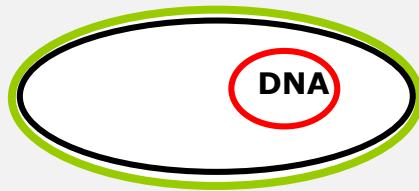




# Evoluzione della Cellula

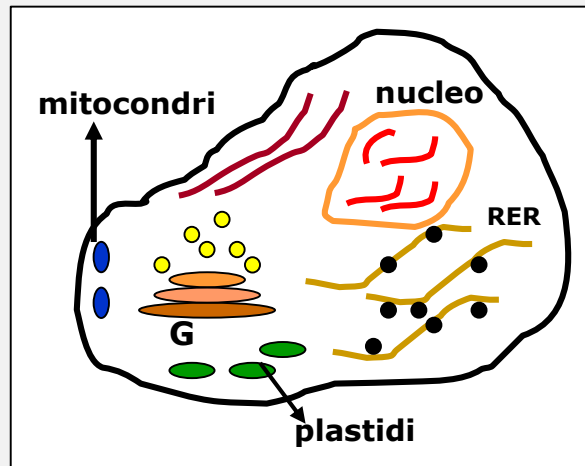
Tutti gli organismi viventi sono fatti da **cellule**:

**PICCOLI COMPARTIMENTI RIVESTITI DA MEMBRANE CONTENENTI SOLUZIONI ACQUOSE CON ELEVATE CONCENTRAZIONI DI REAGENTI CHIMICI**



Le cellule più semplici sono **procarioti** unicellulari che si riproducono per scissione binaria

Evoluzione  
↓



Le cellule **eucariotiche** presentano un'organizzazione complessa:

1. il DNA è contenuto all'interno di un compartimento, **il nucleo** delimitato da una doppia membrana;
2. presenza di un **sistema di endomembrane** oltre ad **organuli** sia delimitati che non rivestiti da membrane

Molti organismi sono costituiti da numerose cellule collegate da complessi sistemi di comunicazione: **strutture pluricellulari**

# Come è avvenuto il passaggio che ha portato alla formazione di organismi complessi?

**Tutti gli individui deriverebbero da una ancestrale forma di vita attraverso modificazioni della sua discendenza; questo processo viene chiamato:**

## **EVOLUZIONE**

**Il motore dell'evoluzione** è la variabilità genetica mentre il fenotipo è il **veicolo dell'evoluzione**.

Il processo evolutivo prevede:

**1- Mutazioni random** dell'informazione di un pool genico di una popolazione che vengono trasmesse alla generazione successiva. Tali mutazioni del codice genetico, accumulandosi nel corso del tempo, determinano cambiamenti metabolici, somatici e comportamentali (fenotipici);

**2- SELEZIONE NATURALE:** in un determinato ambiente, vengono eliminati, nel tempo, da una popolazione gli individui meno adatti (con caratteri sfavorevoli rispetto alle condizioni ambientali) consentendo ai più adatti (con caratteri favorevoli rispetto alle condizioni ambientali) di riprodursi e trasmettere nuovi caratteri alla progenie.

La **pressione selettiva** identifica i caratteri che influenzano la possibilità di crescere e riprodursi e indirettamente modifica il pool genico di una popolazione (essendo genotipo e fenotipo strettamente correlati).

La complessa storia dell'evoluzione delle piante inizia con la comparsa della prima cellula circa 3,5 miliardi di anni fa...

Gli eventi che hanno modificato profondamente il corso della storia e segnato l'evoluzione delle piante terrestri

- Evoluzione delle prime forme di vita
- Origine della cellula eucariotica e della meiosi
- Origine delle cellule fotosintetizzanti
- Acquisizione della pluricellularità
- Colonizzazione delle terre emerse
- Evoluzione dei tessuti di conduzione
- Evoluzione del seme
- Origine delle piante a fiore

ERA	PERIODO	Mil. anni	PRINCIPALI EVENTI
PREZOICO		4600	Formazione della crosta terrestre (rocce delle isole di S. Pietro e Paolo)
ARCHEOZOICO		3600	Primi fossili attribuibili a Batteri ( <i>Eobacterium</i> ) Stromatoliti; rocce contenenti idrocarburi
CIANOZOICO		2500	Era dei Cianobatteri. Progressiva formazione atmosfera. O <sub>2</sub> pari al 0,2%.
PROTEROZOICO		1600	Era dei primi Eucarioti. Termina con una grande glaciazione.
PALEOZOICO	Cambriano	590	Clima caldo uniforme. Stromatoliti abbondanti. Clorofcee sifonate, abbondanti fossili marini
	Ordoviciano	505	Clima caldo temperato. Ossigeno atmosferico a 2%. Alghe monocell. Primi vertebrati.
	Siluriano	440	Clima temperato. Prime feoficee. Dal Siluriano medio prime piante vascolari. Primi animali terrestri
	Devoniano	410	Formazione di mari interni. Primi fossili di semi. Primi insetti apteri. Compaiono gli anfibi.
	Carbonifero	360	Clima caldo umido. Pangea. Foreste di Calamitali. Pteridosperme. Compaiono gli insetti alati.
	Permiano	285	Clima freddo e arido. Gimnosperme dominano su Pteridofite. Prob. origine Angiosperme.
MESOZOICO	Triassico	250	<i>Sanmiguelia</i> . Abbondanza di Ginkgofite. Primi mammiferi; dinosauri e rettili volanti.
	Giurassico	215	Formaz. Oceano Ataltico. Dominano le Cicadofite Massimo sviluppo rettili giganti. Uccelli.
	Cretaceo	145	Sviluppo Angiosperme. Abbondanti teleostei. Sviluppo mammiferi. Estinzione grandi rettili.
CENOZOICO	Paleocene	65	Orogenesi alpina. Flora intorno alla Tetide: Laurifille Diversificazione dei Mammiferi
	Eocene	58	Clima tropicale in Europa. Riduzione Cicadali. Primo fossile di <i>Composite</i> e di <i>Graminee</i> .
	Oligocene	27	Clima sub-tropicale in Europa centro-sett. Diffusione <i>Graminee</i> . Sviluppo caducifoglie.
	Miocene	24	Prosciugamento del Mediterraneo. Flora di sclerofille. Ingresso flora steppica.
	Pliocene	5	Raffreddamento generalizzato. Riempimento Mediterraneo. Flora di deserti steppa e savana.
NEOZOICO	Pleistocene	2	Successione di glaciazioni. Immigrazione di specie artiche. Nascono Etna e Eolie.
QUATERNARIO	Olocene	0,01	Piccole glaciazioni. Azione dell'uomo sulla vegetazione: diffusione di specie sinantropiche.

**Le condizioni ambientali sulla terra nel suo primo miliardo di anni erano estremamente proibitive.**

**L'ambiente terrestre presentava condizioni ambientali violente:**

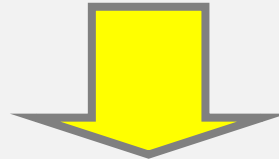
**Eruzioni vulcaniche**



**Assenza di  $O_2$  nell'atmosfera**



**Nessuno strato di ozono:  
libero accesso agli UV**



**Piogge torrenziali**



**Le radiazioni UV, che si ritiene abbiano svolto un ruolo essenziale nella formazione delle prime molecole biologiche nel brodo primordiale, sono tuttavia estremamente dannose per le cellule a causa dei loro effetti mutageni**



# L'origine della vita

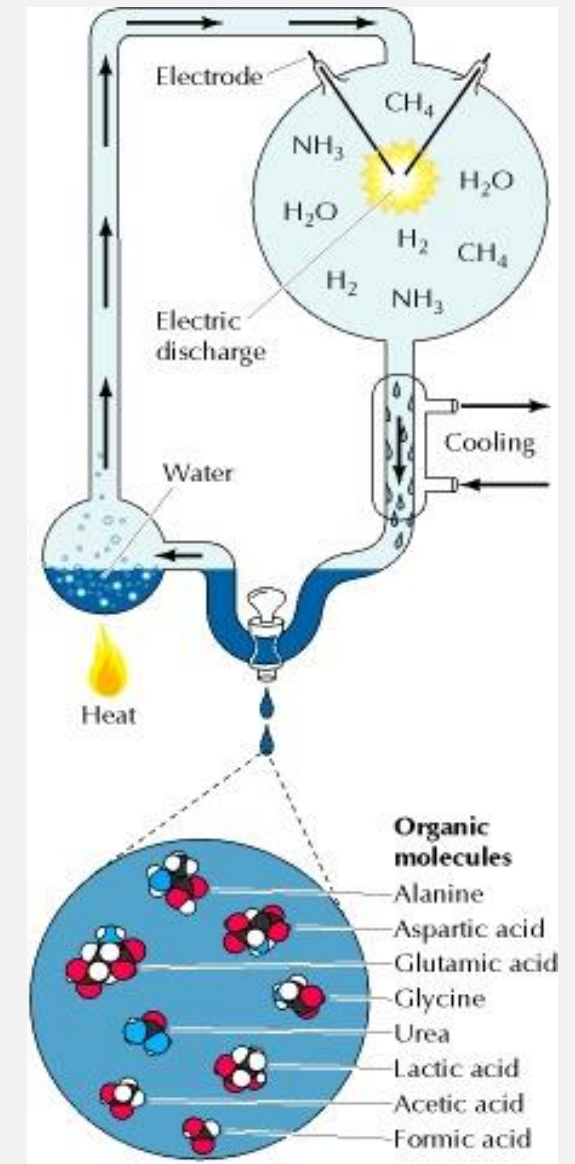
L'evoluzione della vita sulla terra ha compreso diversi importanti eventi iniziali:

