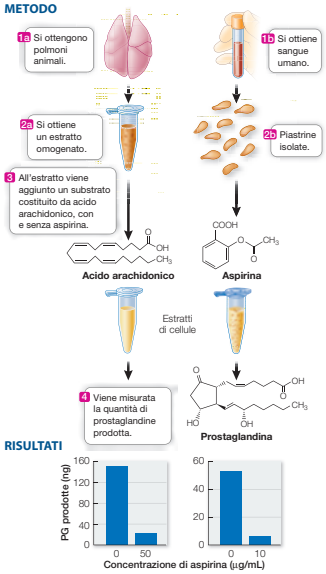
Articoli originali: Vane J.R. 1971. Inhibition of prostaglandin synthesis as a mechanism of action of aspirin-like drugs. *Nature* 231: 232-235. Smith J.B. and Wells A.L. 1971. Aspirin selectively inhibits prostaglandin production in human platelets. *Nature* 231: 235-238.

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

IPOTESI

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

METODO



CONCLUSIONI

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

LAVORARE CON I DATI

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

DOMANDE

1 Nel primo gruppo di esperimenti, il tessuto polmonare delle cavie viene frammentato per formare estratto omogenato. Il substrato, costituito da acido arachidonico, viene aggiunto all'estratto, e dopo 30 minuti si misura la quantità di prostaglandina (PG). I risultati sono mostrati in **Tabella A**. Riporta in un grafico la sintesi di PG in funzione della concentrazione di aspirina. Cosa ne concludi?

2 Un gruppo di esperimenti simili è stato condotto su piastrine umane (frammenti citoplasmatici derivanti da leucociti). Queste cellule, in certe condizioni ambientali, producono PG secondo lo stesso meccanismo enzimatico che avviene nei tessuti polmonari. I risultati sono mostrati in **Tabella B**. Cosa impariamo da questi risultati? Cosa possiamo dire sulla generalizzabilità della risposta alla domanda 1?

Tabella A

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

Tabella B

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

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

Tabella C

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

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

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

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

UN CASO DA VICINO

I farmaci antinfiammatori come inibitori di enzimi

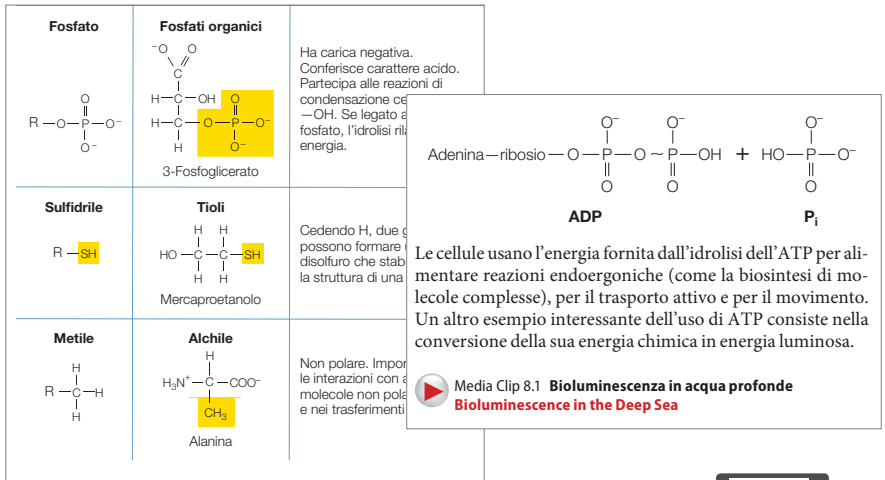
Basta andare in farmacia, o guardare le pubblicità in televisione per capire che esistono tanti antidolorifici. Come l'aspirina, molti di questi hanno come bersaglio la via della prostaglandina per gli stati infiammatori. Le ricerche di John Vane e altri studi successivi hanno mostrato che l'aspirina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

PROSPETTIVE FUTURE

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

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

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



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

Media Clip 8.1 **Bioluminescenza in acqua profonde**
Bioluminescence in the Deep Sea

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

Attività 3.1 **Gruppi funzionali**
Functional Groups

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

Link multimediali

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

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

Biologia è apprendimento attivo

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

«Concetti chiave»

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

«Ricapitoliamo» e «Hai imparato a...»

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

21.4 La filogenesi è la base per la classificazione biologica

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

Concetti chiave

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

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

21.4 RICAPITOLIAMO

I biologi organizzano e classificano gli esseri viventi identificando i gruppi monofiletici e dando loro u
sciplinano l'uso dei nomi scientifici, facendo sì che ogni specie e ogni taxon superiore alla specie poss
in modo non ambiguo.

Hai imparato a...

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

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

Classificazione 1:

Nome del gruppo	Taxa inclusi
Anfibi	Rane, salamandre e cecilie
Mammiferi	Mammiferi
Rettili	Lucertole, tartarughe e coccodrilli
Uccelli	Uccelli

Classificazione 2:

Nome del gruppo	Taxa inclusi
Anfibi	Rane, salamandre e cecilie
Mammiferi	Mammiferi
Rettili	Lucertole, tartarughe, coccodrilli e uccelli

Classificazione 3:

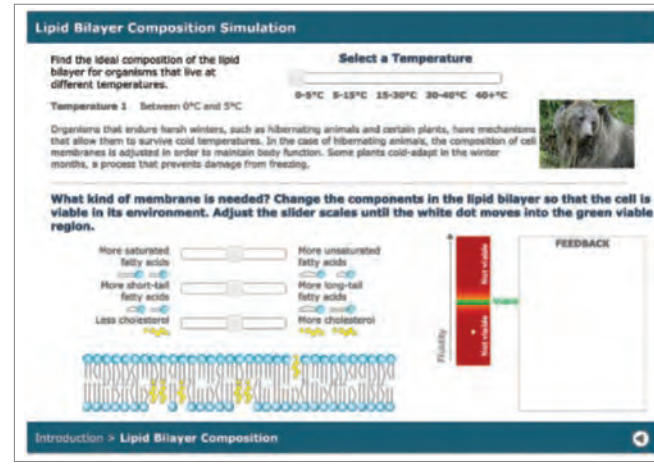
Nome del gruppo	Taxa inclusi
Anfibi	Rane, salamandre e cecilie
Omeotermi	Mammiferi e uccelli
Rettili	Lucertole, tartarughe e coccodrilli

Simulazioni

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

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

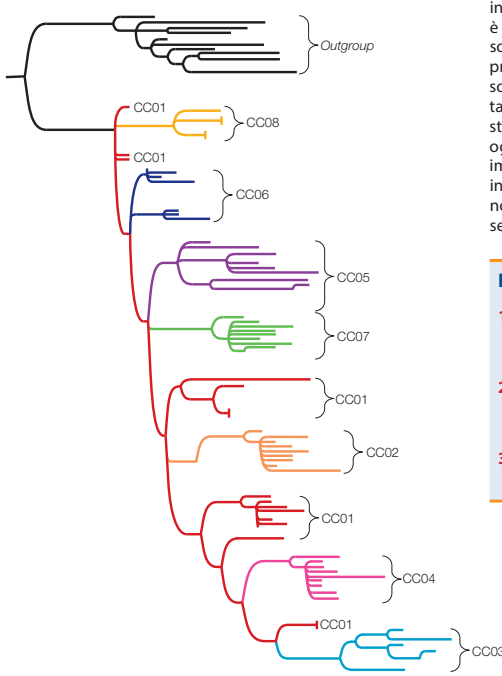
Le simulazioni interattive (in lingua inglese) si trovano tra le «Attività» presenti sul sito del libro e nell'ebook.



I CONCETTI IN PRATICA

Ripasso

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



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

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

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

Domande

1 Quale tra gli individui etichettati nell'albero filogenetico è coerente come fonte di infezione in questo cluster? E perché?

2 Perché questo albero filogenetico dimostra indubbiamente che nessun altro tra gli individui analizzati può essere la fonte dell'infezione?

3 Qual è lo scopo di aver incluso un *outgroup* al di fuori del cluster epidemiologico?

«I concetti in pratica»

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

Biologia è centrato sulle abilità

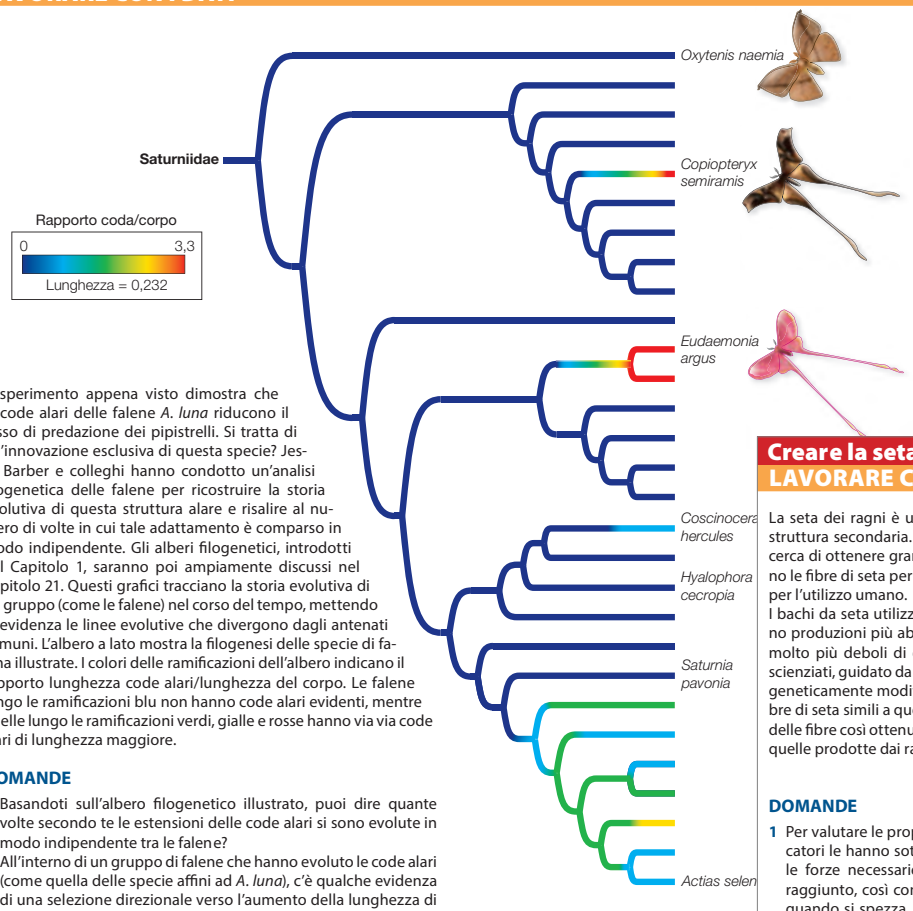
Tra i testi di biologia generale universitari, *Biologia* è quello più all'avanguardia per la ricchezza di analisi quantitative e di spunti per il ragionamento critico. Questa nuova edizione fornisce sia i materiali per esperienze ancora più attive e in prima persona, sia molti esercizi per migliorare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

«Lavorare con i dati»

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

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

LAVORARE CON I DATI



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

DOMANDE

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

Creare la seta di ragno

LAVORARE CON I DATI

La seta dei ragni è un materiale molto resistente grazie alla sua struttura secondaria. Per i suoi utilizzi potenziali per gli umani, si cerca di ottenere grandi quantità di queste fibre. I ragni producono le fibre di seta per le loro ragnatele, ma in quantità insufficienti per l'utilizzo umano.
I bachi da seta utilizzati nella fabbricazione di tessuti raggiungono produzioni più abbondanti, ma le fibre da loro prodotte sono molto più deboli di quelle dei ragni. Un team internazionale di scienziati, guidato da Randy Lewis della University of Wyoming, ha geneticamente modificato dei bachi da seta per fargli produrre fibre di seta simili a quelle dei ragni in grandi quantità. Le proprietà delle fibre così ottenute sono poi state verificate e confrontate con quelle prodotte dai ragni.

DOMANDE

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

«I concetti in pratica»

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

I CONCETTI IN PRATICA

Ripasso

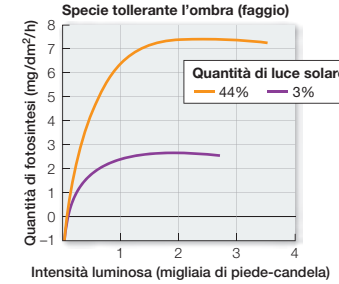
10.3 La fissazione del diossido di carbonio nella fotosintesi dipende dalla luce.

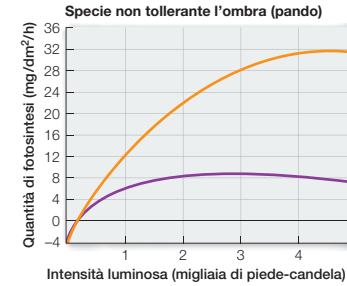
Articolo originale: Loach K. 1967. Shade tolerance in tree seedlings: I. Leaf photosynthesis and respiration in plants raised under artificial shade. *New Phytologist* 66: 607-621.

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

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

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





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

I CONCETTI IN PRATICA

Ripasso

9.5 La sintesi e la scomposizione delle
nelle cellule sono collegate da vie
9.5 Le vie metaboliche sono regolate
l'efficienza e l'adeguato funzionan

Articoli originali: Cahill Jr. G.F. 2006. Fuel m
Annual Review of Nutrition 26: 1-22.
Exton J.H. and Park C.R. 1967. Control of gluc
I. General features of gluconeogenesis in the
Journal of Biological Chemistry 242: 2622-263

Chi vuole perdere peso in fretta si butt
che che prevedono l'assunzione di poc
mente energetici. Ma quanto è efficace
accade al corpo quando viene affama
studiato i meccanismi della fame nei

