

Pietro Ramellini

VIVERE INSIEME

Organismi e simbiosi



ATENEO PONTIFICIO
REGINA APOSTOLORUM



IF PRESS

RAMELLINI, Pietro

Vivere insieme : organismi e simbiosi / Pietro Ramellini

Roma - Morolo : APRA - IF press , 2009

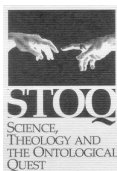
359 p. ; 24 cm. – (Scienza e Fede - Saggi ; 14)

ISBN 978-88-95565-27-9

In testa al front. : Ateneo Pontificio Regina Apostolorum, 2009

1. Religione e scienze. I. Ramellini, Pietro

CDD: 215



Collana diretta da Rafael Pascual, L.C.

Con il supporto della John Templeton Foundation

Prima edizione: luglio 2009

Copyright © 2009 by Ateneo Pontificio Regina Apostolorum / IF Press

In copertina: Symbiota lichenici su symbiotum tra funghi micorrizici e *Pinus*
(Velletri, RM, giugno 2009) (foto: Veronica Valle 2009)

Prefazione

無賓主, ovvero *muhinshu*: questo *kanji* o ideogramma si riferisce, nell'ambito del cerimoniale del tè nello Zen giapponese, alla completa assenza (*mu*) di distinzione tra ospite (*hin*) e invitato (*shu*), alla loro perfetta integrazione e armonia nella totalità organica di persone, oggetti e azioni che costituisce l'ideale del *chanoyu*, la cerimonia del tè.

Muhinshu, dunque, o se si preferisce, *e pluribus unum*, potrebbero egregiamente costituire l'icastico compendio dei motivi che ci hanno spinto ad intraprendere questo lavoro sulle simbiosi. Si tratta cioè, da parte nostra, dell'esigenza di comprendere ed esprimere il modo in cui, nel corso dell'evoluzione biologica, due o più organismi hanno intrapreso la via di una convivenza sempre più intima e profonda, fino ad integrarsi in un solo organismo, come è accaduto - paradigmaticamente - con la genesi degli eucarioti.

Al di là di questa esigenza particolare, altri motivi personali spiegano la scelta del tema, quali una costante riflessione sui concetti di vita e di organismo ed una certa predilezione per tutto quanto, in biologia e oltre, parla di convivenza, integrazione, incontro.

Evidentemente, non siamo i soli a nutrire simili interessi e simpatie, tanto che lo studio delle simbiosi sta guadagnando sempre più favore in ambito biologico ed ecologico: da curiosa, simpatica ma tutto sommato limitata e secondaria eccezione, la simbiosi si sta gradualmente ma tenacemente rivelando come un fenomeno del tutto generale e fondamentale per gli organismi, relegando l'idea di una vita in *splendid isolation* ai margini della patologia o alle «innaturali» condizioni di laboratorio.

Anche senza spingersi a proclamare che le simbiosi *latissimo sensu* costituiscono ormai un tema, un paradigma o una categoria della contemporaneità, è del tutto evidente che accenni impliciti o rimandi espliciti al fenomeno biologico delle simbiosi pervadono ogni campo dell'esperienza e della riflessione umana.

Ora, non possiamo certo in questa sede esaminare tutti i *transfer* transdisciplinari e le contaminazioni interdisciplinari centrate sul con-

cetto di convivenza, traduzione letterale in ambito latino del termine di matrice greca ‘simbiosi’; tuttavia, vorremmo comunque offrire al lettore qualche assaggio della sua utilizzazione nei più svariati campi, tenendo presente che i prestiti terminologici e gli scambi concettuali avvengono in ogni possibile verso, e che non ci sono discipline egemoni o ancillari in questo libero ed imprevedibile flusso culturale.

Per non far torto ad alcuna disciplina, presenteremo i collegamenti interdisciplinari seguendo la classificazione decimale Dewey (DDC), notoriamente di largo uso in biblioteconomia e bibliografia.

Nelle scienze dell’informazione (DDC 000) si sta affermando il concetto di simbiosi tra linguaggi diversi di programmazione, in modo da realizzare una più efficace ed efficiente metaprogrammazione (Peeters 2003); si è inoltre parlato di una cibernsimbiosi, per designare l’unione - più o meno paventata - tra umani e parti corporee artificiali (Paracer e Ahmadjian 2000: 6).