La comparsa delle prime forme di vita, cioè di entità capaci di crescere, autoreplicarsi, ereditare caratteri da un ancestore e mutare nel tempo, è passata attraverso una iniziale fase abiotica:

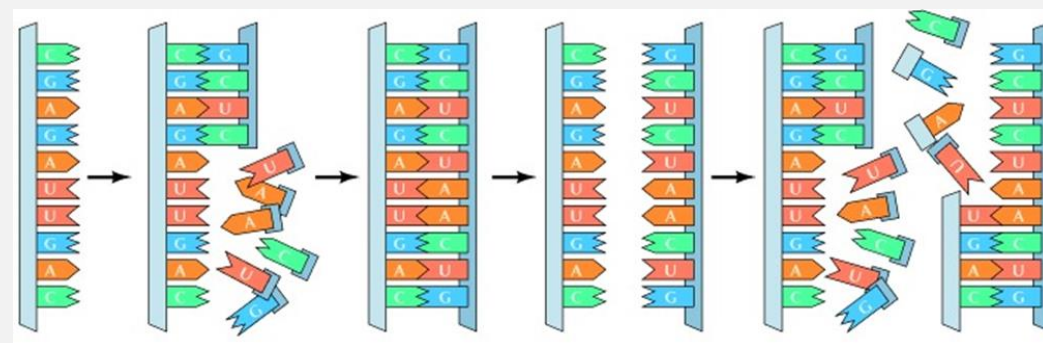
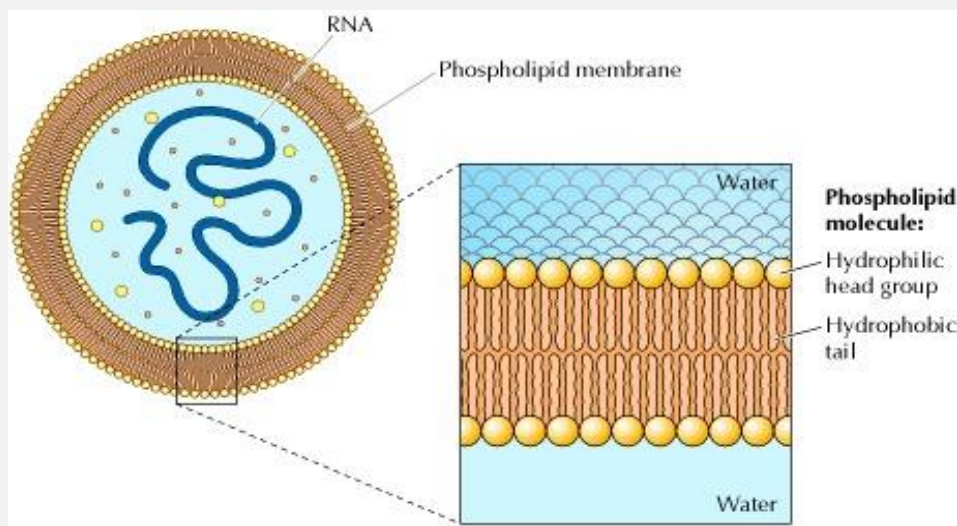
- l'accumulo di molecole organiche semplici ( aa, nucleotidi,....)
- l'aggregazione di tali monomeri in polimeri, quindi molecole organiche più complesse (proteine, acidi nucleici, lipidi)

La formazione di molecole organiche è stata osservata in diverse rocce che provengono dallo spazio. Alcuni scienziato sostengono che alcune di queste molecole non siano terrestri ma il risultato di una contaminazione extraterrestre.

In ogni caso, la presenza di abbondante materia organica nello spazio suggerisce che la chimica delle fasi prebiotiche sia un fenomeno naturale nell'universo, conseguenza della evoluzione della materia inorganica.



- l'origine delle molecole ereditarie: RNA e DNA, capaci di autoreplicarsi.
- l'aggregazione di tali polimeri in strutture simili a membrane che racchiudevano un ambiente interno chimicamente diverso da quello esterno.



The first cell is presumed to have arisen by the enclosure of self-replicating RNA in a membrane composed of phospholipids. DNA eventually replaced RNA as the genetic material.

La presenza di RNA capace di autoreplicarsi all'interno di un ambiente isolato da membrane fosfolipidica ha costituito una **unità** capace di autoreplicarsi e di evolversi.

E' possibile che allo stesso tempo si sia evoluta la capacità di produrre proteine dall'RNA favorendo la nascita della prima cellula capace di autoreplicare il proprio RNA e di codificare le proprie proteine.

Solo successivamente l'RNA è stato sostituito dal DNA come forma di immagazzinamento dell'informazione genetica e come molecola ereditaria per la trasmissione dell'informazione genetica.

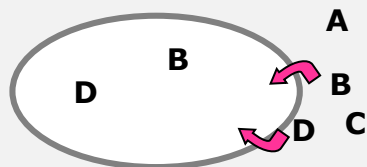
**In origine, quando la vita è iniziata sulla terra, le cellule primordiali erano dotate di una chimica relativamente semplice**



**Erano poco necessarie reazioni metaboliche elaborate.**

Si ritiene che le prime semplici forme di vita sopravvivevano sfruttando le molecole presenti nell'ambiente circostante da cui ricavano:

- 1- L'energia chimica per i loro processi metabolici**
- 2- gli atomi per la sintesi delle molecole necessarie**



**Cellule semplici crescono sfruttando le molecole presenti nell'ambiente**



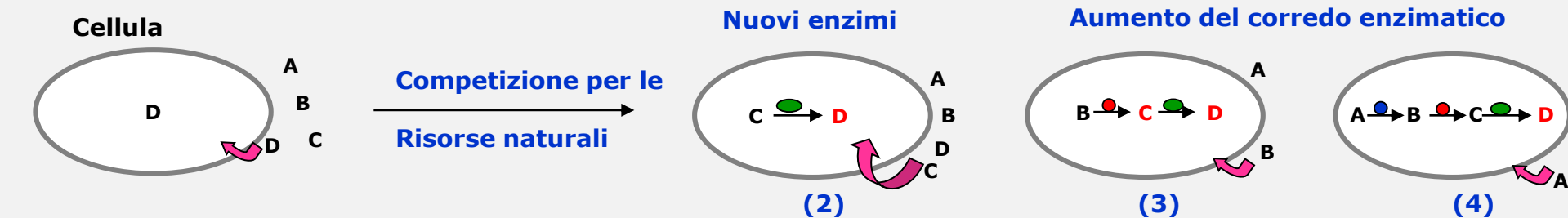
Con il procedere del processo evolutivo si è verificata:

**Competizione per lo sfruttamento delle risorse naturali**



**Vantaggio evolutivo per le cellule che avessero sviluppato enzimi per sintetizzare molecole organiche essi stessi**

**Maggiore indipendenza dalle molecole già presenti nell'ambiente**



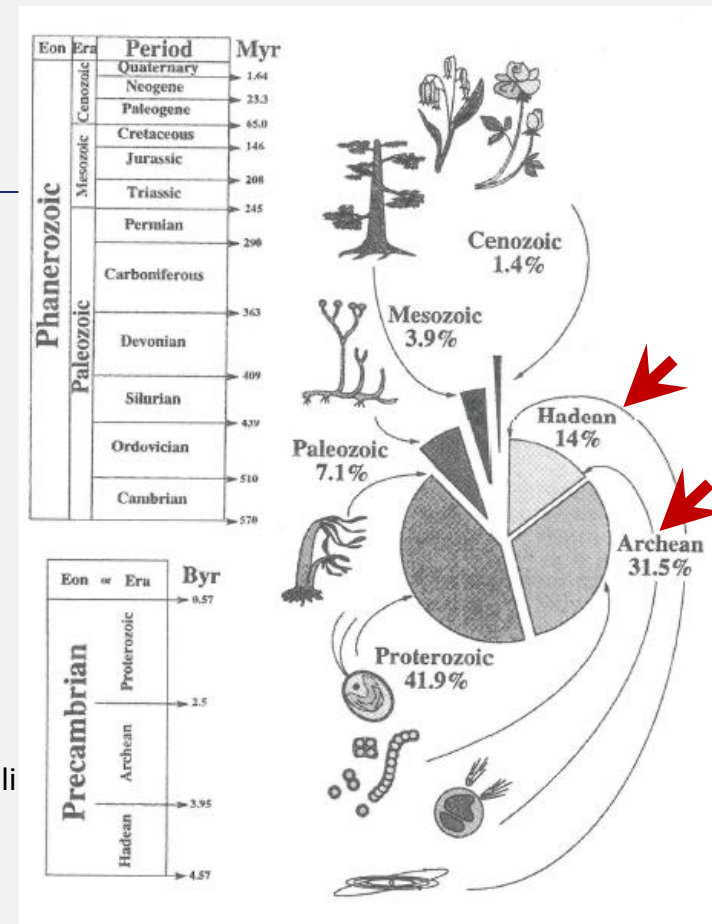
1- Cellule semplici crescono sfruttando le molecole presenti nell'ambiente