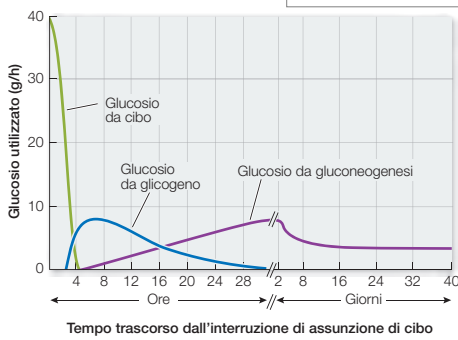


Figura A

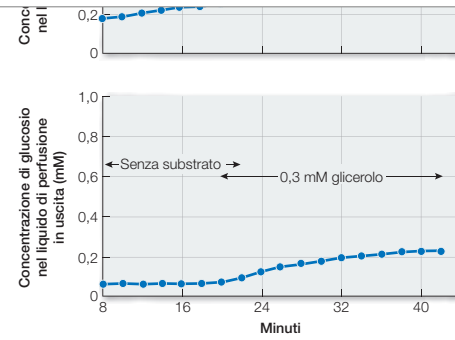


Figura B

Biologia è visuale

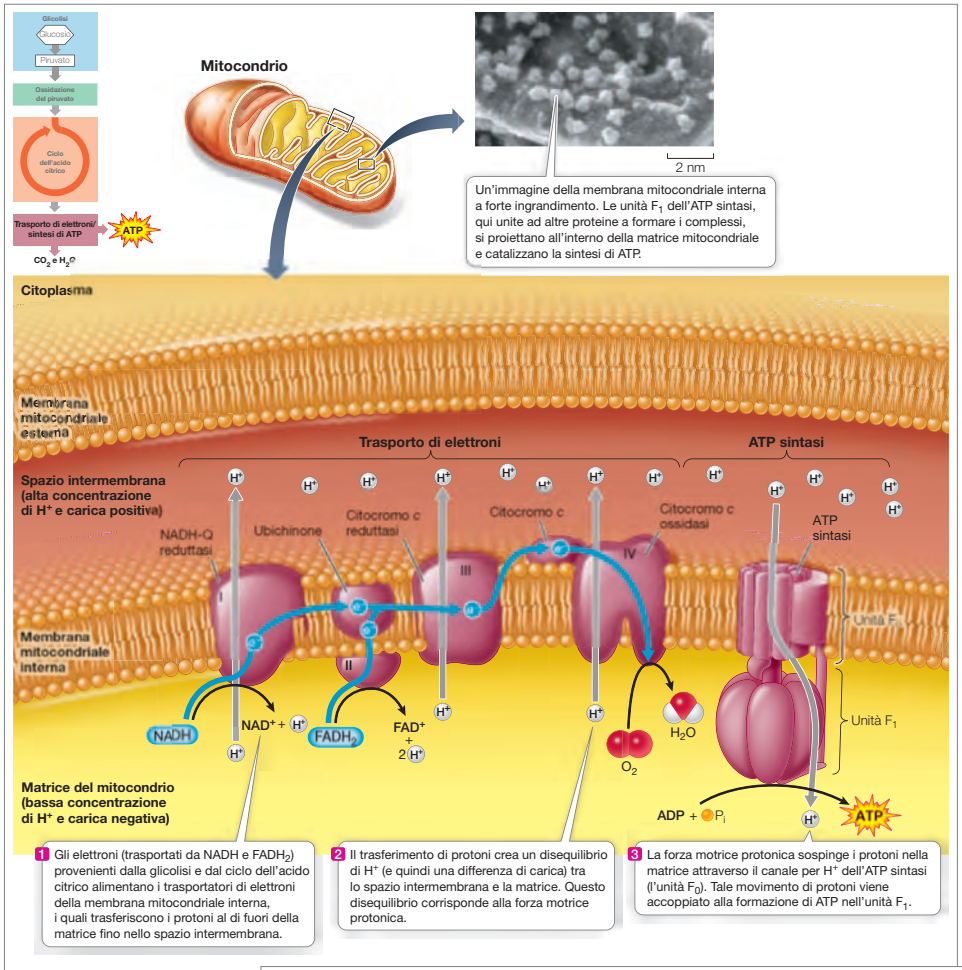
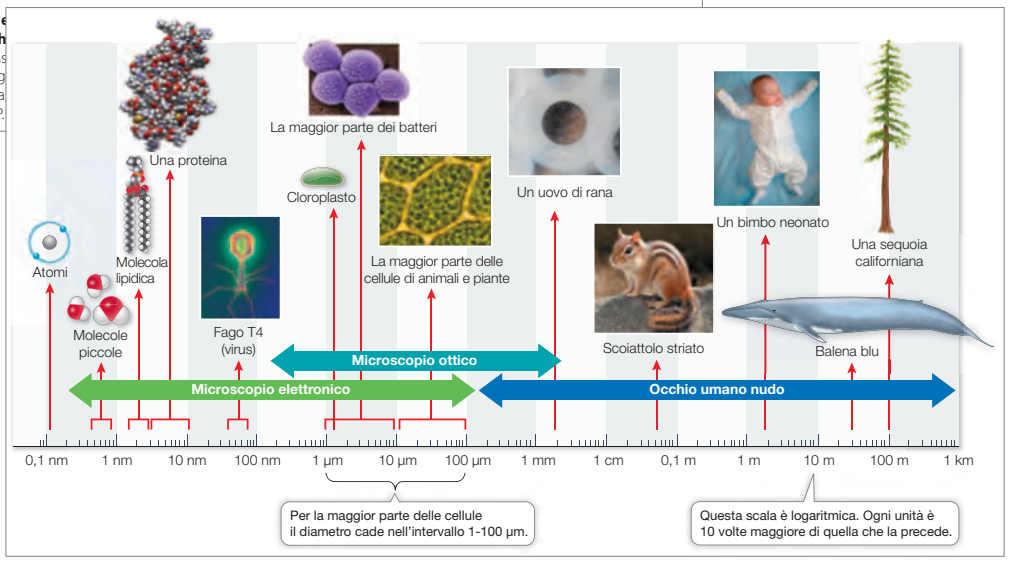


Figura 9.8 La catena respiratoria e ATP tramite il meccanismo della ch elettroni passano attraverso i compless della catena respiratoria, i protoni veng mitocondriale allo spazio intermembra nella matrice avviene la sintesi dell'ATP.



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

«Figure chiave»

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

▶ FIGURA CHIAVE

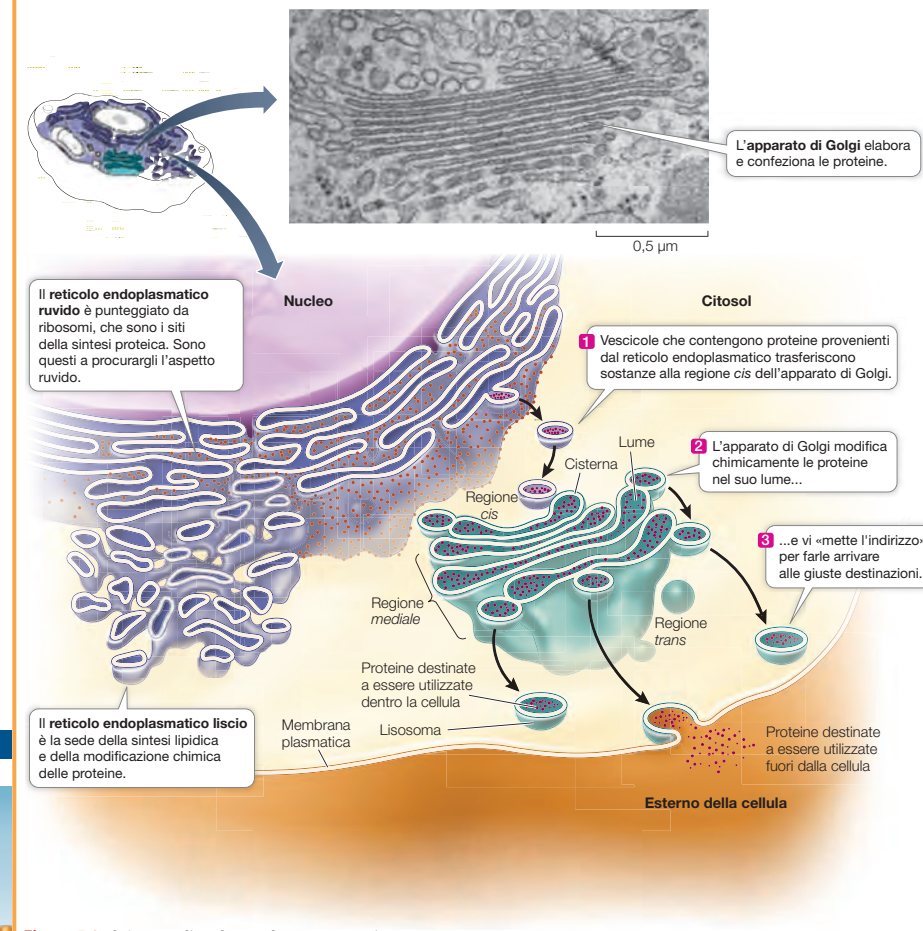


Figura 5.9 Il sistema di endomembrane Le membrane del nucleo, il reticolo endoplasmatico e l'apparato di Golgi formano una rete collegata da vescicole.

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

▶ FIGURA CHIAVE

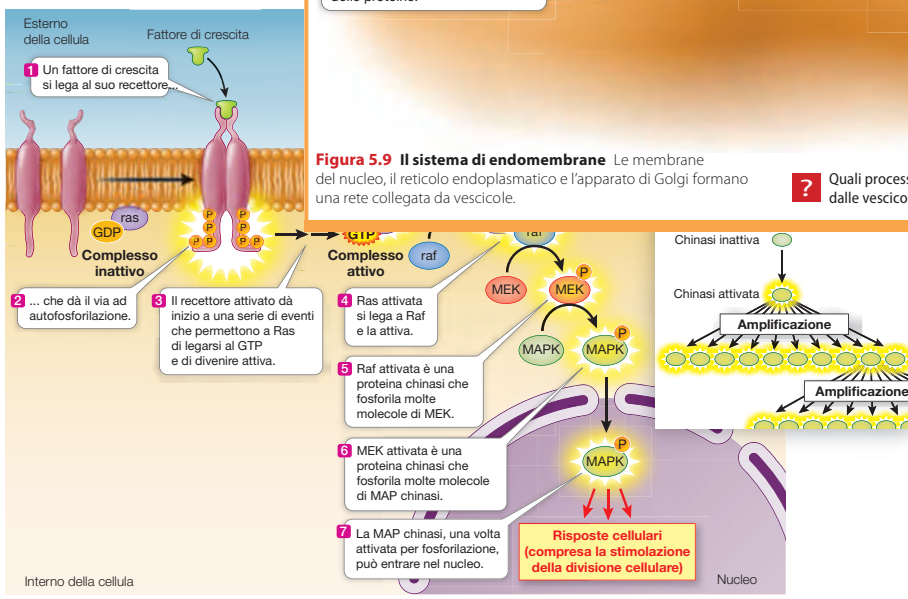


Figura 7.10 Una cascata proteinchinasica In una cascata proteinchinasica si attivano una serie di proteine in sequenza.

? Il sorafenib è un farmaco messo a punto per inibire Raf, molto attiva nei carcinomi renali; come funziona questo farmaco sulla cascata proteinchinasica?

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

I volumi di *Biologia*

VOLUME 1
La cellula

PARTE PRIMA La scienza della vita e le sue basi chimiche
1 Lo studio della vita
2 Piccole molecole e chimica della vita
3 Le proteine, i carboidrati e i lipidi
4 Gli acidi nucleici e l'origine della vita

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

PARTE TERZA Le cellule e l'energia
8 Energia, enzimi e metabolismo
9 I processi di estrazione dell'energia chimica
10 La fotosintesi: energia della luce solare

VOLUME 2
L'ereditarietà e il genoma

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

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

VOLUME 3
L'evoluzione e la biodiversità

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

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

VOLUME 4
La biologia delle piante

PARTE OTTAVA Le piante a fiore: forma e funzione
33 Il corpo delle piante
34 Il trasporto delle piante
35 La nutrizione delle piante
36 La regolazione della crescita delle piante
37 La riproduzione delle piante a fiore
38 Le risposte delle piante all'ambiente

VOLUME 5
La biologia degli animali

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

VOLUME 6
L'ecologia

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

VOLUME
Elementi di biologia e genetica

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

PARTE SECONDA La cellula (Capitoli 5 - 7)

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

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

Indice generale

PARTE SESTA
I processi e le modalità dell'evoluzione

UN CASO DA VICINO

Una corsa agli armamenti evolutiva tra pipistrelli e falene **455**

► Animazione 20.1
La selezione naturale **458**
Natural Selection

► Animazione 20.2
Valutare il costo dell'adattamento **477**
Assessing the Costs of Adaptation

► Attività 20.1
Il viaggio di Darwin **457**
Darwin's Voyage

► Attività 20.2
Simulazione della selezione naturale **462**
Natural Selection Simulation

► Attività 20.3
Simulazione della deriva genetica **462**
Genetic Drift Simulation

► Attività 20.4
L'equilibrio di Hardy-Weinberg **468**
Hardy-Weinberg Equilibrium

► Media Clip 20.1
Osservare l'evoluzione in tempo reale **456**
Watching Evolution in Real Time

► Media Clip 20.2
Actias luna in volo **462**
Actias luna *in Flight*

► Media Clip 20.3
Pipistrelli *Eptesicus fuscus* contro *Actias luna* **462**
*Big Brown Bats (*Eptesicus fuscus*) versus* Actias luna

► Media Clip 20.4
L'ecolocalizzazione umana **478**
Human Echolocation

20
I meccanismi dell'evoluzione

20.1 Fatti e teoria in materia di evoluzione **456**

Darwin e Wallace hanno introdotto l'idea di evoluzione per selezione naturale **456**

20.2 I meccanismi del cambiamento evolutivo **458**

La mutazione genera variabilità genetica **459**

La selezione agisce sulla variabilità genetica producendo nuovi fenotipi **460**

La selezione aumenta la frequenza delle mutazioni vantaggiose nelle popolazioni **461**

Il flusso genico può modificare le frequenze alleliche **462**

La deriva genetica può provocare grandi cambiamenti in una popolazione di piccole dimensioni **462**

L'accoppiamento non casuale può modificare le frequenze genotipiche o alleliche **464**

20.3 L'evoluzione si misura con i cambiamenti delle frequenze alleliche **466**

Si ha evoluzione a meno che non si verifichino alcune condizioni restrittive **467**

Gli scostamenti dall'equilibrio di Hardy-Weinberg sono un indizio che l'evoluzione sta avvenendo **468**

20.4 La selezione può essere stabilizzante, direzionale o divergente **468**

La selezione stabilizzante riduce la variabilità nelle popolazioni **469**

La selezione direzionale favorisce un estremo della variabilità in una popolazione **470**

La selezione divergente favorisce le varianti opposte in una popolazione **470**

UN CASO DA VICINO
Lunghe code alari sono utili per evitare la predazione dei pipistrelli? 462
L'ESPERIMENTO **462**
LAVORARE CON I DATI **463**

L'ESPERIMENTO
Selezione sessuale in azione **465**

STRUMENTI DI RICERCA
Calcolo delle frequenze alleliche e genotipiche **466**

L'ESPERIMENTO
Un vantaggio riproduttivo per gli eterozigoti **474**

LAVORARE CON I DATI
Un vantaggio riproduttivo per gli eterozigoti **474**

20.5 Nelle popolazioni la variabilità genetica è mantenuta da diversi fattori 471

Nelle popolazioni si accumulano le mutazioni neutrali **471**

La ricombinazione sessuale aumenta il numero dei genotipi possibili **472**

La selezione dipendente dalla frequenza mantiene la variabilità genetica nelle popolazioni **472**

Il vantaggio dell'eterozigote mantiene i loci polimorfici **473**

La variabilità genetica all'interno delle specie viene mantenuta in popolazioni geograficamente distinte **473**

20.6 Quali sono i limiti del cambiamento evolutivo? 475

I processi di sviluppo pongono limiti all'evoluzione **476**

I rapporti costi-benefici vincolano l'evoluzione **476**

Gli effetti a breve e a lungo termine dell'evoluzione possono essere differenti **477**

IL CAPITOLO IN SINTESI 478

I concetti in pratica 479

PARTE SESTA
I processi e le modalità dell'evoluzione

UN CASO DA VICINO
Usare la filogenesi per migliorare uno strumento genetico 481

► Animazione 21.1
Usare le analisi filogenetiche per ricostruire la storia evolutiva **490**
Using Phylogenetic Analysis to Reconstruct Evolutionary History

► Attività 21.1
Costruire un albero filogenetico **486**
Constructing a Phylogenetic Tree

► Attività 21.2
Simulazione della filogenesi e dell'evoluzione molecolare **487**
Phylogeny and Molecular Evolution Simulation

► Attività 21.3
Tipi di taxa **497**
Types of Taxa

► Media Clip 21.1
Morphing degli aracnidi **484**
Morphing Arachnids

UN CASO DA VICINO
L'accuratezza di un'analisi filogenetica 490
L'ESPERIMENTO 490
LAVORARE CON I DATI 491

21
Ricostruzione e utilizzo della filogenesi

21.1 Tutte le forme di vita sono collegate tra loro attraverso la storia evolutiva 482

Gli alberi filogenetici sono la base della biologia comparata **483**

I tratti derivati forniscono l'evidenza delle relazioni evolutive **484**

21.2 La filogenesi può essere ricostruita partendo dai caratteri degli organismi 485

La parsimonia fornisce la spiegazione più semplice per un inquadramento filogenetico dei dati **487**

La filogenesi viene ricostruita sulla base di molte fonti di dati **487**

I modelli matematici aumentano la nostra capacità di ricostruire la filogenesi **489**

L'accuratezza dei metodi filogenetici può essere verificata **489**

21.3 La filogenesi rende la biologia una scienza comparativa e predittiva 491

Gli alberi filogenetici possono essere usati per ricostruire il passato **491**

La filogenesi permette di capire l'evoluzione dei caratteri complessi **492**

La filogenesi può rivelare fenomeni di convergenza evolutiva **493**

È possibile ricostruire gli stati ancestrali **493**

Gli orologi molecolari aiutano a datare gli eventi evolutivi **494**

21.4 La filogenesi è la base per la classificazione biologica 496

La storia evolutiva è la base per la moderna classificazione biologica **497**

Diversi codici di nomenclatura biologica disciplinano l'uso dei nomi scientifici **497**