La filosofia (DDC 100) si è occupata di simbiosi prevalentemente nell’ambito della filosofia della scienza e dell’etica. La simbiosi sta ad esempio diventando un *topos* epistemologico quando si parla di spiegazioni narrative in biologia, grazie soprattutto alla *success story* della genesi degli eucarioti (Sapp 1990, Reinhardt 2007); la simbiotologia viene poi considerata più o meno esplicitamente come un esempio di rivoluzione kuhiana nella storia della biologia (Paracer e Ahmadjian 2000: vii, 10), benché se ne parli come di una ‘rivoluzione tranquilla’ (Sapp 1994: xiii); inoltre, l’ampia capacità di *transfer* interdisciplinare del concetto di simbiosi fa immediatamente pensare ai *themata* di Holton (1988). L’etica non può, dal canto suo, non percepire le connotazioni valoriali e morali che permeano i discorsi sul mutualismo o sul «dialogo molecolare» tra i partner in simbiosi, tanto che, come ha notato Margulis (1991), tutto il lessico della simbiotologia è ampiamente *value-laden*. Da un punto di vista della filosofia nel suo senso più generale, ricordiamo infine il notevole spazio che Morin (1980) ha dedicato al concetto di simbiosi, nella sua lunga ed appassionata riflessione sulla “vita della vita”.

In psicologia, il concetto di simbiosi rimanda soprattutto alle ormai classiche analisi di Fromm (1956) sul rapporto simbiotico, nel quale una persona rimane psicologicamente «fusa» ad un’altra, senza sviluppare una propria ed autonoma personalità.

Passando alla religione (DDC 200), non è certo assimilando la biologia teorica allo Zen (Falkow 1990), per il banale motivo che entrambi danno risalto alla riflessione e alla meditazione, che si possono trovare interessanti collegamenti tra simbiosi e religioni; piuttosto, si può ricordare che i sincretismi religiosi vengono spesso considerati come una sorta di simbiosi che conduce all’integrazione di fedi diver-

se, oppure citare la riflessione del teologo Elmar Salmann (Salmann 2004, Sacco 2004) sull'atteggiamento xenologico del Concilio Vaticano II, inteso come apertura al diverso in vista di una migliore convivenza tra le diverse fedi e religioni.

Tra le scienze sociali (DDC 300) e la biologia lo scambio metaforico e concettuale è sempre stato intenso e bidirezionale (Cohen 1994, Maasen *et al.* 1995).

Nel caso della simbiologia, è noto ad esempio che nella prima metà del Novecento la scuola simbiologica sovietica si sviluppò anche per motivi politici, in quanto enfatizzava l'importanza della cooperazione e dell'associazione (Sapp 1994). Tuttavia, in vari casi gli autori che hanno trattato dell'associazione e cooperazione biologiche non hanno operato una sufficiente distinzione tra interazioni intraspecifiche come le cure parentali e interazioni interspecifiche come le simbiosi. Ad esempio, il famoso saggio dell'anarchico e comunista Kropotkin (1902) sul mutuo aiuto tra gli animali e tra gli uomini si basa soprattutto sull'esame delle società animali e della storia umana; l'autore cita invece solo di passaggio interazioni come quelle tra formiche e afidi, a proposito della quale ricorda che già Linneo aveva descritto gli afidi come le «mucche» delle formiche; così pure, il biologo e scienziato sistemico Corning (1983) ha proposto che gli aspetti apparentemente ortogenetici dell'evoluzione siano causati dai vantaggi selettivi derivanti da sinergismi funzionali, ma i suoi esempi di sinergismo riguardano indifferentemente simbiosi ed associazioni intraspecifiche, relative soprattutto all'evoluzione dell'uomo e della società.

In pedagogia, la metodologia del *cooperative learning* (Putnam 1998) attinge spesso esempi e metafore dal mondo delle simbiosi, mentre un'importante istituzione educativa indiana si chiama addirittura *Symbiosis Society*, ed ha per motto "vivere insieme per il bene reciproco".