Aumento del corredo enzimatico che va di pari passo con l'aumento delle dimensioni del DNA

Il fossile di cellula più antico risale a 3,6 miliardi di anni fa, solo 300 milioni di anni dopo la comparsa delle prime molecole organiche e dei primi «esperimenti» che hanno portato alla nascita della prima rudimentale forma di vita: l'evoluzione della vita è avvenuta, geologicamente parlando, in un istante!

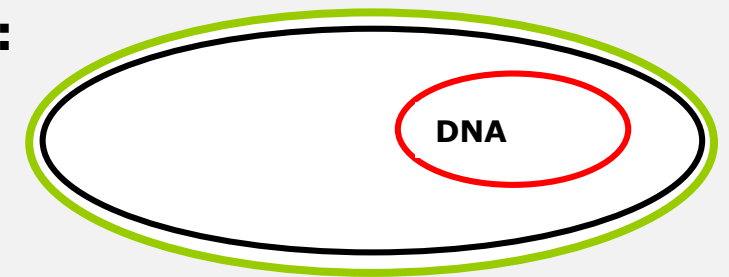


Nel grafico a torta sono indicate le percentuali del tempo occupato dai vari periodi geologici dalla nascita della Terra ad oggi



Le prime cellule a svilupparsi sarebbero state **procarioti**:

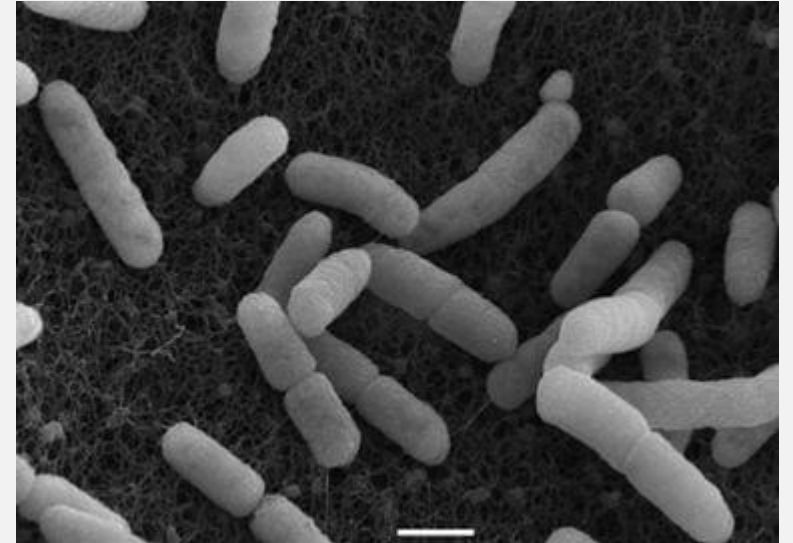
- 1- cellule con un'organizzazione semplice;
- 2- si riproducono per fissione binaria;
- 3- hanno un'estrema velocità riproduttiva;
- 4- quindi elevata capacità evolutiva per mutazione spontanea e selezione naturale



**In condizioni di non piena disponibilità delle risorse sopravvivono cellule che si dividono velocemente**

**Un batterio può dividersi ogni 20'**

**Questa elevata velocità riproduttiva rende queste cellule capaci di adattarsi rapidamente ai cambiamenti delle condizioni ambientali**



**Questa capacità di adattamento dei procarioti è stata dimostrata sperimentalmente:**

**In laboratorio mutazioni spontanee/selezione naturale permettono di isolare cloni capaci di utilizzare nuovi tipi di zuccheri come sorgenti di carbonio**

I Batteri, grazie alla loro plasticità genotipica, hanno potuto occupare una grande varietà di nicchie ecologiche e possono usare ogni tipo di molecola organica come fonte di energia:

aminoacidi  
lipidi  
idrocarburi  
polipeptidi  
polisaccaridi

Alcuni sono capaci di ottenere i loro atomi di C dalla  $\text{CO}_2$  ed i loro atomi di N dall' $\text{N}_2$  (azoto atmosferico)

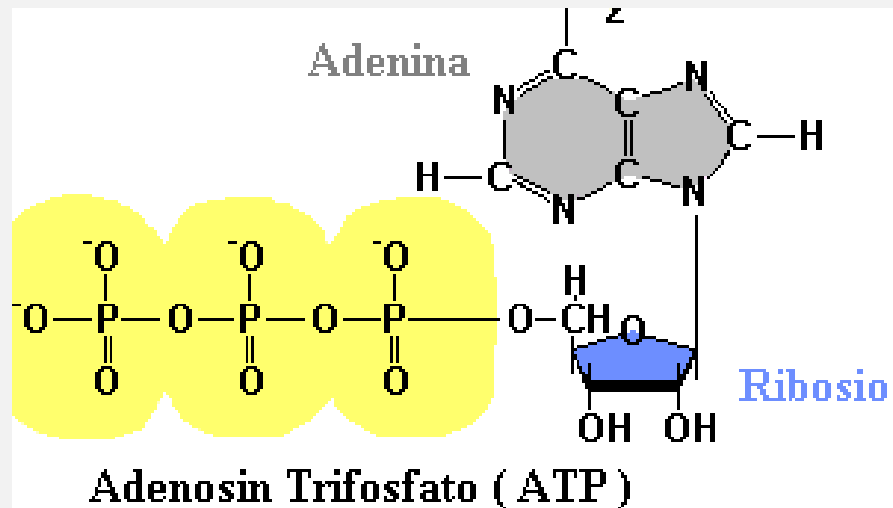
Possono essere riconosciuti due grandi gruppi:

- 1- **Eubatteri**, comprendono forme che abitano suolo, acqua ed organismi più grandi
- 2- **Archeobatteri**, vivono in ambienti estremi, come fosse oceaniche, ambienti fortemente acidi o salini o molto caldi.

# Il metabolismo cellulare necessita di energia !

**Per avvenire le reazioni chimiche hanno bisogno di un apporto energetico:**

**La vita consuma energia**



The generation and controlled utilization of metabolic energy is central to all cell activities, and the principal pathways of energy metabolism are highly conserved in present-day cells.

All cells use:



**ATP**

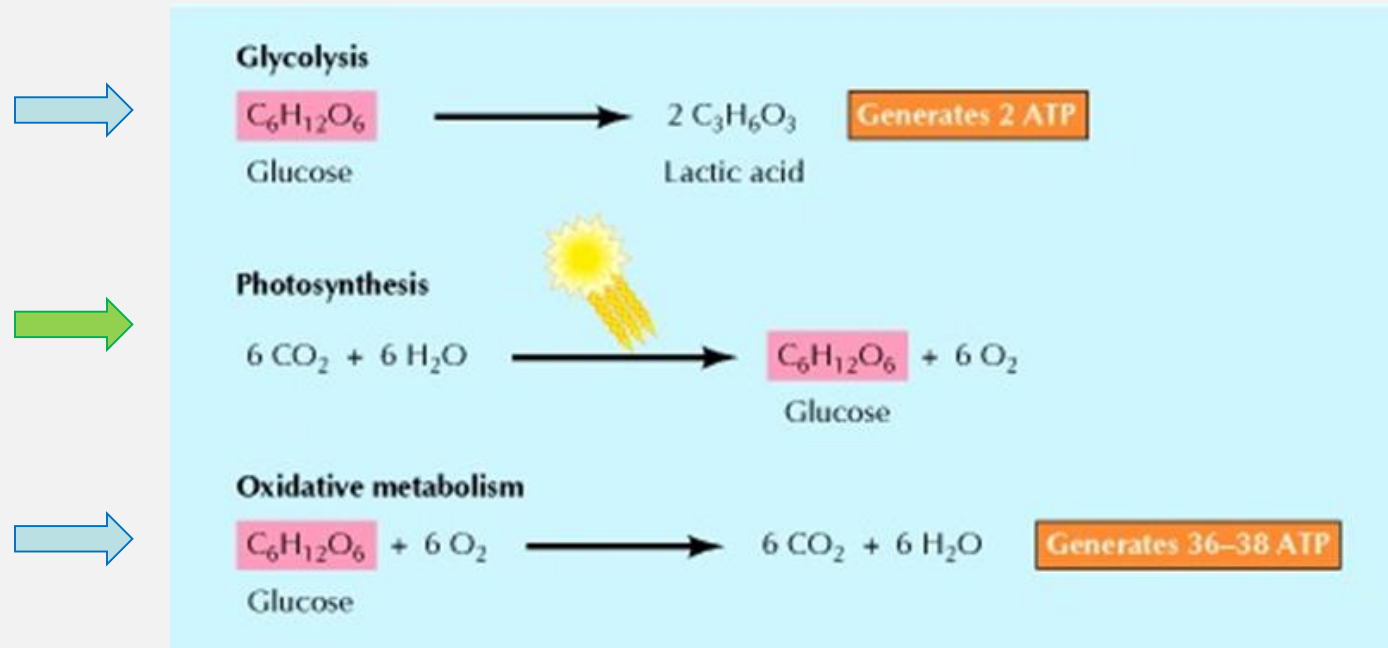
as their source of metabolic energy to drive the synthesis of cell constituents and carry out other energy-requiring activities