IL CAPITOLO IN SINTESI 499

I concetti in pratica 500

UN CASO DA VICINO
Un caso di speciazione rapida nei ciclidi del lago Malawi 501

► Animazione 22.1
Meccanismi della speciazione **507**
Speciation Mechanisms

► Animazione 22.2
Effetto del fondatore e speciazione allopatrica **507**
Founder Events and Allopatric Speciation

► Attività 22.1
Simulazione della speciazione **504**
Speciation Simulation

► Attività 22.2
Revisione dei concetti: la speciazione **517**
Concept Matching: Speciation

► Media Clip 22.1
Richiami di accoppiamento della rana boccastretta **512**
Narrowmouth Toads Calling for Mates

UN CASO DA VICINO
Il colore dei fiori rinforza una barriera riproduttiva nel genere *Phlox* 513
L'ESPERIMENTO 513
LAVORARE CON I DATI 513

22 La speciazione

22.1 Le specie sono linee isolate riproduttivamente nell'albero della vita 502

Possiamo riconoscere molte specie dal loro aspetto **502**

L'isolamento riproduttivo è il fattore chiave **502**

La nozione di specie come linea evolutiva offre una visione a lungo termine **503**

I diversi concetti di specie non si escludono a vicenda **503**

22.2 La speciazione è una conseguenza naturale della suddivisione delle popolazioni 504

L'incompatibilità tra geni può produrre isolamento riproduttivo **504**

L'isolamento riproduttivo si sviluppa all'aumentare della divergenza genetica **505**

22.3 La speciazione può avvenire per isolamento geografico o in simpatria 506

Le barriere fisiche danno luogo alla speciazione allopatrica **506**

La speciazione simpatrica avviene in assenza di barriere fisiche **508**

22.4 L'isolamento riproduttivo è rinforzato quando specie separatesi entrano in contatto 510

I meccanismi di isolamento prezigotico impediscono l'ibridazione **510**

I meccanismi postzigotici di isolamento determinano una selezione contro la formazione di ibridi **512**

Se l'isolamento riproduttivo è incompleto si possono formare zone ibride **514**

22.5 Il tasso di speciazione è molto variabile tra gli organismi viventi 515

Diversi fattori ecologici e comportamentali influenzano i tassi di speciazione **515**

Una speciazione rapida può portare a una radiazione adattativa **516**

IL CAPITOLO IN SINTESI 518

I concetti in pratica 519

PARTE SESTA
I processi e le modalità dell'evoluzione

UN CASO DA VICINO

La teoria dell'evoluzione aiuta a progettare vaccini antinfluenzali migliori 521

► Animazione 23.1
Evoluzione concertata **535**
Concerted Evolution

► Attività 23.1
Allineamento delle sequenze amminoacidiche **523**
Amino Acid Sequence Alignment

► Attività 23.2
Costruzione di una matrice di similarità **523**
Similarity Matrix Construction

► Attività 23.3
Costruzione degli alberi genici **534**
Gene Tree Construction

► Media Clip 23.1
La proteina ubiquitaria **526**
The Ubiquitous Protein

UN CASO DA VICINO

Perché la pandemia di influenza del 1918-1919 fu così grave? 538
L'ESPERIMENTO 538
LAVORARE CON I DATI 538

STRUMENTI DI RICERCA

Allineamento di sequenze amminoacidiche **523**

L'ESPERIMENTO

Evoluzione molecolare convergente **528**

LAVORARE CON I DATI

Evoluzione molecolare convergente **529**

23
Evoluzione di geni e di genomi

23.1 Le sequenze del DNA registrano l'evoluzione dei geni 522

L'evoluzione dei genomi è all'origine della diversità biologica **522**

I geni e le proteine vengono confrontati attraverso l'allineamento delle sequenze **523**

I modelli di evoluzione delle sequenze sono utilizzati per calcolare la divergenza evolutiva **523**

Studi sperimentali esaminano in modo diretto l'evoluzione molecolare **524**

23.2 I genomi rivelano i processi evolutivi neutrali e selettivi 525

Gran parte dell'evoluzione molecolare è neutrale **525**

Gli effetti della selezione positiva e della selezione purificante possono essere rilevati nel genoma **528**

Anche le dimensioni del genoma sono soggette a evoluzione **530**

23.3 Il trasferimento genico laterale e la duplicazione genica generano cambiamenti significativi 532

Il trasferimento genico laterale può permettere di acquisire nuove funzioni **532**

La maggior parte delle nuove funzioni insorge a seguito di duplicazione genica **533**

Alcune famiglie di geni evolvono per evoluzione concertata **535**

23.4 L'evoluzione molecolare ha molte applicazioni pratiche 536

Le sequenze molecolari vengono utilizzate per determinare la storia evolutiva dei geni **536**

L'evoluzione dei geni viene utilizzata per studiare le funzioni delle proteine **537**

È possibile produrre nuove molecole mediante evoluzione *in vitro* **539**

La conoscenza dell'evoluzione molecolare viene utilizzata per combattere le malattie **540**

IL CAPITOLO IN SINTESI 541

I concetti in pratica 542

UN CASO DA VICINO
Quando insetti giganti incrociavano i cieli terrestri 543

► Animazione 24.1
I movimenti dei continenti **548**
Movement of the Continents

► Attività 24.1
Revisione dei concetti: la storia della vita **562**
Concept Matching: The History of Life

► Media Clip 24.1
L'età della Terra **544**
The Age of the Earth

► Media Clip 24.2
Colate laviche ed esplosioni magmatiche **548**
Lava Flows and Magma Explosions

UN CASO DA VICINO
Una relazione tra concentrazione di ossigeno atmosferico e taglia degli insetti 553
L'ESPERIMENTO **553**
LAVORARE CON I DATI **553**

L'ESPERIMENTO
Quali fattori influenzano l'estinzione delle piccole popolazioni? **554**

LAVORARE CON I DATI
Quali fattori influenzano l'estinzione delle piccole popolazioni? **554**

24 La storia della vita sulla Terra

24.1 Gli eventi della storia della Terra possono essere datati 544
I radioisotopi forniscono un modo per datare i fossili e le rocce **544**
I metodi radiometrici di datazione sono stati ampliati e perfezionati **546**
Gli scienziati hanno usato diversi metodi per costruire una scala dei tempi geologici **546**

24.2 I cambiamenti dell'ambiente fisico terrestre hanno influenzato la storia della vita 547
I continenti e i climi sono cambiati nel corso del tempo geologico **547**
Il clima della Terra ha oscillato tra condizioni calde e fredde **549**
In alcuni casi i vulcani hanno cambiato fortemente la storia della vita **549**
Eventi extraterrestri hanno innescato cambiamenti sulla Terra **550**
Le concentrazioni di ossigeno nell'atmosfera terrestre sono cambiate nel tempo **550**
Le estinzioni avvengono continuamente, ma le estinzioni di massa si verificano per improvvisi e massivi cambiamenti ambientali **552**

24.3 Gli eventi principali dell'evoluzione biologica possono essere rilevati dai fossili 555
Diversi processi contribuiscono a determinare la scarsità dei fossili **555**
Le forme di vita del Precambriano erano piccole e acquatiche **556**
La vita si espanse rapidamente durante il periodo Cambriano **556**
Molti gruppi di organismi comparsi durante il periodo Cambriano si sono diversificati successivamente **557**
Durante il Mesozoico è aumentata la differenziazione geografica **561**
I biota moderni si sono evoluti nel corso del Cenozoico **561**
L'albero della vita è utilizzato per ricostruire gli eventi evolutivi **562**

IL CAPITOLO IN SINTESI 563

I concetti in pratica 564

PARTE SETTIMA
L'evoluzione della diversità

UN CASO DA VICINO
Luce dai batteri sulla superficie marina 565

► Animazione 25.1
L'evoluzione dei tre domini **566**
The Evolution of the Three Domains

► Attività 25.1
I batteri e la colorazione di Gram **568**
Gram Stain and Bacteria

► Media Clip 25.1
I cianobatteri **573**
Cyanobacteria

► Media Clip 25.2
Uno sciame di *Salmonella* **575**
A Swarm of Salmonella

► Media Clip 25.3
Batteriofagi all'attacco di *E. coli* **588**
Bacteriophages Attack E. coli

UN CASO DA VICINO
Come comunicano tra di loro i batteri? 580
L'ESPERIMENTO **580**

L'ESPERIMENTO
Qual è la temperatura più alta compatibile con la vita? **576**

LAVORARE CON I DATI
Qual è la temperatura più alta compatibile con la vita? **576**

25
Batteri, archei e virus

25.1 Batteri e archei rappresentano i due rami principali dell'albero della vita 566

I due domini dei procarioti differiscono tra loro in modo significativo **567**

Le piccole dimensioni dei procarioti hanno ostacolato lo studio dei loro rapporti filogenetici **567**

Le sequenze nucleotidiche dei procarioti rivelano i loro rapporti evolutivi **569**

Il trasferimento genico laterale può portare ad alberi genici discordanti **569**

La stragrande maggioranza delle specie procariotiche non è stata ancora studiata **570**

25.2 La diversità dei procarioti riflette le antiche origini della vita 571

Due linee di batteri di antica divergenza vivono a temperature decisamente estreme **571**

Gli attinobatteri comprendono i principali batteri patogeni, ma sono anche fonti di antibiotici **572**

I cianobatteri sono stati i primi organismi fotosintetici **573**

Le spirochete si muovono per mezzo di filamenti assiali **574**

Le clamidie sono parassiti estremamente piccoli **574**

I proteobatteri costituiscono un gruppo vasto e molto diversificato **575**

La distinzione tra *Archaea* e *Bacteria* è stata possibile grazie all'analisi delle sequenze genetiche **576**

La maggior parte degli archei procariotici vive in luoghi caldi e acidi **577**

25.3 Le comunità ecologiche dipendono dai procarioti 578

Molti procarioti formano comunità complesse **579**

I microbiomi sono fondamentali per la salute di molti eucarioti **579**

Una piccola minoranza di batteri è patogena **581**

I procarioti possiedono una straordinaria varietà di vie metaboliche **583**

I procarioti svolgono un ruolo importante nella circolazione degli elementi **584**

25.4 I virus si sono evoluti molte volte indipendentemente 585

Molti virus a RNA rappresentano probabilmente componenti genomiche fuoriuscite da cellule **585**

Alcuni virus a DNA potrebbero essersi evoluti da organismi cellulari ridotti **587**

I virus possono essere usati per combattere le infezioni batteriche **587**

IL CAPITOLO IN SINTESI 589

I concetti in pratica 590

UN CASO DA VICINO
Prevedere le maree rosse tossiche 593

► Animazione 26.1
L'albero di famiglia dei cloroplasti **596**
Family Tree of Chloroplasts

► Animazione 26.2
I vacuoli digestivi **600**
Digestive Vacuoles

► Animazione 26.3
Il ciclo vitale del plasmodio della malaria **610**
Life Cycle of the Malarial Parasite

► Attività 26.1
Anatomia di *Paramecium* **599**
Anatomy of Paramecium

► Media Clip 26.1
Un dinoflagellato mette in mostra il suo flagello **598**
A Dinoflagellate Shows Off Its Flagellum

► Media Clip 26.2
Diatomee in azione **601**
Diatoms In Action

► Media Clip 26.3
Una foresta di kelp **601**
A Kelp Forest

► Media Clip 26.4
Gli euglenoidi **603**
Euglenids

► Media Clip 26.5
Il movimento ameboide **605**
Amoeboid Movement

► Media Clip 26.6
Crescita di una muffa mucillaginosa plasmodiale **605**
Plasmodial Slime Mold Growth

► Media Clip 26.7
Aggregazione di una muffa mucillaginosa cellulare **606**
Cellular Slime Mold Aggregation

UN CASO DA VICINO
I coralli sono in grado di ripristinare i loro dinoflagellati endosimbionti persi per lo sbiancamento? 611
L'ESPERIMENTO 611
LAVORARE CON I DATI 611

L'ESPERIMENTO
Il ruolo dei vacuoli nella digestione dei ciliati **600**

26 L'origine e la diversificazione degli eucarioti

26.1 Gli eucarioti hanno acquisito caratteristiche sia dagli archei sia dai batteri 594

La cellula eucariotica si è evoluta in diverse tappe **594**

I cloroplasti sono stati trasferiti più volte da un eucariote all'altro **596**

26.2 Le linee evolutive principali degli eucarioti si sono diversificate nel Precambriano 597

Gli alveolati possiedono alveoli al di sotto della loro membrana plasmatica **598**

Gli stramenopili possiedono di regola due flagelli di lunghezza diversa **600**

I rizari sono tipicamente provvisti di pseudopodi lunghi e sottili **602**

Gli escavati hanno iniziato a diversificarsi circa 1,5 miliardi di anni fa **602**

Gli amebozoi si muovono per mezzo di pseudopodi lobati **604**

26.3 I protisti si riproducono per via sessuata e asessuata 607

Alcuni protisti si riproducono in modo asessuato oppure hanno scambi sessuali indipendenti dalla riproduzione **607**

Alcuni cicli biologici dei protisti sono caratterizzati da alternanza di generazioni **607**

26.4 I protisti sono componenti cruciali per molti ecosistemi 608

Il fitoplancton è costituito da produttori primari **609**

Alcuni eucarioti microbici sono letali **609**

Alcuni eucarioti microbici sono endosimbionti **609**

L'umanità dipende dai residui di antichi protisti marini **610**

IL CAPITOLO IN SINTESI 613

I concetti in pratica 613

PARTE SETTIMA
L'evoluzione della diversità

UN CASO DA VICINO
Dalle alghe fossili alle maree nere 615

► Animazione 27.1
Il ciclo vitale di un muschio **623**
Life Cycle of a Moss

► Attività 27.1
Il ciclo vitale delle felci **630**
The Fern Life Cycle

► Attività 27.2
L'omosporia **632**
Homospory

► Attività 27.3
L'eterosporia **632**
Heterospory

► Media Clip 27.1
Le strutture riproduttive delle carofite **619**
Reproductive Structures of Stoneworts

► Media Clip 27.2
La riproduzione delle piante non vascolari **623**
Nonvascular Plant Reproduction

► Media Clip 27.3
Il ciclo vitale delle epatiche **625**
Liverwort Life Cycle

UN CASO DA VICINO
L'alga *Chlorella* può essere impiegata per la produzione di biocombustibili a partire dalle acque di scarico urbane? 620

L'ESPERIMENTO 620
LAVORARE CON I DATI 620

LAVORARE CON I DATI
La filogenesi delle piante terrestri **616**

L'ESPERIMENTO
La concentrazione di CO_2 nell'atmosfera e l'evoluzione dei megafilli **632**

27
Piante senza semi: dall'acqua alla terraferma

27.1 Un'endosimbiosi primaria ha dato origine ai primi eucarioti fotosintetici 616

Diversi cladi distinti di alghe sono stati tra i primi eucarioti fotosintetici **618**
Due fra i gruppi delle alghe verdi sono i parenti più prossimi delle piante terrestri **619**
Si distinguono dieci gruppi principali di piante terrestri **619**

27.2 Adattamenti cruciali hanno permesso alle piante di conquistare la terraferma 621

Gli adattamenti alla vita sulla terraferma distinguono le piante terrestri dalle alghe verdi **621**
Il ciclo biologico delle piante terrestri è caratterizzato dall'alternanza di generazioni **622**
Le piante terrestri non vascolari vivono in ambienti dove l'acqua è facilmente disponibile **622**
Lo sporofito delle piante terrestri non vascolari è dipendente dal gametofito **624**
Le epatiche sono il gruppo fratello delle piante terrestri rimanenti **624**
Nei muschi sono comparsi meccanismi per il trasporto dell'acqua e degli zuccheri **625**
Le antocerote hanno cloroplasti di tipo particolare e sporofito non peduncolato **626**

27.3 I tessuti vascolari hanno permesso la rapida diversificazione delle piante terrestri 627

I tessuti vascolari provvedono al trasporto dell'acqua e dei materiali disciolti **627**
Le piante vascolari hanno permesso agli erbivori di colonizzare gli ambienti terrestri **627**
Le prime piante vascolari erano prive di radici **628**
Le licofite sono il gruppo fratello delle altre piante vascolari **628**
Gli equiseti e le felci costituiscono un clade **628**
Le piante vascolari sono caratterizzate dalla ramificazione dei fusti **630**
Tra le piante vascolari compare l'eterosporia **631**