Ancora in ambito sociale, ricordiamo infine due piccole curiosità etnografiche, basate sulle simbiosi: nel matrimonio tradizionale giapponese, è consuetudine regalare agli sposi l'endoscheletro siliceo di una spugna *Euplectella* (Porifera Hexactinellida) entro cui sono stati fatti crescere due granchi *Spongicola* (Arthropoda Malacostraca), come simbolo ed augurio di un'unione duratura; invece, in passato nei funerali cinesi si ponevano in bocca ai defunti, come auspicio di immortalità, piccoli simulacri degli insetti infestati da *Cordyceps* (Ascomycota Sordariomycetes), un fungo che colpisce le larve di vari insetti, mummificandole e fuoriuscendo poi dai cadaveri con uno stroma cilindrico su cui si formano i suoi periteci (Paracer e Ahmadjian 2000: 97).

Pochi sono gli agganci reperibili tra la linguistica (DDC 400) e le simbiosi; tra questi, comunque, vale la pena di ricordare la ricerca di una simbiosi tra gli aspetti lessicali e sintattici del linguaggio nella linguistica funzionale (Harder 2001), e le visioni simbiotiche del linguaggio, sia in senso mutualista (van Driem 2007) sia in senso parasitario (Kortland 2003).

I collegamenti tra simbiologia e scienze pure (DDC 500) sono tutti quelli che sussistono tra discipline scientifiche diverse, e ce ne occuperemo nel corso dell'intero nostro lavoro; non si può resistere, tuttavia, alla tentazione di ricordare almeno che l'argomento delle simbiosi, annunciato dal *taijitu* dello *Yin* e dello *Yang*, costituisce ad oggi (settembre 2008) il primo dei *Web Focus* su cui *Nature* punta per esporre i campi più affascinanti e in movimento della ricerca scientifica contemporanea, fianco a fianco a temi scottanti quali il futuro della computazione o la medicina rigenerativa¹.

Molte scienze applicate (DDC 600) prendono spunto dalle simbiosi per rivedere e innovare i loro processi e le loro tecniche.

In campo medico, veterinario e fitopatologico, lo studio delle simbiosi, ed in particolare dei patosismi, sta conducendo all'introduzione di terapie, vaccini e probiotici di nuova generazione:

- molti batteri vengono già utilizzati nella lotta biologica, e uno dei più promettenti sembra essere *Wolbachia* (Proteobacteria Alpha-proteobacteria), classico «organismo modello» della simbiologia, capace di rendere sterili molti insetti dannosi (Bourtzis e O'Neill 1998); anche alcuni funghi come *Entomophthora* (Fungi *i. s.*) vengono utilizzati nella lotta biologica contro gli insetti (Paracer e Ahmadjian 2000: 95);

- è stato anche proposto di rendere le colture vegetali resistenti agli insetti, inserendo in esse i geni per le tossine entomocide di *Photorhabdus* (Proteobacteria Gammaproteobacteria) (Paracer e Ahmadjian 2000: 42);

- sono allo studio nuovi farmaci mirati verso specifici parassiti, come i farmaci che agiscono sull'apicoplasto di *Plasmodium* (Apicomplexa Aconoidasida), un organulo di origine simbiotica (Roos *et al.* 1999);

- c'è la speranza di scoprire nuovi antimicotici studiando le simbiosi; ad esempio, in vari symbiota tra batteri e crostacei, i batteri sintetizzano isatina, un antimicotico che previene l'infestazione degli embrioni dei gamberetti da parte di *Lagenidium* (Oomycota Oomycetes) (Paracer e Ahmadjian 2000: 94).

¹ Il sito relativo è <http://www.nature.com/nature/focus/>.

Ma le simbiosi stanno comportando anche revisioni teoriche in patologia generale:

- Finlay e Falkow (1989) hanno proposto di declinare i tradizionali postulati di Koch in una nuova versione molecolare, in modo da estenderli ai meccanismi patogenetici molecolari di molti batteri simbiotici (Paracer e Ahmadjian 2000: 51);

- la patologia della galla del colletto, provocata da *Agrobacterium* (Proteobacteria Alphaproteobacteria) in molte dicotiledoni, si è rivelata un caso unico in patologia, in quanto può persistere anche dopo la rimozione del batterio che l'ha provocata; infatti, una volta che il tDNA di *Agrobacterium* si sia integrato nel vegetale, l'oncogenesi procede anche in assenza del simbiote (Paracer e Ahmadjian 2000: 73).