**Energia per svolgere le reazioni del metabolismo !!**



Vista l'importanza dell'ATP, le reazioni più antiche, comuni a tutti gli esseri viventi,

sono quelle che riguardano il metabolismo energetico

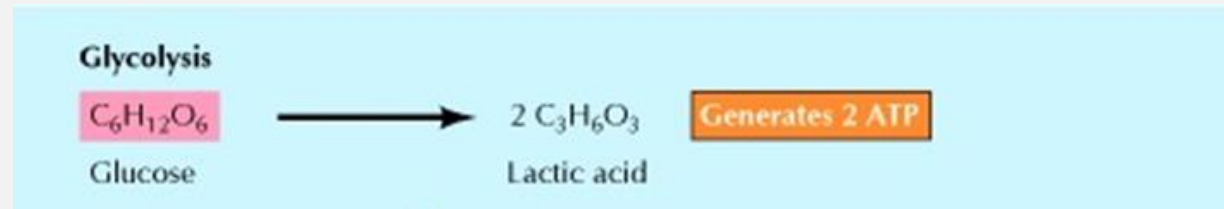


The mechanisms used by cells for the generation of ATP are thought to have evolved in three stages, corresponding to the evolution of glycolysis, photosynthesis, and oxidative metabolism.

The development of these metabolic pathways changed Earth's atmosphere, thereby altering the course of further evolution.

**Le più antiche vie metaboliche sarebbero state anaerobie poiché non c'era O<sub>2</sub> nell'atmosfera della terra primitiva.**

**La glicolisi avviene in tutte le cellule viventi e porta alla formazione di poche molecole di **ATP****

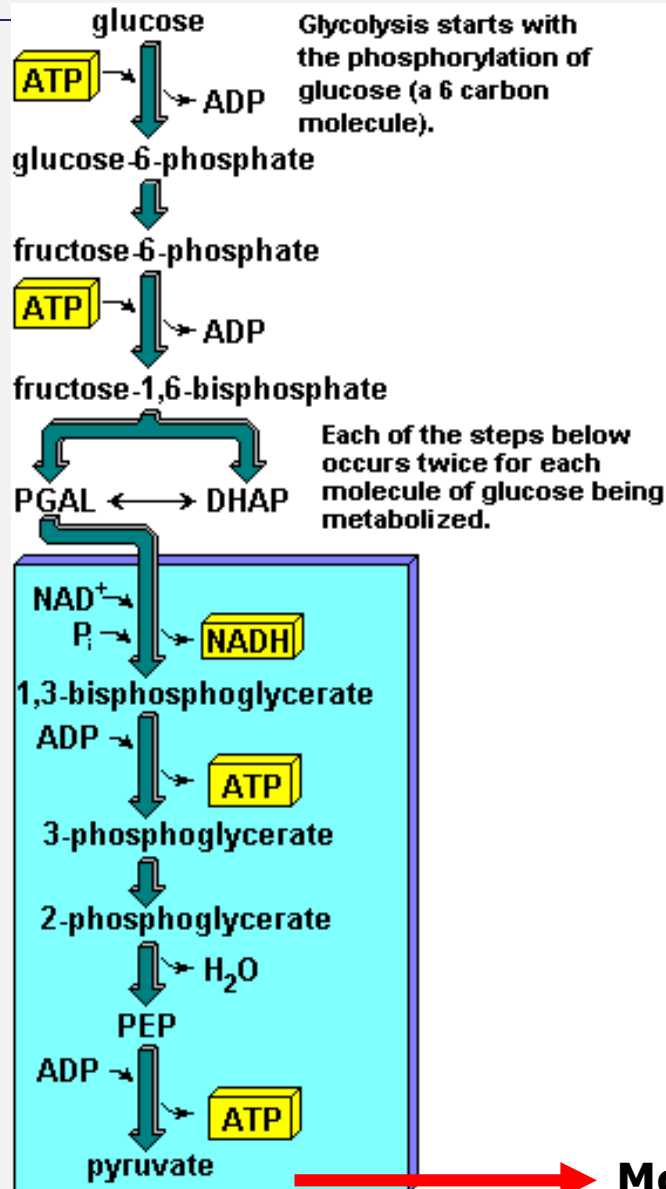
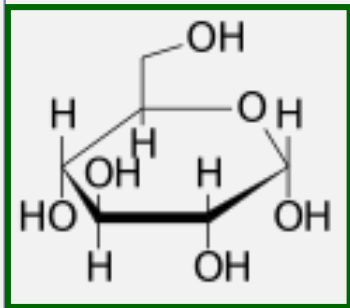


**In condizioni primordiali l'atmosfera terrestre non conteneva ossigeno e pertanto era presumibilmente colonizzata da organismi anaerobi il cui metabolismo energetico era basato sulla glicolisi anaerobia che portava ad una scarsa produzione di ATP**

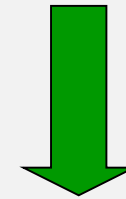
**La GLICOLISI è una via metabolica ANTICA**

Tutte le cellule odierne presentano la glicolisi, suggerendo che tali reazioni si siano originate molto anticamente.

**Molecola a 6 atomi di C**



**L'energia per produrre molecole di ATP a partire da ADP e Pi deriva dalla scissione di legami chimici esistenti fra gli atomi di C del glucosio**



**Si passa da molecole a 6 atomi di C (Glucosio) a molecole a 3 atomi di C (piruvato). Questo porta ad un:**

**guadagno netto di 2 molecole di ATP + 2NADH**

**Tutto ciò avviene in condizioni di anaerobiosi  
cioè in assenza di ossigeno**

**Molecola a 3 atomi di C**

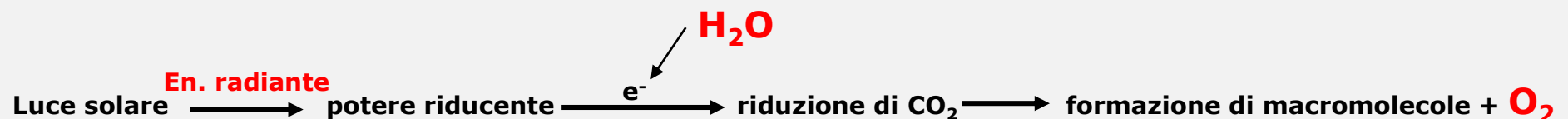
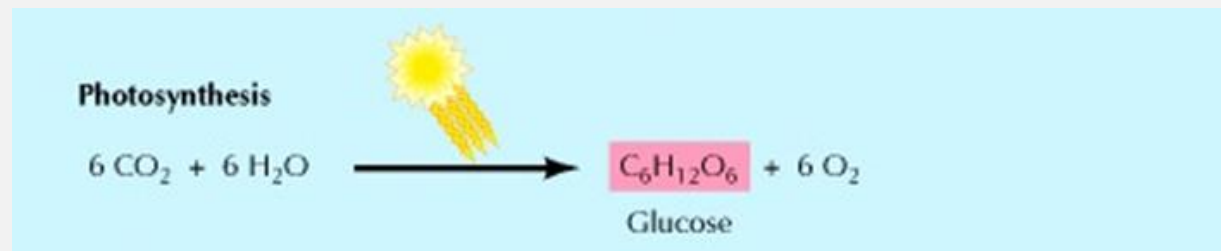
La competizione per il materiale disponibile nell'ambiente per le sintesi organiche ha segnato un vantaggio evolutivo a quegli organismi capaci di utilizzare  $\text{CO}_2$  ed  $\text{N}_2$  presenti nell'atmosfera per costruire molecole organiche

$\text{CO}_2$  ed  $\text{N}_2$  sono molecole presenti in abbondanza ed estremamente stabili nella loro forma più ossidata



Per ridurre queste molecole inorganiche in macromolecole organiche, è necessario un elevato numero di reazioni enzimatiche ed una grande richiesta energetica.