IL CAPITOLO IN SINTESI 634

I concetti in pratica 634

UN CASO DA VICINO
Salvata dall'estinzione da un seme? 637

► Animazione 28.1
Il ciclo vitale di una conifera **645**
Life Cycle of a Conifer

► Animazione 28.2
Il ciclo vitale di un'angiosperma **651**
Life Cycle of an Angiosperm

► Attività 28.1
La morfologia del fiore **640**
Flower Morphology

► Attività 28.2
Il ciclo vitale di una conifera **645**
Life Cycle of a Conifer

► Media Clip 28.1
Il polline portato dal vento **639**
Pollen Transfer by Wind

► Media Clip 28.2
Polline trasportato da un pipistrello **650**
Pollen Transfer by a Bat

► Media Clip 28.3
La formazione del fiore e del frutto **651**
Flower and Fruit Formation

UN CASO DA VICINO
Gli studi di William Beal sulla vitalità dei semi 641
L'ESPERIMENTO **641**
LAVORARE CON I DATI **641**

L'ESPERIMENTO
Gli effetti della retrazione dello stigma nei *Mimulus* **649**

28 L'evoluzione delle piante a seme

28.1 Polline, semi e tessuto legnoso hanno contribuito al successo delle piante a seme 638

Il ciclo biologico delle piante a seme garantisce la protezione dei gameti e degli embrioni **638**

Il seme è una struttura complessa e ben protetta **641**

Un cambiamento nell'anatomia del fusto ha permesso alle piante a seme di raggiungere grandi altezze **642**

28.2 Le gimnosperme, un tempo dominanti, caratterizzano ancora diversi ambienti 642

Vi sono quattro gruppi principali di gimnosperme viventi **642**

Le conifere producono coni ma i loro gameti sono immobili **644**

28.3 Fiori e frutti hanno favorito fortemente la diversificazione delle angiosperme 646

Le angiosperme presentano molti tratti derivati condivisi **646**

Le strutture sessuali delle angiosperme sono i fiori **647**

La struttura del fiore si è evoluta nel tempo **647**

Le angiosperme si sono coevolute con i loro animali impollinatori **649**

Nel ciclo vitale, le angiosperme producono zigoti diploidi che vengono nutriti da un endosperma triploide **650**

I frutti delle angiosperme contribuiscono alla dispersione dei semi **650**

Analisi recenti hanno permesso di individuare i rapporti filogenetici tra le angiosperme **651**

28.4 Negli ecosistemi terrestri le piante giocano ruoli cruciali 654

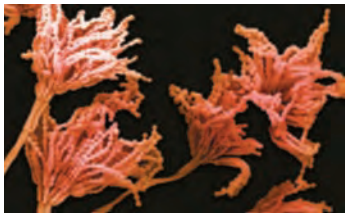
Le piante a seme sono state fonti di medicine fin dai tempi antichi **655**

Le piante a seme sono la nostra fonte primaria di cibo **655**

IL CAPITOLO IN SINTESI 657

I concetti in pratica 658

PARTE SETTIMA
L'evoluzione della diversità



UN CASO DA VICINO
La scoperta accidentale degli antibiotici 661

► Animazione 29.1
Il ciclo vitale di uno zigomicete **674**
Life Cycle of a Zygospore Fungus

► Attività 29.1
La filogenesi dei funghi **670**
Fungal Phylogeny

► Attività 29.2
Il ciclo vitale di un fungo dicariotico **675**
Life Cycle of a Dikaryotic Fungus

► Media Clip 29.1
Funghi decompositori **665**
Fungal Decomposers

► Media Clip 29.2
Funghi killer che controllano il comportamento **666**
Mind-Control Killer Fungi

► Media Clip 29.3
Fermentazione della birra in *time lapse* **678**
Time Lapse of Beer Fermentation

UN CASO DA VICINO
Usare i licheni per studiare la contaminazione dell'ambiente 680
L'ESPERIMENTO **680**
LAVORARE CON I DATI **680**

L'ESPERIMENTO
Che origine ha il fungo chitride che fa strage di anfibi in Nord America? **666**

29
Evoluzione e biodiversità dei funghi

29.1 I funghi digeriscono il cibo all'esterno del loro corpo 662

I lieviti sono funghi unicellulari che conducono vita libera **662**

I funghi pluricellulari usano le ife per assorbire i nutrienti **662**

I funghi vivono a stretto contatto con il loro ambiente **663**

29.2 I funghi sono decompositori, parassiti, predatori o mutualisti 664

I funghi saprofiti sono fondamentali per il ciclo globale del carbonio **664**

Alcuni funghi sono parassiti o predatori **665**

I funghi mutualisti instaurano rapporti benefici per entrambi gli organismi associati **667**

I funghi endofitici proteggono alcune piante dai patogeni, dagli erbivori e dagli stress ambientali **669**

29.3 Nei funghi la sessualità comprende più tipi sessuali 670

I funghi si riproducono sia per via asessuata sia per via sessuata **670**

I microsporidi sono funghi parassiti di dimensioni molto ridotte **671**

La maggior parte dei chitridi è acquatica **672**

Nella riproduzione di alcuni funghi il citoplasma e i nuclei si uniscono in due processi separati **672**

I glomeromiceti vivono in simbiosi con le piante **674**

La condizione dicariotica è una sinapomorfia degli ascomiceti e dei basidiomiceti **674**

Negli ascomiceti la struttura adibita alla riproduzione sessuata è l'asco **676**

Nei basidiomiceti la struttura adibita alla riproduzione sessuata è il basidio **677**

29.4 I funghi sono usati per molti scopi pratici 678

I funghi sono importanti per la produzione di cibi e bevande **678**

I funghi sono armi importanti contro malattie e parassiti di piante e animali **679**

La biodiversità dei licheni e la loro abbondanza sono indicatori della qualità dell'aria **679**

I funghi mantengono una traccia storica dell'inquinamento ambientale e aiutano a cancellarne gli effetti **680**

Il successo di una riforestazione può dipendere dai funghi micorrizici **681**

I funghi sono usati in laboratorio come organismi modello **681**

IL CAPITOLO IN SINTESI 682

I concetti in pratica 683

UN CASO DA VICINO

In un acquario, la scoperta di un misterioso animale 685

► Animazione 30.1
Il ciclo vitale di uno cnidario **704**
Life Cycle of a Cnidarian

► Attività 30.1
Le cavità corporee degli animali **692**
Animal Body Cavities

► Attività 30.2
Classificazione delle spugne e degli animali diploblastici **700**
Sponge and Diploblast Classification

► Attività 30.3
Simulazione della diversità **707**
Diversity Simulation

► Media Clip 30.1
Il sistema nervoso favorisce l'efficienza dei predatori **694**
Nervous Systems Lead to Efficient Predators

► Media Clip 30.2
Animali filtratori **695**
Filter Feeders

► Media Clip 30.3
I detritivori **696**
Detritivores

► Media Clip 30.4
Gli ctenofori **701**
Ctenophores

UN CASO DA VICINO

Ricostruire la filogenesi degli animali partendo dai geni che codificano per le proteine 702

L'ESPERIMENTO 702
LAVORARE CON I DATI 702

L'ESPERIMENTO

Che cosa induce i coanoflagellati a formare colonie pluricellulari? **689**

30

Le origini degli animali e l'evoluzione dei piani corporei

30.1 Alcuni caratteri degli animali si sono evoluti diverse volte 686

Il carattere monofiletico degli animali è testimoniato da sequenze geniche e dalla morfologia **688**

Un piccolo numero di schemi di sviluppo è alla base delle differenze fra i principali gruppi animali **689**

30.2 Gli animali si sono diversificati a partire dai piani corporei 691

La maggior parte degli animali è caratterizzata da simmetria corporea **691**

La struttura della cavità corporea influisce sul movimento **692**

La segmentazione del corpo migliora il controllo dei movimenti **693**

Le appendici corporee possono svolgere numerose funzioni **693**

Il sistema nervoso coordina il movimento e permette di elaborare i dati sensoriali **694**

30.3 Gli animali si muovono e si alimentano in modi molto diversi 694

I filtratori catturano piccole prede **694**

Gli erbivori si nutrono di piante **695**

I predatori e gli onnivori catturano e si nutrono della preda **695**

I parassiti vivono all'interno di altri organismi o su di essi **696**

I detritivori si nutrono dei resti di altri organismi **696**

30.4 I cicli vitali degli animali dipendono dallo stile di vita 696

Molti cicli biologici degli animali includono stadi specializzati **696**

La maggior parte dei cicli biologici degli animali include almeno una fase di dispersione **697**

I cicli biologici dei parassiti facilitano la dispersione e superano le difese dell'ospite **697**

Alcuni animali formano colonie di individui geneticamente identici, fisiologicamente integrati **698**

Nessun ciclo biologico può ottimizzare tutte le «prestazioni» **699**

30.5 Nell'albero evolutivo degli animali la diversificazione ha origini molto antiche 700

Gli ctenofori sono il gruppo fratello di tutti gli altri animali **700**

Le spugne sono animali con un'organizzazione corporea semplice **701**

I placozoi sono abbondanti ma difficili da osservare **703**

Gli cnidari sono predatori specializzati **703**

Alcuni piccoli gruppi di animali parassiti sono forse i parenti più stretti dei bilateri **707**

IL CAPITOLO IN SINTESI 708

I concetti in pratica 709

PARTE SETTIMA
L'evoluzione della diversità

UN CASO DA VICINO
Esplorare la diversità della vita sulla Terra 711

► Animazione 31.1
Panoramica sui protostomi **735**
An Overview of the Protostomes

► Attività 31.1
Caratteristiche dei protostomi **712**
Features of the Protostomes

► Attività 31.2
La classificazione dei protostomi **713**
Protostome Classification

► Media Clip 31.1
Alimentarsi con un lofoforo **713**
Feeding with a Lophophore

► Media Clip 31.2
La muta della cuticola **714**
Molting a Cuticle

► Media Clip 31.3
L'alimentazione dei rotiferi **717**
Rotifer Feeding

► Media Clip 31.4
L'estrusione «esplosiva» della proboscide nei nemertini **719**
Explosive Extrusion of Ribbon Worm Proboscis

► Media Clip 31.5
Sanguisughe che si nutrono di sangue **722**
Leeches Feeding on Blood

► Media Clip 31.6
I polpi possono attraversare piccole aperture **724**
Octopuses Can Pass through Small Openings

► Media Clip 31.7
L'alimentazione dei balani **730**
Barnacles Feeding

► Media Clip 31.8
La metamorfosi completa **733**
Complete Metamorphosis

UN CASO DA VICINO
Quante specie ci restano ancora da scoprire? 732
L'ESPERIMENTO **732**
LAVORARE CON I DATI **732**

31
Gli animali protostomi

31.1 I protostomi comprendono oltre la metà di tutte le specie animali descritte 712

Nei lofotrocozoi si sono evoluti i lofofori e le larve trocofore, gli uni e le altre ciliati **712**

Gli ecdisozoi rinnovano periodicamente la cuticola **714**

Lo sviluppo delle sagitte conserva alcune caratteristiche ancestrali **715**

31.2 Molti lofotrocozoi hanno strutture ciliate per alimentarsi o diversi stadi vitali 716

La maggior parte dei briozoi e degli endoprotti vive in colonie **716**

Vermi piatti, rotiferi e gastrotrichi sono gruppi affini strutturalmente diversi **716**

I nemertini hanno una lunga proboscide protrusibile **718**

Brachiopodi e foronidei usano il lofoforo per filtrare il cibo dall'acqua **719**

Gli anellidi hanno il corpo segmentato **720**

I molluschi hanno subito una clamorosa radiazione evolutiva **722**

31.3 Gli ecdisozoi si accrescono mutando periodicamente il rivestimento corporeo 725

Diversi gruppi di ecdisozoi marini includono relativamente poche specie **725**

I nematodi e i loro parenti sono abbondanti e diversificati **726**

31.4 Gli artropodi sono il gruppo animale più abbondante e diversificato 727

I parenti prossimi degli artropodi possiedono appendici carnose e non articolate **728**

Le appendici articolate apparvero con i trilobiti **728**

I chelicerati hanno appendici boccali appuntite, non adatte alla masticazione **729**

Mandibole e antenne caratterizzano i rimanenti gruppi di artropodi **729**

Più della metà di tutte le specie di specie viventi descritte appartiene agli insetti **731**

Uno sguardo d'insieme sull'evoluzione dei protostomi **735**

IL CAPITOLO IN SINTESI 736

I concetti in pratica 737

UN CASO DA VICINO
È nato prima l'uovo o la gallina? 739

► Animazione 32.1
Panoramica dei deuterostomi **740**
An Overview of the Deuterostomes

► Animazione 32.2
Il ciclo vitale di una rana **753**
Life Cycle of a Frog

► Attività 32.1
Filogenesi dei deuterostomi **740**
Deuterostome Phylogeny

► Attività 32.2
L'uovo amniotico **754**
The Amniote Egg

► Media Clip 32.1
Stella di mare che si nutre di un bivalve **743**
Sea Star Feeding on a Bivalve

► Media Clip 32.2
Il muco difensivo delle missine **748**
Hagfish Slime

► Media Clip 32.3
Celacanti nelle profondità marine **752**
Coelacanths in the Deep Seas

► Media Clip 32.4
Risposta a un richiamo di accoppiamento **754**
Answering a Mating Call

► Media Clip 32.5
Varani di Komodo a caccia **757**
Komodo Dragons Bring Down Prey

► Media Clip 32.6
Falchi in volo **759**
Falcons in Flight

► Media Clip 32.7
Pipistrelli a caccia in volo **762**
Bats Feeding in Flight

UN CASO DA VICINO
Le uova dotate di guscio si sono «ri-evolute» nelle diverse linee dei rettili vivipari? 755
L'ESPERIMENTO **755**
LAVORARE CON I DATI **755**

32 Gli animali deuterostomi

32.1 I deuterostomi comprendono echinodermi, emicordati e cordati 740

I deuterostomi condividono modelli di sviluppo primitivi **740**

Ci sono tre cladi principali di deuterostomi **740**

I fossili forniscono informazioni sugli antenati dei deuterostomi **740**

32.2 Echinodermi ed emicordati sono confinati agli ambienti marini 741

Gli echinodermi hanno caratteristiche strutturali uniche **742**

Gli emicordati sono deuterostomi marini vermiformi **744**

32.3 I cordati hanno un cordone nervoso dorsale e una notocorda 744

La maggior parte dei cefalocordati e dei tunicati è sedentaria allo stato adulto **745**

Nei vertebrati, una nuova struttura dorsale di supporto sostituisce la notocorda **746**

Le relazioni filogenetiche degli agnati sono incerte **747**

Le mascelle e i denti hanno migliorato l'efficienza dell'alimentazione **748**

Le pinne e la vescica natatoria hanno migliorato la stabilità e il controllo nella locomozione **749**

32.4 La vita sulla terraferma ha contribuito alla diversificazione dei vertebrati 751

Le appendici articolate hanno favorito il supporto del corpo e la locomozione sulla terraferma **751**

La maggior parte degli anfibi è legata agli ambienti umidi per la riproduzione **752**

Gli amnioti hanno colonizzato gli ambienti asciutti **754**

I rettili si sono adattati a vivere in molti habitat **756**

Coccodrilli e uccelli hanno un antenato in comune con i dinosauri **757**

Le penne hanno permesso agli uccelli di volare **758**

La radiazione evolutiva dei mammiferi è cominciata dopo l'estinzione dei dinosauri non-uccelli **760**

32.5 Gli esseri umani si sono evoluti dalla linea dei primati 764

Due linee principali di primati si sono separate nel tardo Cretaceo **764**

La locomozione bipede si è evoluta negli antenati dell'uomo **764**

Il cervello umano è diventato più grande, mentre le mascelle sono diventate più piccole **766**

Gli esseri umani hanno sviluppato un linguaggio e una cultura complessi **768**

IL CAPITOLO IN SINTESI 769

I concetti in pratica 770

Fonti delle illustrazioni A1

Indice analitico A3

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

I meccanismi dell'evoluzione

Uno stormo di pipistrelli, detti molossi del Brasile, prende il volo da un ponte ad Austin, in Texas.