In selvicoltura, invece, è ormai prassi corrente l'inoculo di funghi micorrizici nelle plantule destinate ai rimboschimenti (Paracer e Ahmadjian 2000: 227).

Infine, in campo industriale è stato recentemente introdotto l'innovativo approccio della simbiosi industriale, intesa come condivisione di informazioni, servizi e risorse tra imprese diverse, in modo tale da aggiungere valore, ridurre i costi e salvaguardare l'ambiente (Chertow 2000).

Tra le appropriazioni artistiche (DDC 700) del concetto di simbiosi ricorderemo la poetica dell'architetto Kisho Kurokawa, recentemente scomparso, secondo cui l'architettura deve ispirarsi alla vita, re-ependone aspetti fondamentali quali il metabolismo, la relazionalità ecologica e, appunto, un'idea di simbiosi nella quale cooperazione e competizione procedono di pari passo (Kurokawa 1994). Quanto alle arti «minori», la nota compagnia internazionale di danza *Pilobolus* va proponendo dal 2001 un duetto intitolato *Symbiosis*, centrato sui concetti di movimento organico, coevoluzione e, di nuovo, sulle simbiosi tra organismi e tra specie.

La letteratura (DDC 800) si è interessata alle simbiosi soprattutto nella produzione interculturale, in cui la simbiosi appare come un antidoto ed un deterrente contro la xenofobia (vedi ad esempio Sudan 2002), e ovviamente nell'ambito della letteratura fantastica (Warner 2002).

Per concludere con l'ambito storico e geografico (DDC 900), possiamo innanzitutto accennare a vari apporti della storiografia settoriale; ad esempio, sono state scritte storie delle «simbiosi» più o meno riuscite tra popoli diversi, in relazione soprattutto alle vicende degli ebrei (Morris e Zipes 2002), mentre Mumford (1961) ha proposto il concetto di simbiosi negativa per rendere ragione dell'interazione tra gli aspetti deteriori delle città nella storia della civiltà urbana; quanto

poi alla geografia, soprattutto nella geografia fisica sono sempre più frequenti i riferimenti alle simbiosi come importanti agenti del cambiamento climatico, geomorfologico ed ecologico (Strahler e Strahler 2004).

Passiamo ora ad esaminare materiali e metodi di questo nostro lavoro.

Gli studi simbiologici sono in attiva e costante crescita; se ciò forma la fortuna e la gioia di chiunque voglia occuparsene, diventa peraltro sempre più difficile non solamente padroneggiare, ma persino seguirne gli sviluppi, e rende impossibile qualsiasi tentativo di revisione esaustiva; più che altro, dunque, e soprattutto in un lavoro limitato come questo, ciò che si può fare è scegliere alcuni *case study* significativi, e strutturarli intorno a qualche criterio preventivamente deliberato.

Il problema metodologico che dunque abbiamo costantemente avuto di fronte è stato primariamente quello della scelta dei materiali e della loro categorizzazione.

Un'idea di partenza ovvia sarebbe stata quella di rifarsi a sintesi e trattati già pubblicati, sennonché, piuttosto sorprendentemente, la letteratura specialistica si rivela in questo senso piuttosto parca: basti pensare, ad esempio, che i 27241 titoli contenenti il termine *symbiosis* presenti su una nota libreria internazionale *online* (al 1 aprile 2008) crollano a 759 solo che si aggiunga la stringa di ricerca *biology*²; è chiaro che si tratta solo di stime, e che molti testi validi saranno sfuggiti al raffinamento della chiave di ricerca, ma è anche vero che tra i superstiti molti testi non hanno nulla a che vedere con il nostro argomento. L'alternativa sarebbe quella di andare direttamente sulla letteratura primaria, ma tale impresa si rivelerebbe non solo proibitiva per mole di lavoro, ma anche rischiosa in quanto i dati più recenti non sono ancora stati selezionati e stabilizzati dai controlli e dal consenso della comunità scientifica.

Per questo motivo, abbiamo scelto di poggiare la collazione dei dati su tre recenti testi di base, ovvero Douglas (1994), Paracer e Ahmadjian (2000) e Giangrande e Gravina (2000); a partire dai casi di studio e dalla bibliografia proposti in essi, abbiamo poi ampliato la base dei dati su cui impostare la nostra riflessione.