Il meccanismo che si è evoluto per permettere la trasformazione della  $\text{CO}_2$  in molecole organiche (zuccheri semplici) è la **FOTOSINTESI** che prevede l'intervento dell'energia radiante del sole

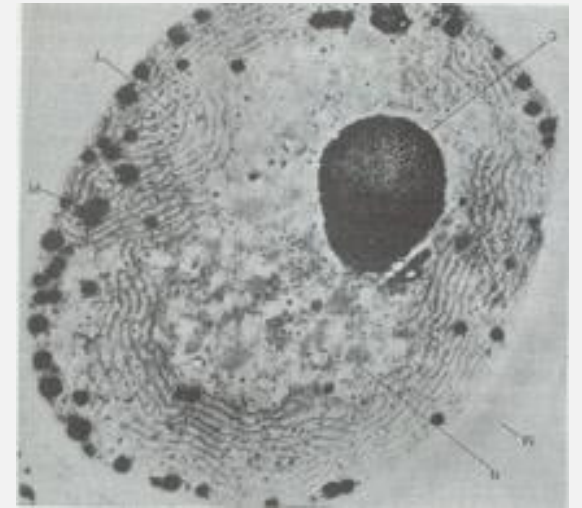


La vita sulla terra ha raggiunto la massima indipendenza fisiologica quando ha evoluto il processo di **Fotosintesi**.

Questo processo appartiene per lo più al regno degli Eubatteri e comprende.

- Batteri rossi (solfurei e non solfurei)
- Batteri verdi (solfurei e filamentosi non solfurei)
- Cianobatteri.

**Solo i cianobatteri sono capaci di produrre ossigeno attraverso il processo fotosintetico: FOTOSINTESI OSSIGENICA**

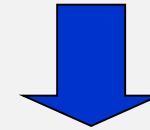


Grazie ai cianobatteri la maggior parte delle molecole di **CO<sub>2</sub>** vengono convertite in macromolecole organiche ed entrano nella biosfera



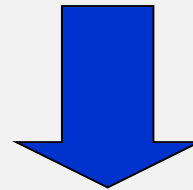


La fotosintesi ossigenica evoluta dai cianobatteri ha determinato un cambiamento della composizione gassosa dell'atmosfera



**O<sub>2</sub> al 21%**

**L'O<sub>2</sub> è una molecola estremamente reattiva, tossica per la maggior parte degli organismi anaerobi che vivevano nell'ambiente primordiale.**



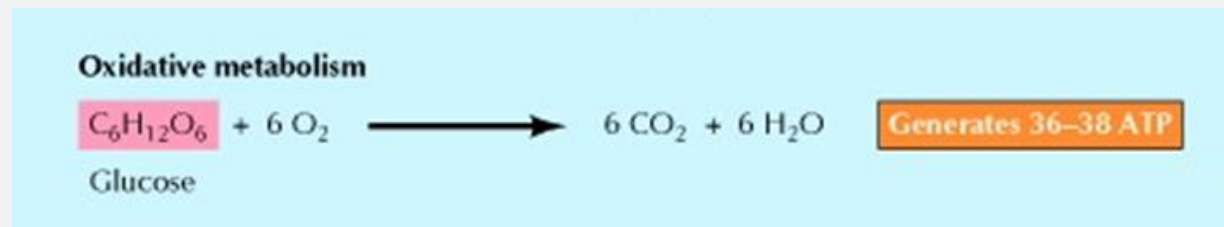
**Conseguenze:**

- 1- organismi anaerobi rifugiati in nicchie ecologiche particolari (es. Archeobatteri);**
- 2- vantaggio evolutivo per gli organismi capaci di sviluppare meccanismi di ossidazione delle macromolecole in presenza di ossigeno**

Nel corso della loro storia evolutiva i più primitivi organismi viventi hanno **profondamente modificato la composizione dell'atmosfera**

**Questa modificazione è stata a sua volta un fattore ambientale determinante nel processo di selezione naturale che ha portato all'evoluzione di tutti gli organismi viventi**

**La pressione selettiva ha favorito diverse linee di batteri capaci di tollerare ossigeno nell'ambiente.**



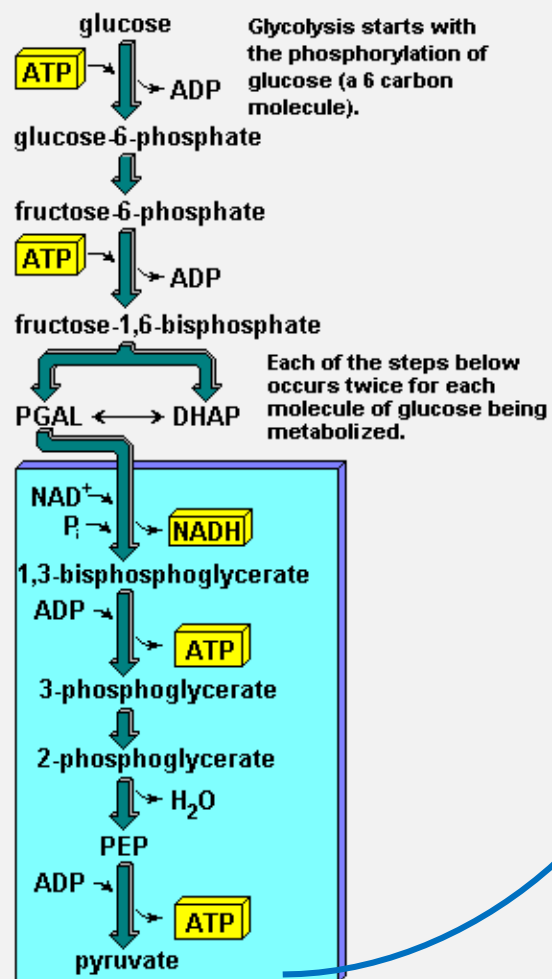
**Tra questi ci sono alcuni procarioti aerobi che hanno evoluto gli elementi chiave per il processo di respirazione.**

**Di nuovo, tra questi, quelli deputati a diventare i mitocondri.**

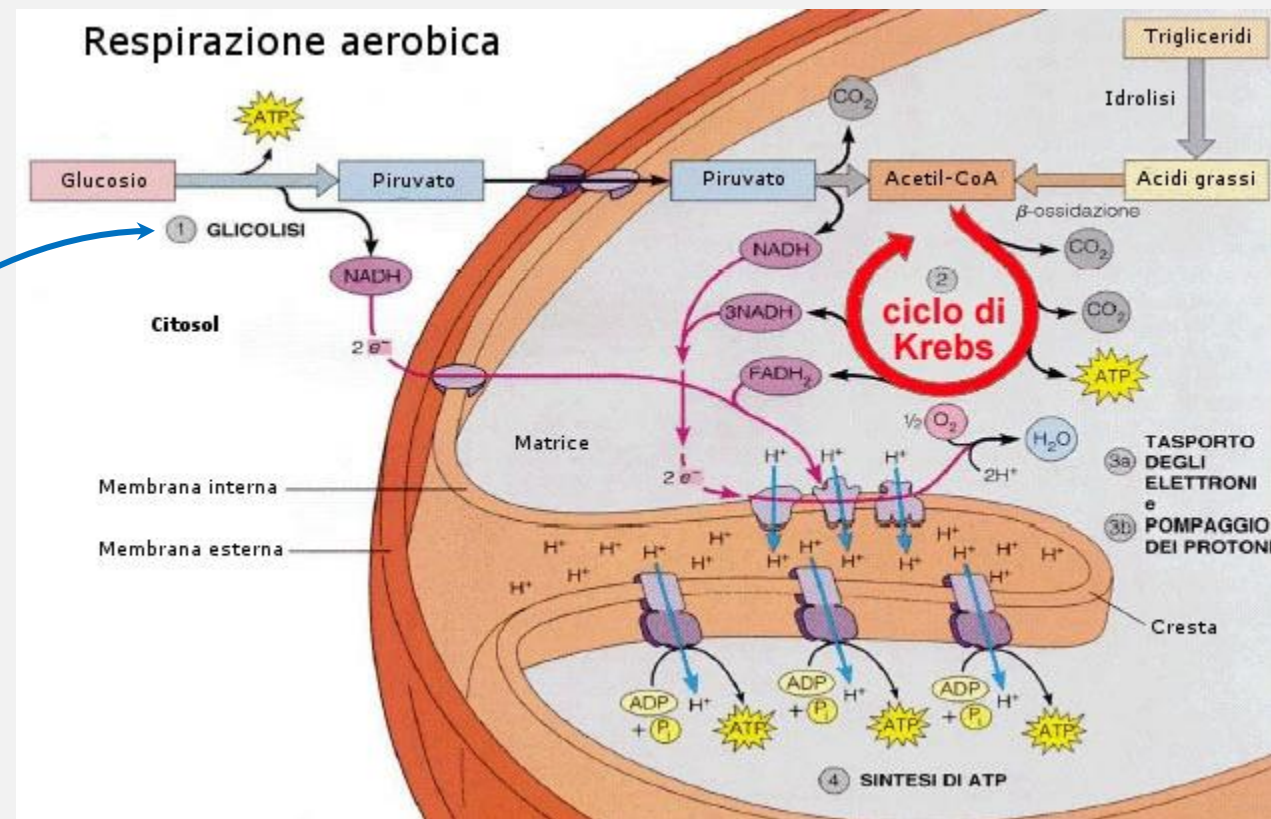
Lo stabilirsi di un ambiente aerobio ha favorito l'evoluzione di procarioti capaci di ossidare completamente zuccheri semplici o lipidi → **CO<sub>2</sub> + H<sub>2</sub>O + energia (ATP, NADH) in presenza di O<sub>2</sub>**