▶ UN CASO DA VICINO

Una corsa agli armamenti evolutiva tra pipistrelli e falene

Molte specie di pipistrelli trascorrono le loro giornate in dormitori comuni (*roost*) per poi uscire al tramonto per la caccia notturna. La sortita di enormi stormi di migliaia o anche di milioni di individui dai loro rifugi è uno spettacolo impressionante, che spesso attira numerosi *bat-watchers*. Nelle aree urbane, per esempio, spesso le costruzioni, come i grossi ponti, possono attirare popolose colonie di pipistrelli. Questi ospiti urbani non sono stati particolarmente graditi dai cittadini fino a pochi anni fa, prima di realizzare che molte specie di questi piccoli mammiferi volanti predano ogni notte una massa notevole di insetti notturni, tra cui anche zanzare e specie dannose per le coltivazioni. Ogni singolo pipistrello può consumare una quantità di insetti fino a un terzo del suo peso, quindi, nel corso di un anno, si può calcolare che 1000 individui siano in grado di predare circa quattro tonnellate di insetti.

La maggior parte dei pipistrelli caccia di notte in volo. Circa 50 milioni di anni fa questi mammiferi svilupparono l'abilità di ecolocalizzazione, che nell'oscurità permette di localizzare con estrema precisione gli insetti volanti, come le falene. Con tale sistema, i pipistrelli producono ultrasuoni e sono in grado di valutare l'eco di ritorno di queste onde sonore che colpiscono le prede potenziali, individuandone contorni e movimenti. Dato che i pipistrelli sono i predatori notturni più temibili per gli insetti notturni, qualsiasi insetto sia in grado di evitare l'ecolocalizzazione ha maggiori probabilità di sopravvivere e di riprodursi. E in una popolazione, ogni carattere ereditario che porta a una maggiore sopravvivenza viene mantenuto e trasmesso alla discendenza.

Molti gruppi di insetti notturni, tra cui numerosi gruppi di falene, hanno evoluto proprio la capacità di intercettare gli ultrasuoni emessi dai pipistrelli: quando una falena «sente» un pipistrello, si allontana in direzione opposta alla provenienza delle onde sonore. Se, invece, il predatore è già troppo vicino, per evitare la cattura l'insetto può comunque volare rapidamente in picchiata, sfuggendo alla cattura. In ogni generazione, gli individui di falena più abili a individuare ed evitare i pipistrelli avranno più discendenti, cosicché gradualmente le popolazioni evolveranno meccanismi di fuga sempre più efficaci.

Ma se le falene diventano sempre più scaltre a sfuggire, perché i pipistrelli non muoiono di fame? La risposta è che anche le popolazioni dei predatori si evolvono a loro volta: in ogni generazione, i singoli individui più abili nella localizzazione e nella cattura degli insetti si nutrono meglio e quindi hanno un maggiore successo riproduttivo. I loro discendenti ereditano queste migliorate capacità di caccia, anche se le falene evolvono contestualmente le loro strategie di fuga. Questo graduale cambiamento, che avviene sia nelle popolazioni di falene sia in quelle dei loro pipistrelli predatori, è chiamato *evoluzione per selezione naturale*, un processo che continuamente rimodella e cambia tutte le forme di vita del nostro pianeta.

? **In che modo funzioni complesse come l'ecolocalizzazione oppure, al contrario, come l'abilità di evitare l'ecolocalizzazione stessa, si evolvono per la prima volta?**

20.1 Fatti e teoria in materia di evoluzione

Nel corso del tempo il patrimonio genetico delle popolazioni cambia. Questo cambiamento nella composizione genetica delle popolazioni nel tempo è chiamato **evoluzione**. Possiamo osservare regolarmente il cambiamento evolutivo, e lo facciamo in effetti, sia in esperimenti di laboratorio sia nelle popolazioni naturali. Misuriamo i tassi con cui le nuove mutazioni insorgono, osserviamo la diffusione di nuove varianti genetiche all'interno di una popolazione e vediamo gli effetti dei cambiamenti genetici sulle forme e le funzioni degli organismi. Nei fossili osserviamo i cambiamenti morfologici a lungo termine, che sono il risultato dei sottostanti cambiamenti genetici. Questi cambiamenti di fondo nel patrimonio genetico delle popolazioni portano alla formazione e all'estinzione delle specie e alimentano la diversificazione della vita.

Concetti chiave

- L'evoluzione è osservabile direttamente ed è un principio universale della scienza della vita.
- Una teoria scientifica è una spiegazione di fenomeni naturali fortemente sostenuta e basata su evidenze.
- La selezione naturale favorisce i caratteri che migliorano la sopravvivenza e il successo riproduttivo.
- L'evoluzione è responsabile della straordinaria diversità della vita sulla Terra.

Oltre a osservare e registrare i cambiamenti fisici nel tempo evolutivo, i biologi hanno accumulato una grande quantità di prove su *come* questi cambiamenti si verificano e su *quali* cambiamenti evolutivi si sono verificati in passato. La comprensione dei meccanismi di cambiamento evolutivo e la loro conseguente applicazione ai problemi biologici è nota come **teoria dell'evoluzione.**

Noi utilizziamo costantemente la teoria dell'evoluzione nello studio e nel trattamento delle malattie, nello sviluppo di migliori colture e pratiche agricole e nello sviluppo di processi industriali che producono nuove molecole con proprietà utili. A un livello più fondamentale, la conoscenza della teoria dell'evoluzione permette ai biologi di capire come la vita si è diversificata e ha fornito indicazioni sul modo in cui le specie interagiscono tra loro. Essa ci aiuta anche a fare previsioni sul mondo biologico.

Nel linguaggio quotidiano, le persone tendono a usare la parola «teoria» per indicare un'ipotesi non verificata, o anche una semplice supposizione. Ma la teoria dell'evoluzione non fa riferimento ad alcuna singola ipotesi, e certamente non è una congettura. Il concetto di cambiamento evolutivo degli organismi viventi era già stato formulato da alcuni scienziati ancor prima che Charles Darwin descrivesse così chiaramente le sue osservazioni, presentasse le sue conclusioni e formulasse il principio della selezione naturale nel suo libro *L'origine delle specie*. La riscoperta degli esperimenti di Mendel e la nascita della genetica all'inizio del Ventesimo secolo hanno fornito le basi per moltissime ricerche. Un secolo più tardi, si può ben affermare che i risultati di molti settori della biologia hanno fornito un forte sostegno alla visione di Darwin circa la comune origine dei viventi e il ruolo della selezione naturale come importante meccanismo di evoluzione. Oggi una vasta e ricca serie di dati geologici, morfologici e molecolari contribuisce a supportare con fatti concreti la teoria dell'evoluzione.

Quando parliamo di teoria dell'evoluzione, ci riferiamo alla nostra comprensione dei meccanismi che provocano cambiamenti genetici nelle popolazioni nel corso del tempo e al nostro uso di tale conoscenza per interpretare i cambiamenti e le interazioni tra gli organismi viventi. Noi possiamo osservare direttamente l'evoluzione dei virus influenzali, ma è la teoria dell'evoluzione a permetterci di applicare le nostre osservazioni ai programmi per lo sviluppo di vaccini più efficaci. Oggi si riconoscono diversi meccanismi di cambiamento evolutivo e la comunità scientifica continua a usare la teoria evoluzionistica per comprendere meglio come e quando questi meccanismi si applicano a particolari problemi biologici.

Media Clip 20.1 **Osservare l'evoluzione in tempo reale**
Watching Evolution in Real Time

Darwin e Wallace hanno introdotto l'idea di evoluzione per selezione naturale

Nei primi anni del Diciannovesimo secolo, a molte persone non era ancora evidente che la vita si evolvesse. Ma diversi biologi avevano già suggerito che le specie viventi che vivono sulla Terra sono cambiate nel corso del tempo, cioè che un'evoluzione avesse avuto luogo. **Jean-Baptiste Lamarck**, per esempio, in un suo libro del 1809 aveva raccolto molti fatti in favore dell'evoluzione, ma le sue idee su come questa si sarebbe verificata non erano convincenti. A quel tempo, nessuno aveva ancora individuato un valido meccanismo evolutivo.

Nel 1820, l'ancor giovane **Charles Darwin** cominciò ad appassionarsi agli argomenti di geologia (una disciplina all'interno della quale cominciava a prendere piede l'idea di una grande antichità della Terra) e di storia naturale (intesa come lo studio scientifico di come i diversi organismi funzionano e conducono la loro vita in natura). Nonostante questi interessi, Darwin, su ordine del padre, si avviava a diventare un medico. Ma l'assistere a un intervento chirurgico effettuato senza anestesia causò in lui tale disgusto che decise di abbandonare la medicina per seguire all'Università di Cambridge un corso di studi diverso, per poi diventare pastore della Chiesa d'Inghilterra. Sempre interessato alla scienza più che alla teologia, frequentò gli scienziati di quell'Università, in particolare il botanico John Henslow. Nel 1831, Darwin fu raccomandato da Henslow per un posto sul brigantino *Beagle*, una nave della Marina Reale che sarebbe presto partita per un viaggio di esplorazione attorno al mondo (**Figura 20.1**).

Ogni volta gli fosse possibile, durante quel viaggio che sarebbe durato ben cinque anni, Darwin si recava sulla terraferma per studiare le rocce e per osservare e raccogliere piante e animali. Notò presto differenze notevoli tra le specie che vedeva in Sud America e quelle che vivevano in Europa. In particolare, osservò che le specie delle regioni temperate del Sud America (Argentina e Cile) erano

Charles Robert Darwin

Figura 20.1 Darwin e il viaggio del Beagle La missione della nave della Marina Reale Britannica *Beagle* era quella di cartografare gli oceani e di raccogliere informazioni oceanografiche e biologiche nelle più diverse parti del mondo. La carta geografica riporta il percorso della nave, mentre l'ingrandimento mostra le isole Galápagos, i cui organismi furono per Darwin una fonte importante di idee sulla selezione naturale. Il ritratto mostra Charles Darwin all'età di 27 anni, poco dopo il ritorno in Inghilterra del *Beagle*.

Attività 20.1 **Il viaggio di Darwin**
Darwin's Voyage

più simili a quelle delle regioni tropicali del Sud America (Brasile) di quanto non fossero simili alle specie delle zone temperate europee. Quando esplorò le isole dell'arcipelago delle Galápagos, a ovest dell'Ecuador, notò che per la maggior parte gli animali erano endemici di quelle isole (cioè, presenti lì e in nessun altro luogo), anche se erano simili agli animali presenti sul continente sudamericano. Darwin osservò anche che la fauna delle Galápagos differiva da un'isola all'altra. Egli postulò che alcuni animali fossero arrivati all'arcipelago provenendo dal continente sudamericano e avessero successivamente subito cambiamenti diversi su ognuna delle isole. Si chiese quindi che cosa avrebbe potuto spiegare questi cambiamenti.

Quando tornò in Inghilterra, nel 1836, Darwin continuò a meditare sulle sue osservazioni. Le sue riflessioni furono fortemente influenzate dal geologo Charles Lyell, che aveva da poco reso popolare l'idea che la Terra era stata plasmata da forze che agivano lentamente e che erano ancor oggi all'opera. Darwin pensò che sarebbe stato possibile applicare un ragionamento analogo al mondo vivente. Nell'arco di un decennio, sviluppò una teoria che dava ragione del cambiamento evolutivo, basata su tre proposizioni principali:

1. le specie non sono immutabili, ma cambiano nel tempo;
2. specie divergenti condividono un antenato comune e hanno sempre continuato a divergere l'una dall'altra nel tempo (un concetto che Darwin chiamò **discendenza con modificazioni**);
3. il meccanismo che produce cambiamenti nella specie è la **selezione naturale**: la sopravvivenza e riproduzione differenziale degli individui in una popolazione, in dipendenza dalle variazioni delle loro caratteristiche.

La prima di queste proposizioni non era una novità: prima di Darwin, numerosi autori avevano sostenuto l'esistenza dell'evoluzione. Un'idea più rivoluzionaria era contenuta nella seconda proposizione, secondo la quale *le specie divergenti sono collegate l'una all'altra attraverso un rapporto genealogico di discendenza da un antenato comune*. Ma Darwin è probabilmente più noto per la terza proposizione, quella che riguarda la selezione naturale.

Darwin si rese conto del fatto che nella maggior parte delle specie nascono molti più individui di quanti poi ne riescano a sopravvivere fino all'età della riproduzione. Egli sapeva anche che, sebbene i figli di solito assomiglino ai genitori, essi tuttavia non sono identici a questi, né tra loro. Darwin, infine, era ben consapevole del fatto che gli allevatori di animali o piante scelgono spesso i riproduttori sulla base di particolari caratteristiche. Con l'andare del tempo, questa selezione porta a cambiamenti assai notevoli nell'aspetto dei discendenti di questi animali e di queste piante. Forse che nelle popolazioni naturali gli individui con

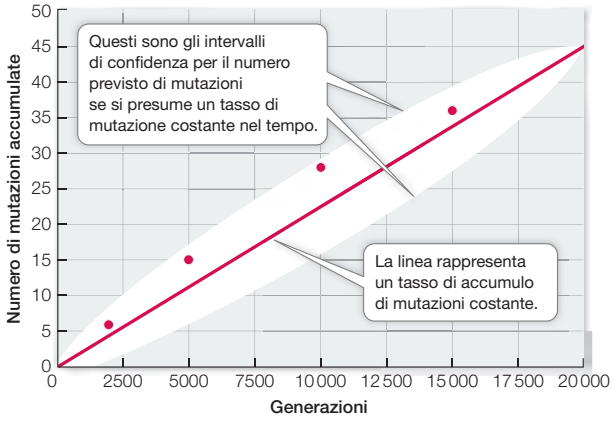


Figura 20.3 Le mutazioni si accumulano in modo continuo Una linea sperimentale del batterio *Escherichia coli* è stata allevata in laboratorio per 200 000 generazioni. In vari momenti nel corso dell'esperimento sono stati sequenziati i genomi di alcuni campioni batterici, mettendoli a confronto con il genoma della popolazione originale. Si può notare come le mutazioni si siano accumulate con un tasso relativamente costante con il passare delle generazioni.

- analogamente, la proporzione di ciascun genotipo tra tutti gli individui della popolazione è la frequenza genotipica.

Un semplice esperimento dimostra in che modo le mutazioni si accumulino in modo continuo, quasi costante, nel corso del tempo (**Figura 20.3**). Linee del batterio *E. coli* sono state allevate in laboratorio per 20 000 generazioni, sequenziandone il genoma almeno ogni 5000 generazioni. Nel corso dell'esperimento, si è visto che le linee batteriche avevano accumulato circa 45 cambiamenti nei loro genomi e che tali cambiamenti comparivano a un tasso piuttosto costante. Tutti gli organismi viventi accumulano in modo simile le mutazioni nel corso del tempo, sebbene il tasso del cambiamento differisca tra le diverse specie: sono questi cambiamenti a fornire il «materiale grezzo» sul quale l'evoluzione lavora.

La selezione agisce sulla variabilità genetica producendo nuovi fenotipi

Come risultato delle mutazioni, i pool genici di quasi tutte le popolazioni contengono variabilità per molti caratteri. La selezione che agisce su questa variabilità può produrre rapidi cambiamenti evolutivi, e l'evoluzione può procedere in molte direzioni diverse. Per esempio, la **selezione artificiale**, cioè la selezione a vantaggio di fenotipi specifici operata dall'uomo, su svariati caratteri di una singola specie europea di crucifera selvatica ha prodotto molte piante coltivate differenti (**Figura 20.4**). Gli agricoltori sono riusciti a raggiungere questi risultati perché il pool genico della popolazione originale dell'antenato selvatico conteneva sufficiente variabilità allelica per i caratteri di interesse, come lo spessore del fusto o il numero di foglie.

Con grande intuito, Darwin mise a confronto la selezione artificiale operata dagli allevatori di animali e di piante con la selezione naturale. In effetto, egli ricavò molte delle sue osservazioni sulla natura della variazione e della selezione dalle piante coltivate e dagli animali domestici.