Per la sua stessa natura, questo lavoro non aspira ad esporre nuove osservazioni, né a presentare originali risultati sperimentali; ciò che

² Analoghi risultati si ottengono per le parole *mutualism* (3547/377) e *parasitism* (8914/593), di cui diamo tra parentesi i dati numerici in solitaria e in accoppiamento con *biology*.

conta, secondo la nota concezione pascaliana, è l'ordine, il modo in cui il materiale viene categorizzato, tematizzato e strutturato.

Il ventaglio di categorizzazioni tradizionali tra cui scegliere è piuttosto ampio: si va dall'elencazione dei più classici casi di simbiosi su base tassonomica al loro ordinamento secondo i livelli di organizzazione, dall'analisi dei costi/benefici delle simbiosi alla riflessione sulla triade oggi molto frequentata dell'*eco-evo-devo*, e cioè dell'ecologia, dell'evoluzione e dello sviluppo, per giungere - volendo - agli aspetti più applicativi delle simbiosi in campo medico o agronomico.

Da parte nostra, abbiamo scelto di ordinare il materiale grosso modo entro una griglia bidimensionale: lungo una prima coordinata, abbiamo fatto riferimento agli assi concettuali e disciplinari della biologia e dell'ecologia, dando ampio risalto a concetti fondanti quali struttura, funzione, informazione genetica e regolazione; lungo la seconda, invece, abbiamo messo in risalto i processi di genesi, cambiamento, trasferimento, riduzione e perdita relativi agli ambiti della prima coordinata, ad esempio trattando la genesi di novità strutturali nelle simbiosi o la perdita di informazione genetica negli organismi viventi in simbiosi.

Al centro dei nostri interessi abbiamo posto due concetti fondamentali, cioè quello di corpo vivente e quello di interazione:

- il primo ci ha permesso di parlare in modo unitario di corpi viventi simbiotici, o *symbiota*, a denotare i sistemi biologici in cui più organismi entrano come partner in simbiosi; di qui è derivata l'opportunità di analizzare ad esempio i processi che conducono all'unione dei corpi (come il riconoscimento tra gli organismi partner), al mantenimento di tale unione (come per le più varie giunzioni morfologiche tra i partner), ed eventualmente al suo scioglimento;

- il secondo ci ha permesso di valutare le simbiosi nei termini di ciò che accade quando un organismo *a* agisce su un altro organismo *b*, quando cioè *a* causa - tramite i suoi processi - cambiamenti nella storia di *b*, e viceversa.

In alcuni casi, come sempre accade, questa scelta ci ha posto di fronte a situazioni *borderline*: è davvero possibile, o almeno utile, riconoscere come un unico corpo vivente l'aggregato costituito da uno squalo ed un pesce pilota aderente ad esso? E le interazioni tra questi due organismi sono sufficientemente intense per poter parlare di simbiosi? Come vedremo, caso per caso abbiamo cercato di fornire elementi di valutazione, in modo almeno da maneggiare, se non risolvere, tali situazioni problematiche.

In ogni caso, l'aver introdotto la nozione di *symbiotum* come corpo vivente ci ha permesso di trattare le simbiosi secondo le più classiche topiche della biologia, quali strutture, cicli vitali e così via; ed alla

fine della nostra fatica, ci sembra di aver forzato la realtà biologica molto meno di quanto altri ha fatto trattando, ad esempio, le colonie di eterocefali come superorganismi, oppure Gaia come la più grande creatura vivente sulla Terra.

Al termine di questo lavoro, permane comunque in sospeso la soluzione del problema principe dell'attuale simbiologia, quello che ne minaccia lo stesso statuto di autonoma disciplina biologica: possono le simbiosi, anche nella ristretta accezione da noi seguita, essere trattate unitariamente? Può davvero essere rintracciata un'omogeneità profonda tra fenomeni apparentemente tanto lontani come le parassitosi intestinali e l'evoluzione dei cloroplasti? Se non li abbiamo risolti, e certo non intendevamo risolverli con una serie di panoramiche a volo d'uccello, speriamo tuttavia di aver posto questi problemi con più chiarezza, e di aver fornito qualche elemento utile alla loro futura soluzione.