**La completa degradazione della molecola di piruvato a CO<sub>2</sub> e H<sub>2</sub>O in presenza di O<sub>2</sub> è nota come **RESPIRAZIONE****

**Glicolisi anaerobia 2 ATP**

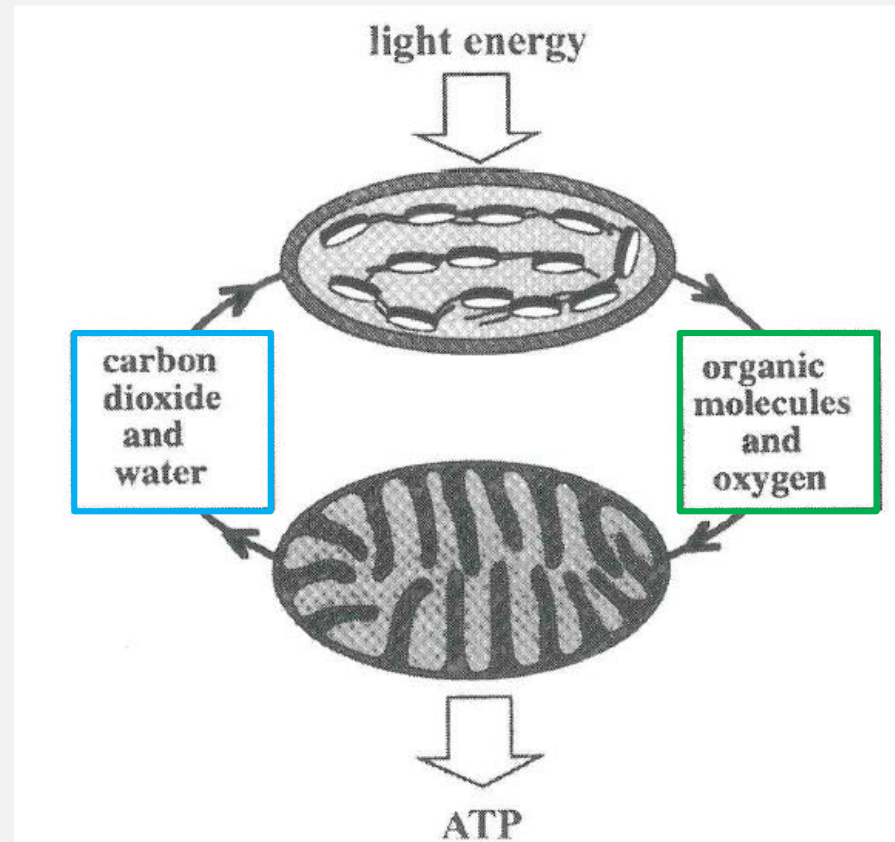


**Respirazione 30 ATP**



**L'O<sub>2</sub> rilasciato dalla fotosintesi è utilizzato nelle vie metaboliche ossidative in cui il glucosio è trasformato in CO<sub>2</sub> e H<sub>2</sub>O, rilasciando molta più energia della glicolisi.**

**A sua volta, la CO<sub>2</sub> e H<sub>2</sub>O così prodotte vengono riutilizzate nella fotosintesi per produrre glucosio e O<sub>2</sub> utilizzati nel metabolism ossidativo.**



In tale «confederazione di procarioti» i batteri fotosintetici producono, grazie all'energia solare, glucosio e ossigeno che vengono riciclati chimicamente dai batteri capaci di metabolismo ossidativo per la produzione di energia che fa funzionare la cellula (economia circolare).

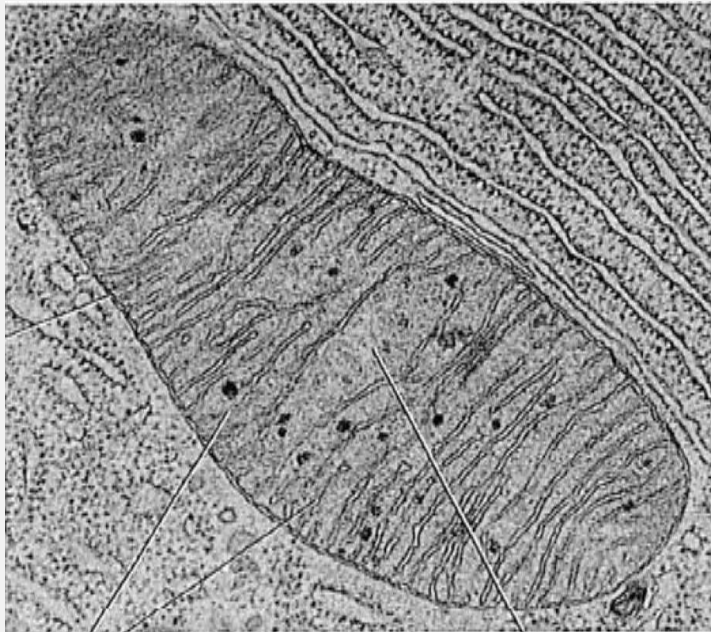


# Dai procarioti agli eucarioti

Uno step importante del processo evolutivo si è avuto circa 1.5 miliardi di anni fa quando si è verificata la transizione: dai **procarioti** agli **eucarioti**

**Le cellule eucariotiche (animali e vegetali) dipendono dai mitocondri per il loro metabolismo ossidativo**

**I mitocondri sono responsabili della respirazione. Senza di essi animali, vegetali e funghi sarebbero anaerobi e dipenderebbero dal primitivo processo di glicolisi anaerobia per produrre energia**



**Secondo la **teoria endosimbionte** il mitocondrio deriva da un procariote aerobio**



**I mitocondri somigliano ai procarioti dotati di vita libera:**

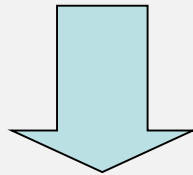
- 1- per dimensione e forma;**
- 2- contengono DNA;**
- 3- fanno sintesi proteica;**
- 4- si riproducono per scissione binaria.**



Sembra probabile che le cellule eucariotiche siano discendenti di anaerobi primitivi sopravvissuti, in un mondo che era diventato ricco in  $O_2$  (ad opera della fotosintesi ossigenica operata dai cianobatteri) inglobando batteri aerobi ...

...e trattenendoli in **SIMBIOSI** per la loro capacità di consumare  $O_2$  e produrre energia