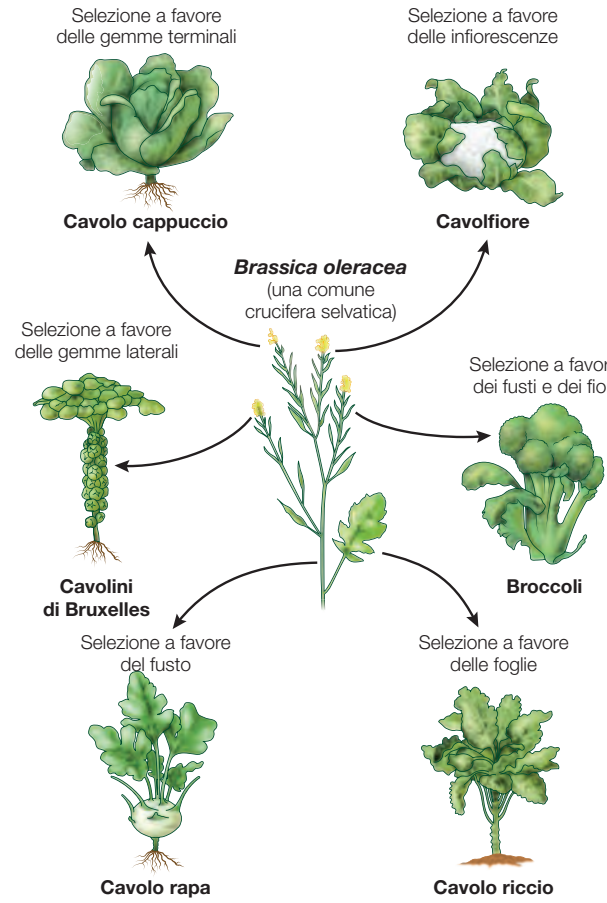


Figura 20.4 Molti tipi di cavolo da un solo antenato Tutte le piante coltivate illustrate nella figura derivano da una singola specie di crucifera selvatica. Gli agricoltori europei hanno prodotto questi differenti tipi di verdura attraverso la selezione e la coltivazione selettiva di piante con gemme, steli, foglie o fiori particolarmente grandi. I risultati dimostrano la grande quantità di variabilità presente nel pool genico dell'antenato selvatico.

Darwin era un allevatore di piccioni e quindi conosceva per esperienza diretta la straordinaria diversità di colori, dimensioni, forme e comportamenti che gli allevatori erano riusciti a ottenere (**Figura 20.5**). Egli riconobbe un parallelismo stretto tra la selezione operata dagli allevatori e la selezione naturale. Quest'ultima ha portato all'evoluzione di caratteri che hanno contribuito a far sopravvivere gli organismi e a farli riprodurre in modo più efficace; la selezione artificiale ha prodotto tratti che sono stati preferiti dagli allevatori, per motivi diversi.

Esperimenti di laboratorio dimostrano inoltre il potenziale che la selezione ha nel produrre cambiamenti evolutivi, spesso con la conseguenza che le popolazioni discendenti contengono fenotipi che non erano presenti nelle popolazioni ancestrali. In uno di questi esperimenti, i ricercatori, a partire da una popolazione del moscerino della frutta *Drosophila melanogaster* con numeri intermedi di setole addominali, hanno allevato due nuove popolazioni. Una popolazione è stata selezionata per un numero alto di setole, l'altra per un numero basso. Dopo 35 generazioni, tutti i moscerini in entrambe le linee con alti e bassi numeri di setole avevano un numero di setole al di fuori dell'in-

Figura 20.5 Selezione artificiale Charles Darwin allevava piccioni per hobby e poté così osservare che forze simili operano nella selezione artificiale e nella selezione naturale. I colombi dall'aspetto insolito qui illustrati rappresentano tre delle oltre 300 varietà derivate dal piccione torraiolo selvatico (*Columba livia*; in alto a sinistra) ottenute attraverso selezione artificiale per caratteri riguardanti il colore o la distribuzione delle penne.

tervallo che si trovava nella popolazione originaria (**Figura 20.6**). In questo esperimento, la selezione artificiale ha portato a nuove combinazioni dei molti alleli diversi che erano presenti nella popolazione originale, fino al punto che la variazione fenotipica comparsa nelle generazioni successive è andata oltre la variazione fenotipica presente nella popolazione originale.

La selezione aumenta la frequenza delle mutazioni vantaggiose nelle popolazioni

Darwin aveva osservato che, nella maggior parte delle specie, soltanto pochi individui riescono a sopravvivere fino a riprodursi. E sapeva anche che, sebbene la prole tenda ad assomigliare ai genitori, i figli della maggior parte degli organismi non sono esattamente identici né ai loro genitori né tra loro. Darwin ne dedusse che proprio le piccole differenze tra gli individui per un certo tratto aumentano la probabilità che un dato individuo possa sopravvivere e riprodursi, e questo porta a un aumento della frequenza del tratto favorevole nella generazione successiva. Un tratto favorevole che evolve in una popolazione per selezione naturale è detto **adattamento**; il termine peraltro è utilizzato per descrivere sia il tratto stesso sia il processo che lo produce.

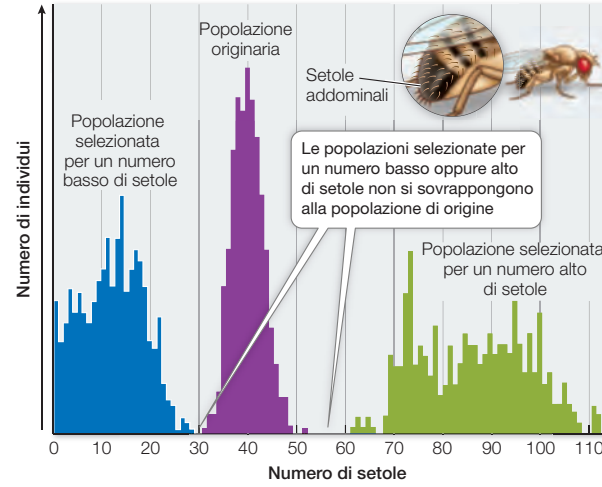


Figura 20.6 La selezione artificiale rivela la variabilità genetica Sottoponendo una popolazione di *Drosophila melanogaster* a selezione artificiale per il numero di setole addominali, quanto carattere si è evoluto rapidamente. Il grafico mostra il numero di moscerini con numeri diversi di setole nella popolazione originale e dopo 35 generazioni di selezione artificiale, per numeri alti e per numeri bassi di setole.

? In che modo i moscerini della popolazione selezionata finiscono per avere meno setole, oppure più setole, rispetto a quanto osservato in un qualsiasi moscerino della popolazione originale?

I biologi considerano un organismo come adattato a un particolare ambiente quando possono dimostrare che un organismo leggermente diverso si riproduce e sopravvive meno bene in quell'ambiente. Per capire gli adattamenti, i biologi confrontano le prestazioni di individui che differiscono tra loro per le loro caratteristiche.

Nel caso riportato in apertura di questo capitolo abbiamo imparato che molti gruppi di falene hanno evoluto la capacità di captare gli ultrasuoni dei pipistrelli loro predatori, riuscendo ad allontanarsene oppure a eluderne la cattura con voli di depistaggio. Eppure, molte specie di falene non hanno questa capacità: sarebbero quindi svantaggiate? Come descritto in **UN CASO DA VICINO: *Lunghe code alari sono utili per evitare la predazione dei pipistrelli?***, Jesse Barber e i suoi colleghi hanno notato che parecchi gruppi di falene prive di questa capacità hanno lunghe code alari. Si sono allora chiesti se queste particolari strutture possano servire a «confondere» l'ecolocalizzazione dei pipistrelli, permettendo la fuga. I ricercatori hanno quindi condotto un esperimento in cui hanno tagliato le code alari di alcuni individui di falena, confrontando poi il tasso di predazione dei pipistrelli – e anche l'abilità del volo – rispetto alle falene integre. Ne è risultato che le code alari hanno un effetto molto lieve sull'efficienza del volo, ma che in compenso conferiscono un deciso vantaggio nella riduzione della predazione da parte dei pipistrelli. La spiegazione è che le code alari in volo fluttuano e che i pipistrelli ecolocalizzano proprio il movimento delle code alari piuttosto che quello del corpo della falena, permettendo quindi all'insetto di sopravvivere a un eventuale attacco, in cui «sacrifica» le code alari. Possiamo dedurne che le code alari delle falene sono adattamenti che aiutano le falene a evitare la predazione.

UN CASO DA VICINO
L'ESPERIMENTO

Articolo originale: Barber J.R., Leavelli B.C., Keener A.L., Breinholt J.W., Chadwell B.A., McClure C.J., Hill G.M. and Kawahara A.Y. 2015. Moths tails divert bat attack: Evolution of acoustic deflection. *Proceedings of the National Academy of Science USA* 112: 2812-2816.

Molti gruppi di falene hanno evoluto la capacità di captare gli ultrasuoni che i pipistrelli producono per l'ecolocalizzazione. Queste falene sono così in grado di comportarsi in modo da evitare la predazione. D'altra parte, quasi la metà di tutte le falene non possiede tale capacità uditiva. Jesse Barber e i suoi colleghi hanno notato che molte di queste falene «non udenti» hanno lunghe estensioni poste dietro le ali, dette code alari, ipotizzando quindi che in qualche modo queste strutture possano confondere l'ecolocalizzazione dei pipistrelli predatori.

IPOTESI

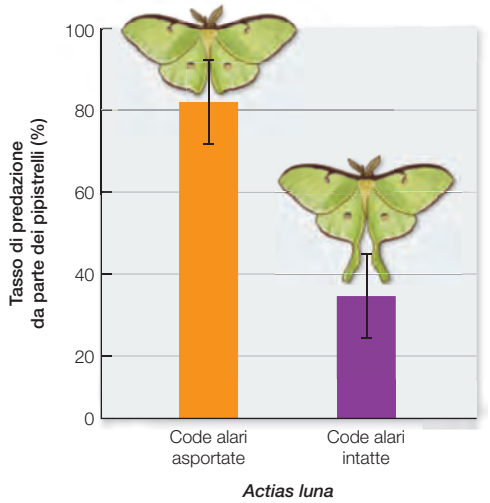
Le lunghe code alari delle falene che fluttuano durante il volo diminuiscono gli attacchi dei pipistrelli ecolocalizzatori.

METODO

1. Da un gruppo sperimentale di falene della specie *Actias luna* si rimuovono le code alari.
2. In un contesto controllato, si confronta il tasso di cattura delle falene con e senza code alari da parte dei pipistrelli della specie *Eptesicus fuscus*.
3. Si controlla l'effetto della lunghezza delle code alari conducendo analoghi esperimenti su falene con diverse lunghezze delle code alari in specie che naturalmente ne sono prive.
4. Si confronta l'efficienza di volo di *A. luna* con e senza code alari per testare la possibilità che tali strutture possano aumentare l'efficienza del volo.

RISULTATI

Il tasso di cattura da parte dei pipistrelli sulle falene è risultato più alto per gli individui con le code alari asportate. Code alari più lunghe riducono invece il successo di predazione, tuttavia la sola presenza di code alari di *A. luna* fornisce un beneficio molto maggiore rispetto a quanto previsto aumentandone soltanto la lunghezza. La rimozione delle code alari non ha invece un effetto significativo sull'efficienza di volo delle falene. Il grafico illustra il successo di predazione da parte dei pipistrelli sulle falene con le code alari rimosse rispetto a quelle con le code alari intatte.



CONCLUSIONI

Le code alari delle falene *A. luna* riducono il tasso di predazione da parte dei pipistrelli, che attaccano le code alari piuttosto che il corpo della falena, permettendo all'insetto di fuggire. Le code alari aiutano quindi a evitare la predazione, mentre non aumentano l'efficienza del volo.

Media Clip 20.2 ***Actias luna* in volo**
***Actias luna* in Flight**

Media Clip 20.3 **Pipistrelli *Eptesicus fuscus* contro *Actias luna***
Big Brown Bats (*Eptesicus fuscus*) versus *Actias luna*

Attività 20.2 **Simulazione della selezione naturale**
Natural Selection Simulation

Il flusso genico può modificare le frequenze alleliche

Poche popolazioni sono completamente isolate dalle altre popolazioni della stessa specie. Le migrazioni di individui e gli scambi di gameti tra le popolazioni, un fenomeno chiamato **flusso genico***, possono modificare le frequenze alleliche di una popolazione. Gli individui che arrivano, sopravvivono e si riproducono nel loro nuovo contesto ambientale, possono aggiungere nuovi alleli al pool genico della popolazione, o cambiare le frequenze di alleli presenti nella popolazione originale.

*** collega i concetti** Se il flusso genico tra due popolazioni si interrompe, quelle popolazioni possono divergere e diventare nuove specie; ▶ Paragrafo 22.2.

La deriva genetica può provocare grandi cambiamenti in una popolazione di piccole dimensioni

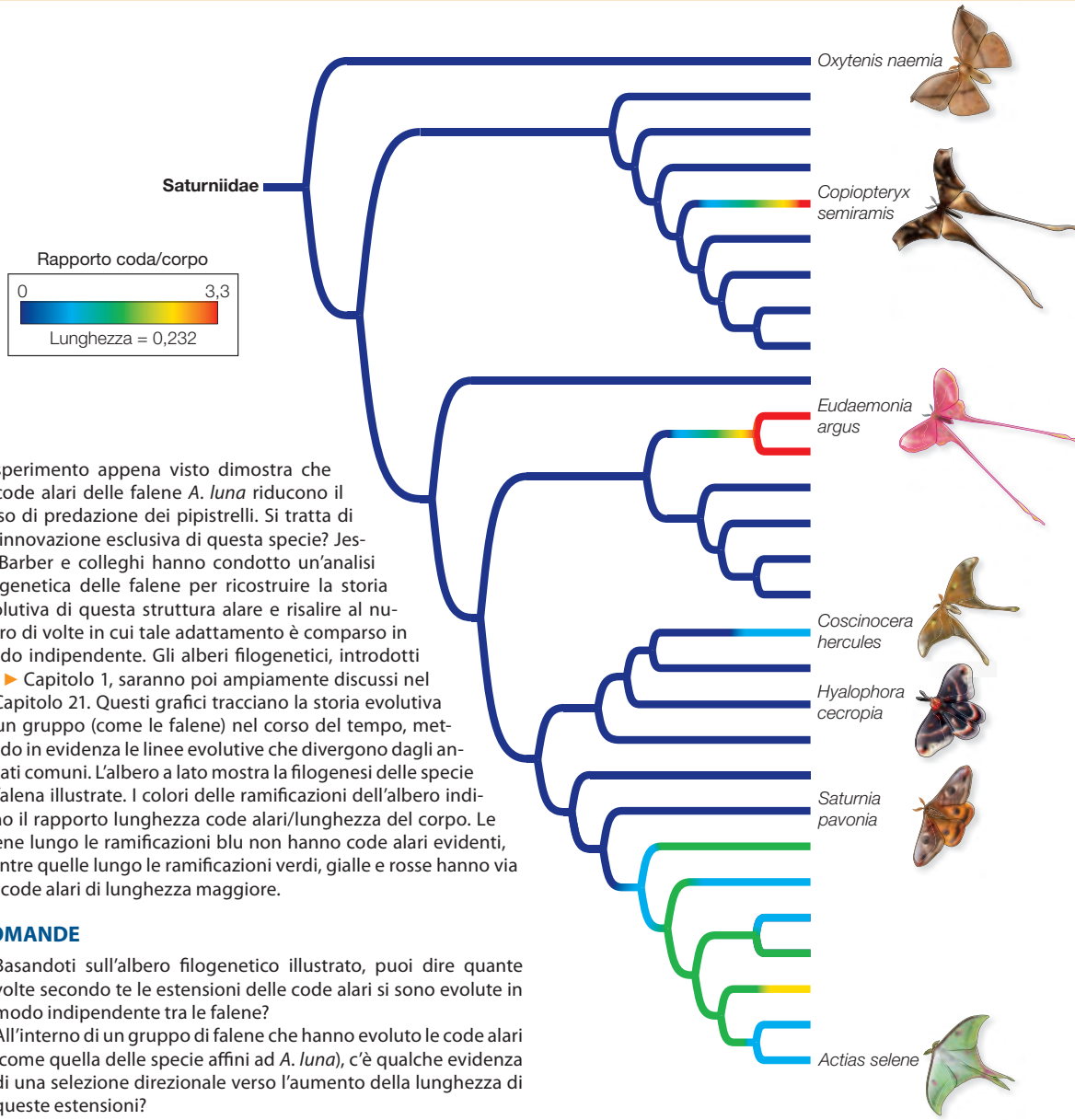
In piccole popolazioni, la **deriva genetica** – cioè l'insieme dei cambiamenti casuali nelle frequenze alleliche da una generazione all'altra – può produrre nel tempo grandi cambiamenti nelle frequenze alleliche stesse. Alleli nocivi possono aumentare in frequenza e alleli vantaggiosi, se rari, possono andare perduti. Anche nelle grandi popolazioni la deriva genetica può influenzare le frequenze di alleli neutrali (che non incidono sulla sopravvivenza e sui tassi di riproduzione dei loro portatori).