Per concludere, ecco alcune note e avvertenze sulle convenzioni utilizzate in questo lavoro:

- tranne ove diversamente indicato, utilizzeremo i seguenti simboli: uno o più organismi a_1, \dots, a_n appartenenti alla specie A instaurano con uno o più organismi b_1, \dots, b_n della specie B la simbiosi s , generando così il symbiotum S ;

- di alcuni termini specialistici forniremo tra parentesi l'equivalente inglese utilizzato nella letteratura specialistica;

- in molti casi, e secondo un uso improprio ma ormai invalso in biologia, affermeremo - poniamo - che *Vibrio fischeri* vive in simbiosi con *Euprymna scolopes*, intendendo ovviamente dire che organismi appartenenti alla specie *Vibrio fischeri* (Proteobacteria Gammaproteobacteria) possono instaurare, o instaurano effettivamente, una simbiosi con organismi appartenenti alla specie *Euprymna scolopes* (Mollusca Cephalopoda);

- analogamente, capiterà di affermare - poniamo - che il commensalismo può evolvere in mutualismo, intendendo dire che i discendenti di certi organismi commensali sono invece mutualisti;

- parleremo estesamente di *tipi* di symbiota o di simbiosi, ma senza che ciò implichi da parte nostra un'adesione al pensiero tipologico (Mayr 1982);

- nel caso particolare dei tipi di symbiota, abbiamo usato questa espressione per evitare di parlare di specie di symbiota; infatti, le specie sono (secondo la nostra concezione) insiemi di organismi, ma i symbiota non sono organismi; avremmo potuto parlare di generi naturali di symbiota, ma in questo caso avremmo rischiato la confusione con i generi della tassonomia.

Inoltre, precisiamo che - ove non diversamente indicato - i brani di testi non italiani citati in italiano sono stati tradotti da noi.

RINGRAZIAMENTI

La pubblicazione di questo volume segue la stesura della tesi per la laurea in Scienze Naturali; desidero pertanto ringraziare la Prof.ssa Gigliola Puppi (Università 'La Sapienza' di Roma) per i suoi preziosi consigli e il costante incoraggiamento.

Ringrazio inoltre i membri del gruppo di ricerca STOQ (Science, Theology and the Ontological Quest) dell'Ateneo Pontificio 'Regina Apostolorum' di Roma, e del Centro Interuniversitario di Ricerche Epistemologiche e Storiche sulle Scienze del Vivente 'Res Viva', per il loro sostegno personale e il continuo scambio di idee.

Indice

Prefazione	7
1. La definizione della simbiosi.....	17
1.1 La definizione del termine simbiosi.....	17
1.2 La denotazione degli organismi in simbiosi.....	28
1.3 La designazione degli insiemi di organismi in simbiosi.....	33
2. La classificazione delle simbiosi.....	37
2.1 Introduzione.....	37
2.2 I criteri di classificazione delle simbiosi.....	37
2.3 Il criterio costi/benefici.....	40
2.3.1 Costi e benefici.....	40
2.3.2 Il commensalismo.....	47
2.3.3 Il mutualismo.....	48
2.3.4 Il parassitismo.....	49
2.4 Il criterio topologico.....	51
2.5 Il criterio della dipendenza.....	58
2.6 Il criterio della durata.....	59
2.7 I criteri numerici.....	60
2.8 Il criterio trofico.....	62
2.9 Ambiguità e vaghezza nella classificazione delle simbiosi..	63
3. Strutture e organi nelle simbiosi.....	75
3.1 Termini e concetti di base.....	75
3.2 La genesi di parti e organi nelle simbiosi.....	77
3.3 Il cambiamento di parti e organi nelle simbiosi.....	92
3.4 Il trasferimento di parti e organi nelle simbiosi.....	100
3.5 La riduzione e la perdita di parti e organi nelle simbiosi.....	102
3.6 Le giunzioni tra i partner nelle simbiosi.....	104
3.7 La disposizione spaziale dei partner nel <i>simbyotum</i>	109
3.8 Altri aspetti morfologici delle simbiosi.....	114
4. Funzioni e ruoli nelle simbiosi.....	117
4.1 Termini e concetti di base	117
4.2 La genesi di funzioni e ruoli nelle simbiosi.....	118
4.3 Il cambiamento di funzioni e ruoli nelle simbiosi.....	127