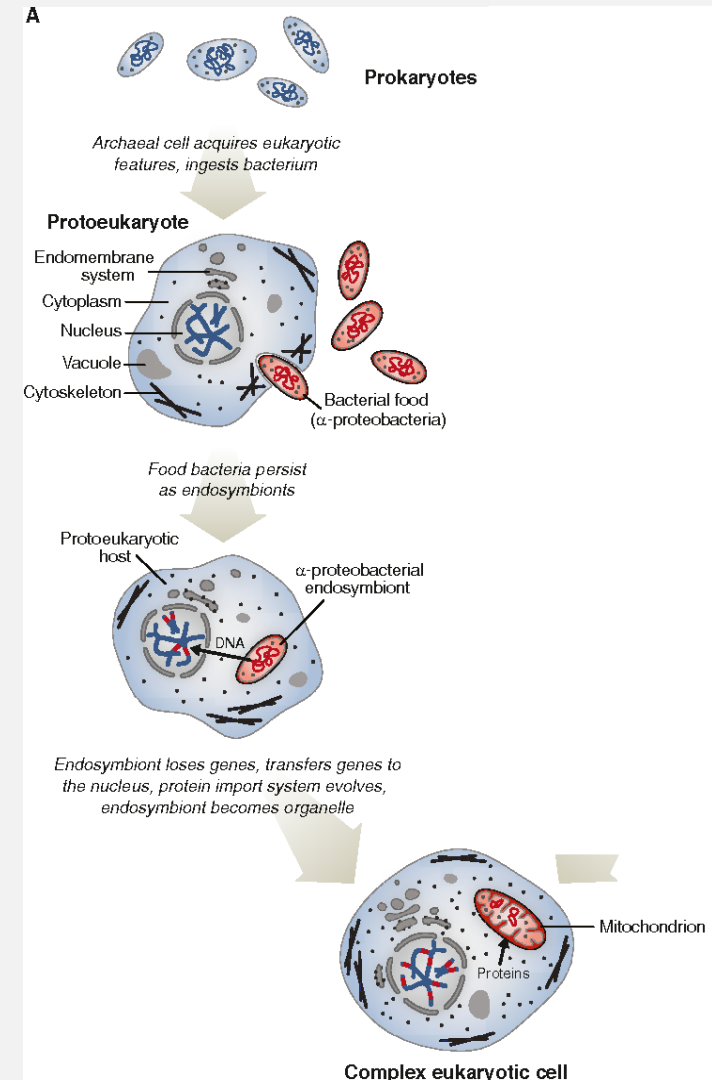
Fino ad un po' di tempo fa si ipotizzava che alcuni primitivi eucarioti (cellule con già una compartimentazione interna ma anaerobie) avessero stabilito associazioni strette con procarioti **AEROBI** che sarebbero poi stati incorporati in una condizione di simbiosi stabile (teoria endosimbionte)



Gli Eucarioti primitivi avrebbero avuto un notevole vantaggio dal punto di vista del metabolismo energetico nello stabilire una simbiosi permanente con procarioti capaci di ossidare completamente zuccheri semplici o lipidi

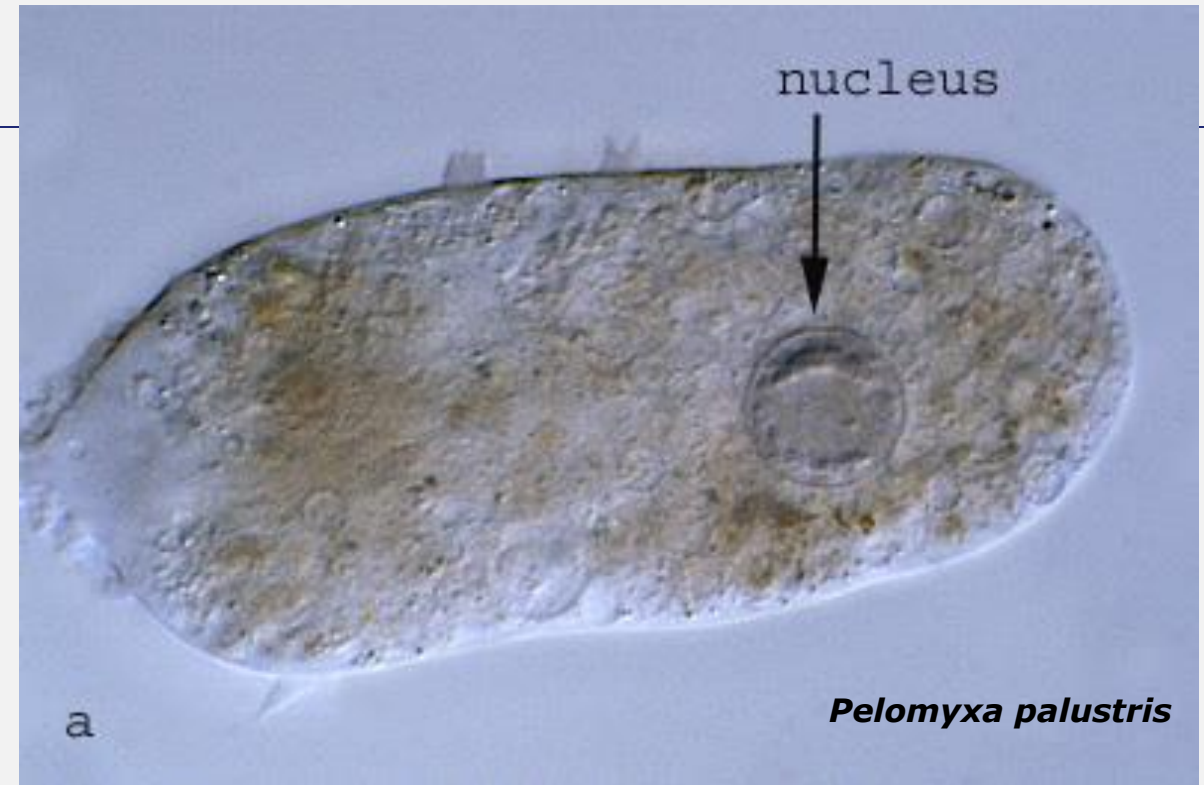
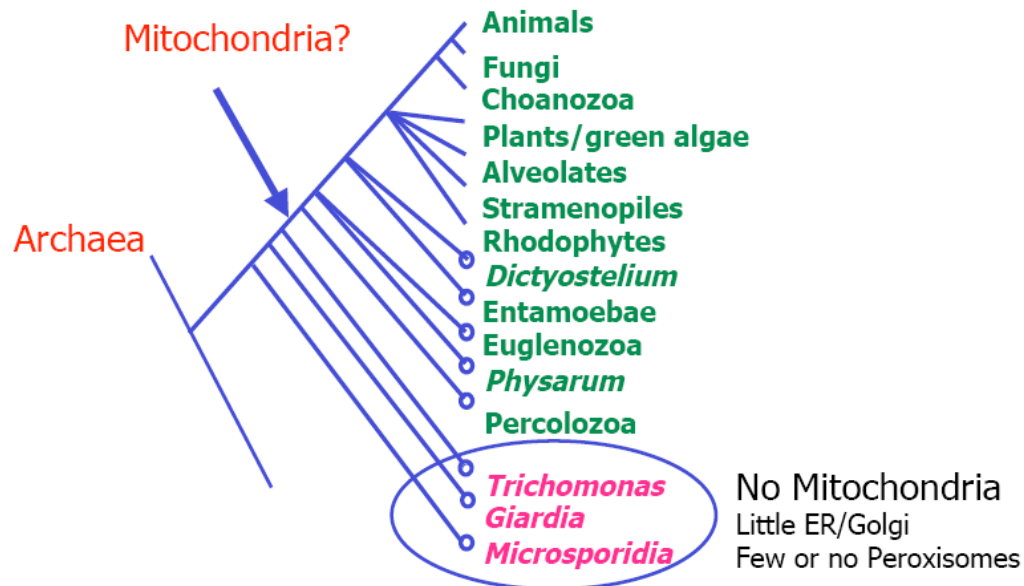
$CO_2 + H_2O + \text{energia} + \text{ATP}$  in presenza di  $O_2$

Glicolisi anaerobia, in anaerobiosi (citoplasma delle cellule attuali) **2 ATP**  
Ciclo di Krebs, in aerobiosi (mitocondri) **30 ATP**



L'ameba *Pelomyxa palustris* manca di mitocondri ma è dotata di metabolismo aerobio tenendo batteri aerobi in simbiosi permanente nel citoplasma ossidativo