Attività 20.3 **Simulazione della deriva genetica**
Genetic Drift Simulation

Per illustrare gli effetti della deriva genetica, supponiamo che in una piccola popolazione di topi normalmente di colore bruno ci siano solo due femmine e che una di queste porti un allele dominante comparso di recente, che produce pelo nero. Anche in assenza di qualsiasi selezione, è improbabile che due femmine producano esattamente lo stesso numero di figli. Anche se producono cucciolate di

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

LAVORARE CON I DATI



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

DOMANDE

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

dimensioni identiche e uno stesso numero di cucciolate, eventi casuali che non hanno nulla a che fare con le caratteristiche genetiche possono provocare una mortalità differenziata tra i loro figli. Per esempio, se ogni femmina produce una cucciolata, ma un'inondazione travolge il nido della femmina nera e uccide tutti i suoi figli, il nuovo allele potrebbe andare perduto nella popolazione nel volgere di una sola generazione. Al contrario, se si perde la cucciolata di una femmina *wild-type* (portatrice dell'allele «normale» in quella popolazione), allora la frequenza dell'allele per la pelliccia scura appena comparso aumenterà drasticamente in una sola generazione, e così il corrispondente fenotipo.

La deriva genetica opera anche quando una popolazione viene ridotta drasticamente di dimensioni. Anche popolazioni che sono normalmente di grandi dimensioni possono occasionalmente andare incontro a eventi che lasciano sopravvivere solo un piccolo numero di individui, una situazione nota come **collo di bottiglia**. L'effetto della deriva genetica in una tale situazione è illustrato nella **Figura 20.7**, dove i fagioli rossi e gialli rappresentano due alleli di un gene. Nell'esempio, la maggior parte dei fagioli nel campione piccolo della «popolazione» che «sopravvive» al collo di bottiglia è rossa; pertanto, la nuova popolazione avrà una frequenza molto più elevata di fagioli rossi rispetto alla generazione precedente. Per usare il linguaggio che i genetisti impiegano in riferimento alle popolazioni reali, si può dire che le frequenze degli alleli rosso e giallo sono andate incontro a «deriva genetica».

I meccanismi evolutivi sin qui discussi agiscono modificando le frequenze alleliche e fenotipiche all'interno delle popolazioni. Come è possibile misurare questi cambiamenti? In altre parole, come facciamo a sapere che l'evoluzione è in atto?

20.3 L'evoluzione si misura con i cambiamenti delle frequenze alleliche

Gran parte dell'evoluzione avviene attraverso cambiamenti graduali da una generazione all'altra nelle frequenze relative dei diversi alleli dei singoli geni in una popolazione. I cambiamenti genetici maggiori possono anche essere improvvisi, come accade quando due popolazioni in precedenza separate si fondono e si ibridano. Nella maggior parte dei casi, tuttavia, possiamo misurare l'evoluzione guardando ai cambiamenti graduali nelle frequenze alleliche e genotipiche (oppure a quelle dei corrispondenti fenotipi) all'interno delle popolazioni.

Concetti chiave

- I biologi riconoscono e misurano i cambiamenti evolutivi nelle popolazioni calcolando i cambiamenti delle frequenze geniche nel corso del tempo.
- I processi evolutivi che agiscono su una popolazione possono essere identificati applicando come base per i calcoli l'equilibrio di Hardy-Weinberg.

Per misurare con precisione le frequenze alleliche in una popolazione, dovremmo contare ogni singolo allele per ogni locus in ogni individuo della popolazione. Per fortuna, non abbiamo bisogno di eseguire tali misure in maniera completa perché possiamo stimare in modo attendibile le frequenze alleliche per un dato locus contando gli alleli in un campione di individui della popolazione. La somma di tutte le frequenze alleliche di un locus è uguale a 1, quindi i valori di frequenza che un allele può assumere vanno da 0 a 1.

La frequenza di un allele viene calcolata utilizzando la seguente formula:

$$p = \frac{\text{numero di copie di tutti gli alleli della popolazione}}{\text{numero di copie dell'allele nella popolazione}}$$

Se tra i membri di una popolazione diploide si trovano solo due alleli (che chiameremo *A* e *a*) per un dato locus, questi alleli si possono unire a formare tre differenti genotipi: *AA*, *Aa* e *aa*. Una popolazione con più di un allele in un locus è detta **polimorfica** («molte forme») per quel locus. Applicando la formula precedente come mostrato in **Figura 20.10**, possiamo calcolare come segue le frequenze relative degli alleli *A* e a in una popolazione di *N* individui:

- sia N_{AA} il numero di individui omozigoti per l'allele *A* (*AA*);
- sia N_{Aa} il numero di individui eterozigoti (*Aa*);
- sia N_{aa} il numero di individui omozigoti per l'allele *a* (*aa*).

Notate che $N_{AA} + N_{Aa} + N_{aa} = N$, il numero totale di individui nella popolazione, e che il numero totale di copie di entrambi gli alleli presenti nella popolazione è $2N$, perché ogni individuo è diploide. Ogni individuo *AA* ha due copie dell'allele *A* e ogni individuo *Aa* ne ha una copia. Pertanto, il numero totale di alleli *A* nella popolazione è $2N_{AA} + N_{Aa}$. Analogamente, il numero totale di alleli *a* nella popolazione è $2N_{aa} + N_{Aa}$. Se *p* rappresenta la frequenza di *A* e *q* rappresenta la frequenza di *a*, allora:

$$q = \frac{2N_{aa} + N_{Aa}}{2N} \quad \text{e} \quad p = \frac{2N_{AA} + N_{Aa}}{2N}$$

I calcoli in ▶ Figura 20.10 dimostrano due punti importanti. Notate innanzitutto che, per ciascuna popolazione, $p + q = 1$, il che significa che $q = 1 - p$. Quindi, quando vi sono solo due alleli per un dato locus in una popolazione, possiamo calcolare la frequenza di un allele e ottenere la frequenza del secondo allele per sottrazione. Se in una popolazione vi è un solo allele in un dato locus, la sua frequenza è 1: la popolazione è **monomorfica** («una forma») in tale locus, e si dice che l'allele è **fissato**.

La seconda cosa da notare è che la popolazione 1 (composta prevalentemente da omozigoti) e la popolazione 2 (composta prevalentemente da eterozigoti) hanno le stesse frequenze alleliche per *A* e *a*. Pertanto, esse hanno lo stesso pool genico per questo locus. Tuttavia, poiché l'insieme degli alleli

▶ STRUMENTI DI RICERCA

1 In ogni popolazione, dove *N* è il numero totale di individui nella popolazione:

Frequenza dell'allele *A* $= p = \dfrac{2N_{AA} + N_{Aa}}{2N}$ **Frequenza dell'allele *a*** $= q = \dfrac{2N_{aa} + N_{Aa}}{2N}$

Frequenza del genotipo $AA = N_{AA}/N$
Frequenza del genotipo $Aa = N_{Aa}/N$
Frequenza del genotipo $aa = N_{aa}/N$

2 Calcolo delle frequenze alleliche e genotipiche per due popolazioni separate con $N = 200$.

Popolazione 1 (predominanza di omozigoti)	Popolazione 2 (predominanza di eterozigoti)
$N_{AA} = 90$, $N_{Aa} = 40$ e $N_{aa} = 70$	$N_{AA} = 45$, $N_{Aa} = 130$ e $N_{aa} = 25$
$p = \dfrac{180 + 40}{400} = 0{,}55$	$p = \dfrac{90 + 130}{400} = 0{,}55$
$q = \dfrac{140 + 40}{400} = 0{,}45$	$q = \dfrac{50 + 130}{400} = 0{,}45$
Freq. *AA* = 90/200 = 0,45	Freq. *AA* = 45/200 = 0,225
Freq. *Aa* = 40/200 = 0,20	Freq. *Aa* = 130/200 = 0,65
Freq. *aa* = 70/200 = 0,35	Freq. *aa* = 25/200 = 0,125

Figura 20.10 Calcolo delle frequenze alleliche e genotipiche Le frequenze alleliche e genotipiche per un locus genico con due alleli nella popolazione possono essere calcolate utilizzando le equazioni riportate nella colonna 1. Quando le equazioni sono applicate a due popolazioni (colonna 2), troviamo che *le frequenze degli alleli* A *e* a *nelle due popolazioni* sono uguali, ma gli alleli sono distribuiti in modo diverso tra i genotipi omozigoti ed eterozigoti.

▶ L'ESPERIMENTO

Figura 20.17A Un vantaggio riproduttivo per gli eterozigoti

Articolo originale: Watt W.B., Carter P.A. and Blower S.M. 1985. Adaptation at specific loci. IV. Differential mating success among glycolytic allozyme genotypes of Colias butterflies. *Genetics* 109: 157-175.

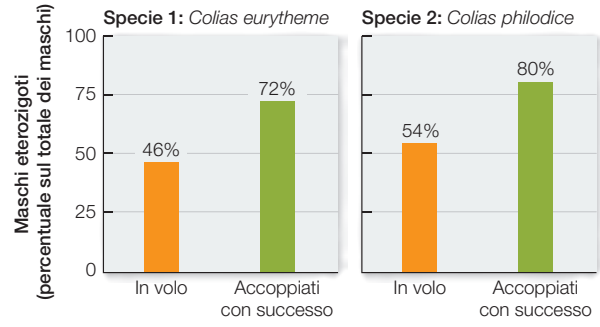
Tra le farfalle del genere *Colias*, i maschi eterozigoti per due alleli dell'enzima PGI possono volare in un più ampio spettro di temperature rispetto ai maschi che sono omozigoti per l'uno o l'altro allele. Questa loro abilità rappresenta per i maschi eterozigoti un vantaggio ai fini dell'accoppiamento?

IPOTESI

I maschi eterozigoti di *Colias* avranno un successo di accoppiamento proporzionalmente maggiore rispetto ai maschi omozigoti.

METODO

1. Per ciascuna delle due specie di *Colias*, si catturano femmine accoppiate in natura. In laboratorio, si lascia che depongano le uova.
2. Si determinano i genotipi delle femmine e dei loro figli, e quindi i genotipi dei padri.
3. Si confronta la frequenza degli eterozigoti tra i maschi che hanno avuto successo nell'accoppiamento con la frequenza di eterozigoti tra tutti i maschi potenzialmente rilevanti (cioè i maschi catturati in volo con le femmine).



RISULTATI

Per entrambe le specie, la percentuale di eterozigoti tra i maschi che si sono accoppiati con successo è stata superiore alla percentuale di eterozigoti tra tutti i maschi rilevanti.

CONCLUSIONI

I maschi eterozigoti di *Colias* hanno un vantaggio nell'accoppiamento rispetto ai maschi omozigoti.

▶ LAVORARE CON I DATI

Figura 20.17B Un vantaggio riproduttivo per gli eterozigoti

Articolo originale: Watt W.B., Carter P.A. and Blower S.M. 1985.

Ward Watt e i suoi colleghi hanno verificato l'ipotesi che i maschi eterozigoti (cioè con due alleli differenti) per l'enzima PGI avessero più probabilità di accoppiarsi con le femmine rispetto ai maschi omozigoti. Secondo questi autori, i maschi eterozigoti avrebbero potuto volare più lontano in una più ampia gamma di temperature rispetto ai maschi omozigoti, e questa capacità avrebbe procurato ai maschi eterozigoti maggiore accesso alle femmine ricettive. Per verificare questa ipotesi, avevano bisogno di conoscere la frequenza degli eterozigoti tra i maschi che si accoppiavano con successo, e avevano bisogno di confrontare quella frequenza con la frequenza degli eterozigoti tra i maschi in tutta la popolazione (cioè tutti i potenziali compagni disponibili per le femmine). Per stimare la frequenza degli eterozigoti tra i maschi accoppiatisi, Watt e colleghi raccolsero sul campo farfalle femmine accoppiate e permisero loro di deporre le uova in laboratorio. Lasciarono poi schiudere le uova e determinarono i genotipi della prole e anche i genotipi delle femmine. Utilizzando queste informazioni, poterono determinare i genotipi dei maschi che avevano generato le larve. Confrontarono poi la frequenza stimata di eterozigoti tra i padri con successo riproduttivo con la frequenza degli eterozigoti tra tutti i maschi validi nella popolazione. Un campione dei loro dati è riportato nella tabella.

Specie	Tutti i maschi potenzialmente accoppiabili*		Maschi in accoppiamento	
	Eterozigoti/ totale	Eterozigoti %	Eterozigoti/ totale	Eterozigoti %
C. philodice	32/74	43,2	31/50	62,0
C. eurytheme	44/92	47,8	45/59	76,3

* I «maschi potenzialmente accoppiabili» sono i maschi che volano assieme a una femmina e, quindi, hanno la possibilità di accoppiarsi.

DOMANDE

1. Se assumiamo che la frequenza di ciascun genotipo tra i maschi accoppiatisi dovrebbe essere la stessa che si trova fra tutti i maschi nella popolazione, qual è il numero di maschi accoppiatisi che dovrebbero essere eterozigoti in ogni campione?
2. Utilizza un test del chi quadro (▶ Appendice B, disponibile sul sito web del libro) per valutare la significatività delle differenze tra numeri osservati e attesi di individui eterozigoti e omozigoti tra i maschi che si sono accoppiati. Il valore critico ($P = 0{,}05$) della distribuzione del chi quadro per un grado di libertà è 3,841. I numeri osservati per i genotipi dei maschi che si sono accoppiati differiscono significativamente ($P < 0{,}05$) dai numeri attesi in questi campioni?
3. I ricercatori hanno determinato per ciascun gruppo di uova i genotipi di un numero di larve sufficiente per poter stimare il genotipo del padre con il 99% di certezza. Quante larve hanno dovuto misurare per raggiungere tale livello di certezza?

Suggerimento. Se la femmina è omozigote – diciamo, con genotipo *ii* – il numero che serve è piccolo. Invece, se una femmina è eterozigote – diciamo, con genotipo *ij* – e tra la sua prole si trovano solo individui *ii* e *ij*, allora devono essere genotipizzate più larve. In questo caso particolare, il padre non può essere che *ii* o *ij*. Se fosse *ij*, la probabilità che un particolare figlio non sia *jj* è di 0,75, quindi la possibilità di ottenere solo *ii* e *ij* tra *n* figli, è di $0{,}75^n$. Quale valore di *n* è richiesto per ridurre a 0,01 la probabilità di errore nella determinazione del genotipo del padre?

▶ UN CASO DA VICINO

? In che modo funzioni complesse come l'ecolocalizzazione oppure, al contrario, come l'abilità di evitare l'ecolocalizzazione stessa, si evolvono per la prima volta?

Nel caso di apertura di questo capitolo abbiamo discusso della «corsa agli armamenti» tra i pipistrelli che cacciano grazie all'ecolocalizzazione e le falene capaci di captare gli ultrasuoni dei loro predatori, evitandone la cattura. Le falene non sono tuttavia le uniche prede potenziali dei pipistrelli che hanno evoluto la capacità di udire i loro ultrasuoni. Molti altri gruppi di insetti, infatti, sono capaci di farlo e di comportarsi in modo tale da evitare la predazione. In molti casi questi insetti hanno già una capacità uditiva sviluppata, poiché hanno evoluto complessi sistemi di comunicazione per attirare i partner. Questa capacità di base fa parte quindi della naturale variabilità di un carattere (l'udito) sul quale agisce la selezione naturale.