4.4 Funzioni di trasferimento e scambio nelle simbiosi.....	130
4.5 Riduzioni e perdite funzionali nelle simbiosi.....	139
5. Geni e genomi nelle simbiosi.....	143
5.1 Termini e concetti di base.....	143
5.2 La genesi di entità genetiche nelle simbiosi.....	143
5.3 Trasferimenti genetici nelle simbiosi.....	146
5.4 Riduzioni e perdite genetiche nelle simbiosi.....	150
5.5 Casi complicati.....	153
6. Regolazione e controllo nelle simbiosi.....	155
6.1 Termini e concetti di base.....	155
6.2 Aspetti strutturali della regolazione.....	156
6.3 Aspetti funzionali della regolazione.....	157
6.4 Aspetti genetici della regolazione.....	162
6.5 Regolazione del ciclo vitale.....	164
6.6 Aspetti popolazionali della regolazione.....	170
6.7 Aspetti ambientali della regolazione.....	173
7. Cicli vitali e simbiosi.....	175
7.1 Termini e concetti di base.....	175
7.2 La simbiogenesi prossima.....	176
7.3 Cambiamenti successivi alla simbiogenesi prossima.....	187
7.4 La perpetuazione della simbiosi.....	191
7.5 Cessazione della simbiosi e morte del <i>symbiotum</i>	200
8. Evoluzione e simbiosi.....	203
8.1 Termini e concetti di base.....	203
8.2 Processi e meccanismi evolutivi nelle simbiosi.....	204
8.2.1 Selezione e simbiosi.....	204
8.2.2 Altri processi e meccanismi evolutivi nelle simbiosi	210
8.3 Effetti e conseguenze dei meccanismi evolutivi sui <i>symbiota</i>	211
8.3.1 Simbiosi e coevoluzione	211
8.3.2 La simbiosi tra competizione e cooperazione.....	213
8.3.3 Simbiosi e speciazione.....	214
8.3.4 Simbiosi e sessualità.....	216
8.4 La simbiosi come fattore preminente nell'evoluzione.....	218
8.5 La simbiogenesi remota.....	221
8.5.1 Simbiogenesi e simbiogenesi remota.....	221
8.5.2 Preadattamenti alla simbiosi.....	225
8.5.3 Processi relativi alla simbiogenesi remota.....	227
8.5.4 Meccanismi della simbiogenesi remota.....	232
8.5.6 La simbiogenesi remota seriale.....	241
8.6 Simbiosi e «tendenze» evolutive	243

9. Biodiversità e simbiosi.....	253
9.1 Universalità delle simbiosi.....	253
9.2 La biodiversità dei partner.....	255
9.3 Antichità delle simbiosi.....	257
9.4 Simbiosi, classificazioni e grafi evolutivi.....	258
10. Ambiente e simbiosi.....	261
10.1 Termini e concetti di base.....	261
10.2 I <i>symbiota</i> come ambienti.....	262
10.3 Reti trofiche e cicli della materia nelle simbiosi.....	264
10.4 Nicchie ecologiche e specializzazione ecologica nelle simbiosi.....	265
10.5 Diffusione ecologica delle simbiosi.....	267
10.6 Biolivelli ecologici e simbiosi.....	268
10.7 Pionerismo, successioni ecologiche e simbiosi.....	273
11. Patologia e simbiosi.....	277
11.1 Termini e concetti di base.....	277
11.2 Azione del simbionte.....	280
11.3 Reazione dell'ospite.....	282
11.4 Resistenza del simbionte.....	284
11.5 Azioni protettive tra partner.....	285
11.6 Patologie da aposimbiosi.....	286
11.7 Un caso di studio: <i>Euscelis incisus</i>	291
11.8 Alcune ricadute teoriche in patologia.....	299
12. Simbiosi e biologia teorica	303
12.1 Novità teoriche apportate dalla simbiontologia.....	303
12.2 Perdite teoriche collegate alla simbiontologia.....	308
12.3 Revisioni teoriche conseguenti alla simbiontologia.....	311
13. Conclusioni.....	313
Appendice I. Lista delle definizioni proposte.....	317
Appendice II. Classificazione dei generi citati.....	319
Bibliografia.....	325
Indice analitico.....	351