Come abbiamo visto nella scheda **UN CASO DA VICINO:** ***Lunghe code alari sono utili per evitare la predazione dei pipistrelli?***, molti insetti privi di capacità uditive hanno evoluto altre strategie per confondere o evitare la predazione dei pipistrelli, come molte specie di falene con lunghe code alari che confondono il segnale dell'ecolocalizzazione, in modo che il predatore attacchi le code alari, sacrificabili, invece che il corpo dell'insetto.

Alcuni pipistrelli localizzano le prede individuando i suoni prodotti dalle prede stesse. Vi sono specie di pipistrelli che localizzano le prede tramite i loro richiami, come rane e insetti, o anche dalle increspature dell'acqua prodotte dal passaggio di pesci nei pressi della superficie. Questi tipi di prede spesso sono costretti a limitare oppure modificare i suoni che producono per bilanciare i benefici che traggono dall'emissione dei suoni rispetto ai costi associati alla potenziale predazione da parte dei pipistrelli.

Raramente le specie evolvono fino a uno stato di «perfezione» e poi smettono di farlo. Le prede evolvono costantemente nuovi modi per evitare la predazione, mentre i predatori evolvono costantemente le capacità predatorie. Sebbene vi siano spesso dei vincoli filogenetici, fisiologici o meccanici su che cosa si può evolvere, le specie cambiano continuamente in risposta ai mutamenti dei loro ambienti fisici e alle interazioni con altre specie. Nel corso di milioni di anni, questa selezione sempre incline al cambiamento ha prodotto l'enorme diversità di forme di vita che oggi possiamo vedere sulla Terra.

PROSPETTIVE FUTURE

I pipistrelli non sono gli unici animali ad avere evoluto la capacità dell'ecolocalizzazione. Anche le balene e i delfini, come anche alcuni toporagni e uccelli scavatori, usano l'ecolocalizzazione per «vedere» il proprio ambiente attraverso l'eco dei suoni. Questo significa che tale capacità si è evoluta diverse volte in modo indipendente in specie in cui la vista è un senso limitato. Ma come si è evoluta l'ecolocalizzazione per la prima volta in una specie? Una qualche forma rudimentale di questo carattere deve essere stata presente prima che la selezione potesse agire per «rifinire» una tale modalità sensoriale. Spesso le specie cooptano un tratto che si è evoluto per altri scopi, e spesso la selezione lo modella raffinandolo nel corso del tempo per un nuovo scopo.

La nostra specie normalmente non usa l'ecolocalizzazione. Ci affidiamo infatti più alla vista e per la maggior parte ci muoviamo a tentoni e con cautela in spazi bui che non ci sono familiari. Ma che cosa succede se una persona è costretta a vivere in un ambiente senza poter vedere? Dato che abbiamo la capacità di sentire i suoni, potremmo cooptare il sistema uditivo per l'ecolocalizzazione. Siamo anche in grado di produrre suoni. E l'ecolocalizzazione richiede semplicemente la produzione di suoni, l'abilità di captare i suoni riflessi e la capacità di «processare» l'informazione in modo appropriato. In effetti, alcune persone prive della vista si sono allenate per usare l'ecolocalizzazione allo scopo di «sentire» l'ambiente che li circonda (▶ Media Clip 20.4). Ma un singolo individuo che impara un comportamento non è la stessa cosa di un comportamento che si evolve in una specie, naturalmente. Prima che la selezione possa agire, deve esserci una variazione genetica nella popolazione per il tratto interessato. Il fatto che alcune persone siano in grado di usare semplici forme di ecolocalizzazione indica che la variazione di questo tratto è già presente nella nostra specie. E questo aspetto è vero per molte altre specie, quindi non deve sorprendere che l'ecolocalizzazione possa essersi evoluta più volte in specie assai diverse ma che vivono oppure si alimentano in ambienti bui.

Media Clip 20.4 **L'ecolocalizzazione umana**
Human Echolocation

20 IL CAPITOLO IN SINTESI

20.1 Fatti e teoria in materia di evoluzione

- L'**evoluzione** è il cambiamento genetico delle popolazioni nel tempo. L'evoluzione può essere direttamente osservata nelle popolazioni viventi oppure ricostruita a partire dai resti fossili degli organismi estinti.
- La **teoria dell'evoluzione** si riferisce alla nostra interpretazione dei meccanismi di cambiamento evolutivo.
- Charles Darwin è conosciuto soprattutto per le sue teorie sulla comune origine delle specie divergenti e sulla **selezione naturale** (sopravvivenza e riproduzione differenziata degli individui in dipendenza della variazione nei loro caratteri) come meccanismo dell'evoluzione. ▶ Animazione 20.1 e Attività 20.1
- Fin dai tempi di Darwin, molti biologi hanno contribuito allo sviluppo della teoria dell'evoluzione e il rapido progresso nella nostra comprensione dell'evoluzione continua ancora oggi.

20.2 I meccanismi del cambiamento evolutivo

- La **mutazione** è all'origine della variabilità genetica sulla quale agiscono i meccanismi evolutivi. ▶ Figura 20.3

- Per **adattamento** si intende sia un carattere che si è evoluto per selezione naturale, sia il processo che ha prodotto tale carattere.
- All'interno delle popolazioni, la selezione naturale aumenta la frequenza degli alleli benefici (**selezione positiva**) e diminuisce la frequenza degli alleli deleteri (**selezione purificante**). ▶ Figura 20.6, UN CASO DA VICINO: *Lunghe code alari sono utili per evitare la predazione dei pipistrelli?* e Attività 20.2
- Il movimento di individui o di gameti tra le popolazioni produce **flusso genico**.
- Nelle popolazioni piccole, la **deriva genetica** – la perdita casuale da una generazione alla successiva di individui e degli alleli che possiedono – può produrre nel tempo grandi cambiamenti nelle frequenze alleliche e ridurre molto la variabilità genetica. ▶ Attività 20.3
- **Colli di bottiglia delle popolazioni** si verificano quando solo pochi individui sopravvivono a un evento casuale, con un conseguente drastico cambiamento delle frequenze alleliche nella popolazione e perdita di variabilità. Allo stesso modo, una popolazione fondata da un piccolo numero di individui che colonizzano una nuova regione può perdere variabilità per l'**effetto del fondatore**. ▶ Figura 20.7
- L'**accoppiamento non casuale** può comportare cambiamenti nelle frequenze genotipiche e alleliche in una popolazione.
- La **selezione sessuale** è il risultato del successo differenziale nell'accoppiamento dei singoli individui in dipendenza del loro fenotipo. ▶ Figura 20.9

20.3 L'evoluzione si misura con i cambiamenti delle frequenze alleliche

- Le frequenze alleliche misurano la quantità di variazione genetica in una popolazione. Le frequenze genotipiche mostrano come la variabilità genetica di una popolazione è distribuita tra i suoi membri. Insieme, le frequenze alleliche e genotipiche descrivono la **struttura genetica** di una popolazione. ▶ Figura 20.10
- L'**equilibrio di Hardy-Weinberg** prevede le frequenze genotipiche dalle frequenze alleliche in assenza di evoluzione. Una deviazione da queste frequenze indica che sono al lavoro meccanismi evolutivi. ▶ Figura 20.11 e Attività 20.4

20.4 La selezione può essere stabilizzante, direzionale o divergente

- La selezione naturale può agire in tre modi diversi sui caratteri con variazione quantitativa. ▶ Figura 20.12
- La **selezione stabilizzante** porta a una riduzione della variazione senza cambiare il valore medio di un carattere. ▶ Figura 20.13
- La **selezione direzionale** sposta il valore medio di un carattere verso un estremo. ▶ Figura 20.14
- La **selezione divergente** favorisce entrambi gli estremi dei valori di un carattere, determinando una distribuzione bimodale di quest'ultimo. ▶ Figura 20.15

20.5 Nelle popolazioni la variabilità genetica è mantenuta da diversi fattori

- Le mutazioni neutrali, la ricombinazione dovuta ai fenomeni di sessualità, la selezione dipendente dalla frequenza e il vantaggio dell'eterozigote sono tutti fenomeni che possono mantenere la variabilità genetica all'interno delle popolazioni.
- Gli **alleli neutrali** non modificano la *fitness* di un organismo, non sono interessati dalla selezione naturale e possono accumularsi oppure andare perduti per deriva genetica.
- A dispetto degli svantaggi a breve termine che può portare, la riproduzione sessuale genera un numero illimitato di combinazioni genetiche e aumenta il potenziale evolutivo e le possibilità di sopravvivenza delle popolazioni.
- Un polimorfismo può essere mantenuto dalla **selezione dipendente dalla frequenza** quando la *fitness* di un genotipo dipende dalla sua frequenza nella popolazione. ▶ Figura 20.16
- La variazione genetica all'interno di una specie può essere mantenuta dall'esistenza di popolazioni distinte spazialmente separate. Un cambiamento graduale nel fenotipo attraverso un gradiente geografico è conosciuto come **variazione clinale**. ▶ Figura 20.18

20.6 Quali sono i limiti del cambiamento evolutivo?

- I processi dello sviluppo limitano l'evoluzione, poiché tutte le innovazioni evolutive sono modificazioni di strutture preesistenti. ▶ Figura 20.18
- La maggior parte degli adattamenti impone costi, oltre a procurare benefici. Un adattamento può evolversi solo se i benefici che ne derivano sono maggiori dei costi che impone. ▶ Figura 20.20 e Animazione 20.2

I CONCETTI IN PRATICA

Ripasso

20.1 L'evoluzione è osservabile direttamente ed è un principio universale della scienza della vita.

20.2 L'evoluzione è il risultato di cinque processi principali: mutazione, selezione naturale, flusso genico, deriva genetica e accoppiamento non casuale.

Articolo originale: Stuart Y.E., Campbell T.S., Hohenlohe P.A., Reynolds R.G., Revell L.J. and Losos J.B. 2014. Rapid evolution of a nature species following invasion by a congener. *Science* 346: 463-466.

Gli anolidi sono un gruppo numeroso e diversificato di lucertole dell'America tropicale e subtropicale, molto studiato nelle ricerche in campo ecologico ed evolutivo. L'anolide verde (*Anolis carolinensis*, Figura A) è l'unica lucertola di questo genere originaria degli Stati Uniti sud-orientali. L'anolide bruno di Cuba (*Anolis sagrei*, Figura B), venne introdotto nella Florida meridionale alla fine del 1800 e da allora il suo areale si è espan-

Figura A

Figura B

Figura C

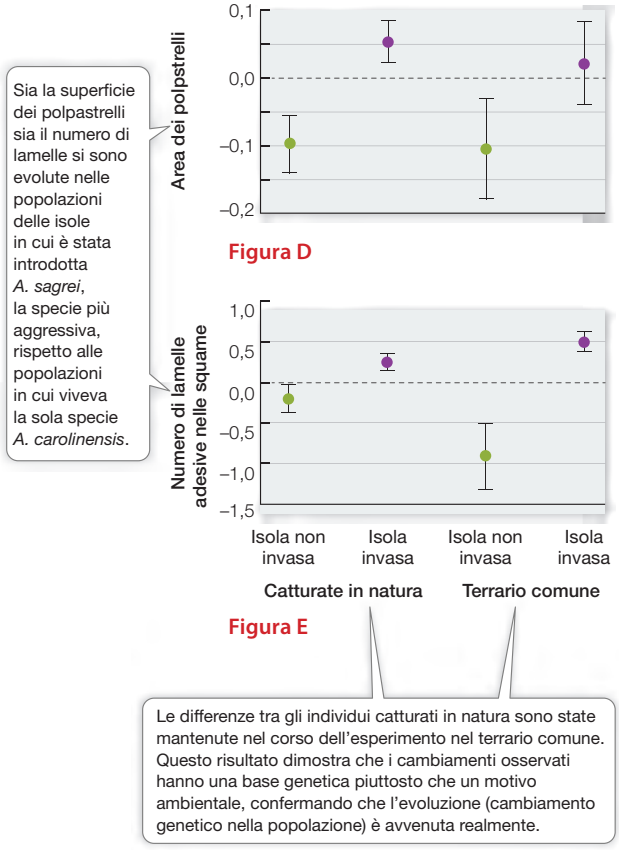


Figura D

Figura E

so verso nord. Quando vive da solo, *A. carolinensis* occupa gli habitat dal livello del suolo fino alle chiome degli alberi, mentre *A. sagrei* vive sul terreno e tra i rami più bassi. Quando le due specie convivono, entrano in competizione, e *A. sagrei*, specie più aggressiva, scaccia *A. carolinensis* dai suoi posatoi preferiti, confinandola nelle chiome più alte.

Tra le varie specie del genere *Anolis* vi è una stretta connessione tra l'altezza dei posatoi e la struttura dei polpastrelli, sui quali le lucertole si appoggiano per arrampicarsi (**Figura C**). Alcuni ricercatori hanno ipotizzato che lo spostamento verso le chiome delle popolazioni di *A. carolinensis* porti a rapidi cambiamenti evolutivi nella struttura dei polpastrelli. Nel 1995, quindi, i ricercatori introdussero deliberatamente delle popolazioni di *A. sagrei* in alcune isole della Florida che prima ospitavano soltanto popolazioni di *A. carolinensis*, seguendo poi i cambiamenti evolutivi per i 15 anni successivi. Esaminando gli individui, vennero misurati la dimensione dei polpastrelli e il numero di squame espanse dotate di setole superadesive (lamelle) su ciascun polpastrello. Su altre isole, come controllo, vivevano come in precedenza solo popolazioni di *A. carolinensis*.

Nel 2010, i ricercatori, misurarono infine i parametri riguardanti i polpastrelli di esemplari di *A. carolinensis* delle varie isole (con e senza *A. sagrei*, **Figure D**, **E**). Inoltre, raccolsero anche giovani lucertoline da entrambe i gruppi di isole per allevarle in un terrario sperimentale comune, cioè un ambiente controllato, per confermare che qualsiasi differenza tra le popolazioni doveva avere una base genetica.

Domande

1 Qual è l'evidenza dell'evoluzione dei polpastrelli nelle popolazioni di *A. carolinensis* sulle isole invase dall'altra specie più aggressiva? Perché queste strutture si sono evolute così rapidamente nelle popolazioni di *A. carolinensis*?

2 Perché è stato necessario impiantare anche l'esperimento successivo nel terrario comune? In che cosa avrebbero differito le conclusioni di questo studio se le differenze osservate nelle popolazioni in natura non fossero state così evidenti anche nelle lucertole allevate nell'ambiente controllato?

3 Quale processo evolutivo, o quali processi evolutivi, possono più coerentemente spiegare questi cambiamenti evolutivi osservati? Quali processi ti sembrano meno importanti, e perché?

4 Descrivi i modi in cui queste popolazioni di *A. carolinensis* deviano rispetto all'equilibrio di Hardy-Weinberg (la condizione necessaria perché le popolazioni *non* si evolvano).

5 Supponi che, invece di *A. sagrei*, fosse stata introdotta nelle isole un'altra specie di *Anolis*. Supponi anche che questa lucertola fosse una specialista delle chiome degli alberi molto aggressiva che escludesse *A. carolinensis* da questo habitat confinandola sul terreno e sui rami più bassi. In questo caso, che tipo di evoluzione ti potresti aspettare in *A. carolinensis*?

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

Biologia

3. L'evoluzione e la biodiversità

Quinta edizione italiana condotta sulla undicesima edizione americana

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

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

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

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

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

David Sadava è professore di Biologia presso The Claremont Colleges, Claremont, California.
David M. Hillis è direttore del Center for Computational Biology and Bioinformatics presso la University of Texas, Austin, Texas.
H. Craig Heller è professore di Scienze biologiche e Biologia umana presso la Stanford University, Stanford, California.
Sally Hacker è professoressa di Ecologia presso la Oregon State University, Corvallis, Oregon.

Le risorse multimediali

online.universita.zanichelli.it/sadava-5e
A questo indirizzo sono disponibili le risorse multimediali di complemento al libro. Per accedere alle risorse protette è necessario registrarsi su **my.zanichelli.it** inserendo la chiave di attivazione personale contenuta nel libro.

Libro con ebook

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

SADAVA"HILLIS*3 EVOL BIODIV 5ED LUM
ISBN 978-88-08-28965-0
9 788808 289650
0 1 2 3 4 5 6 7 8 (60H)

Al pubblico € 31,00 • • •
In caso di variazione Iva o cambiamento prezzo consultare il sito o il catalogo dell'editore
www.zanichelli.it