### ORIGINE ENDOSIMBIONTICA DEI MITOCONDRI Ipotesi degli Archeozoa basata su 18S rRNA

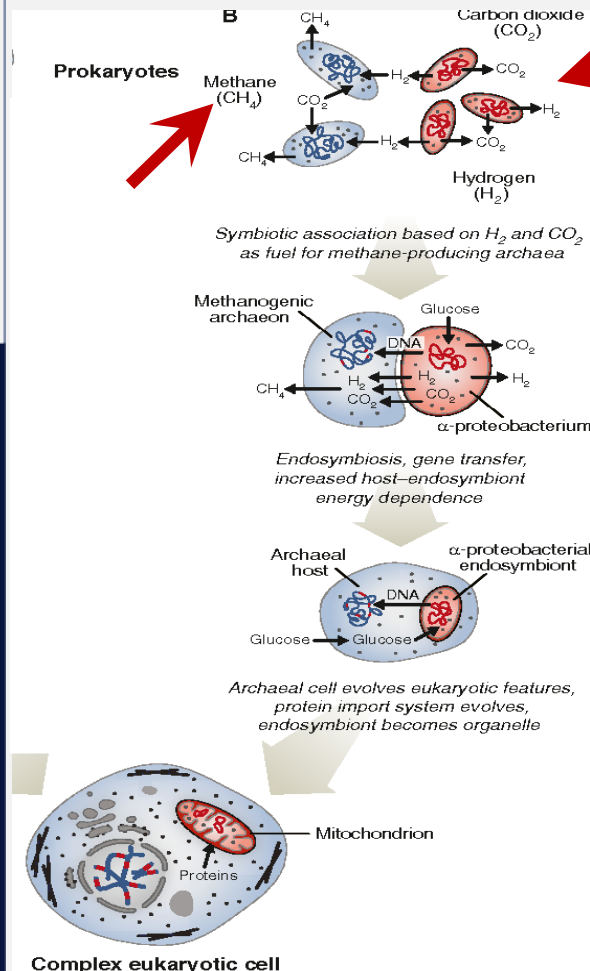


*Pelomyxa palustris*

**Diplomonadi e Microsporidi** rassomigliano ai 2 stadi proposti nell'evoluzione degli eucarioti

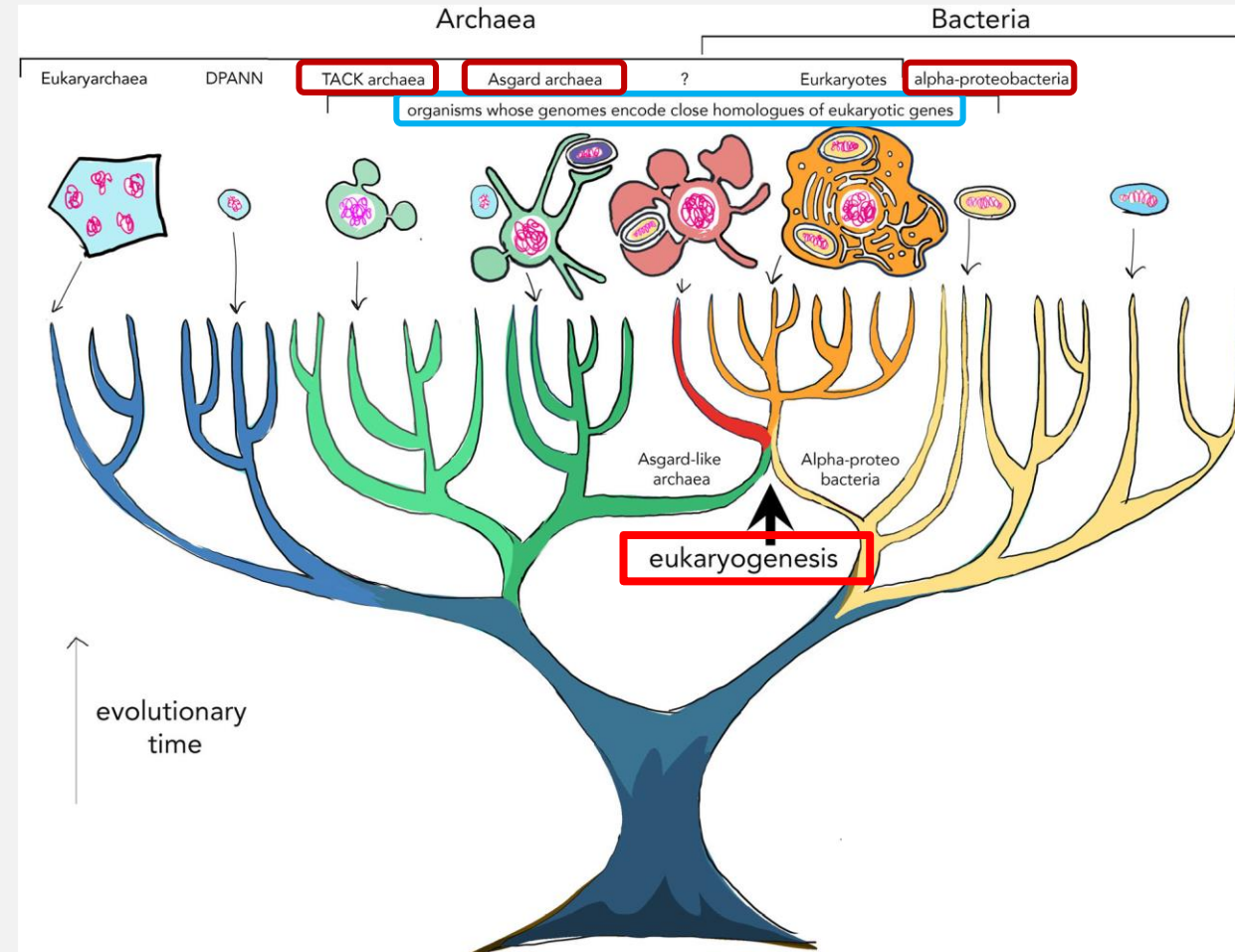
Analisi filogenetiche del genoma eucariotico hanno stabilito invece che il primo eucariote si è probabilmente originato dall'unione di procarioti appartenenti a due diversi gruppi divergenti

Gli Alpha-proteobatteri assomigliano ai mitocondri in molti aspetti della loro struttura e biochimica. Si pensa perciò che il progenitore del mitocondrio sia stato un batterio appartenente a questo gruppo, lasciando agli Archea la formazione degli altri componenti della cellula eucariotica.

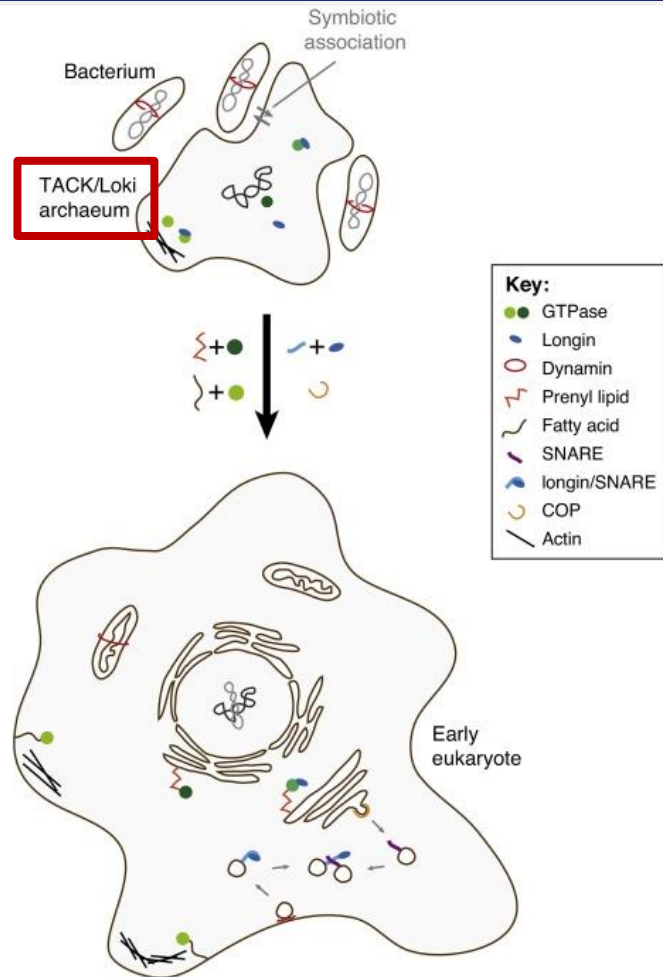


**Un membro di un sottogruppo degli Archaea rappresenterebbe perciò la cellula anaerobia.**

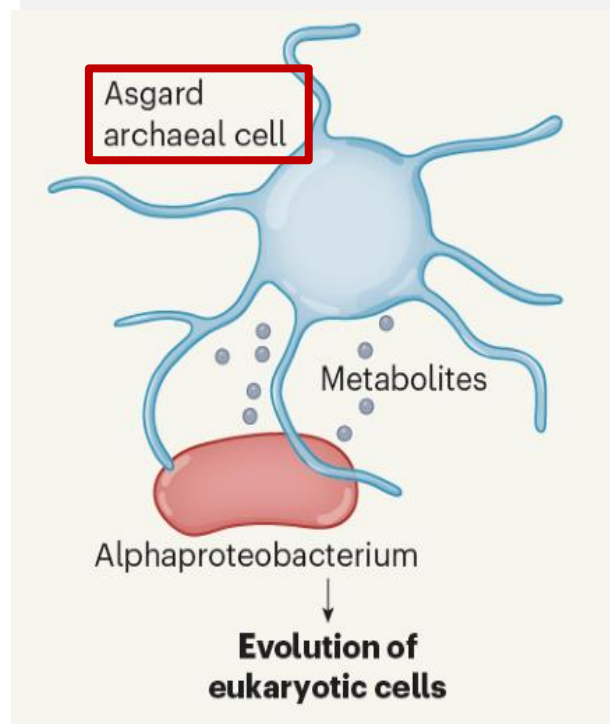
Al momento i candidati migliori sembrerebbero appartenere al subphylum detto TACK archaea o a quello degli Asgard.



Tra gli Archea, i gruppi candidati ad essere più simili al progenitore che ha dato origine alla cellula eucariotica appartengono al phylum dei Lokiarchaeota e il dibattito scientifico si divide tra:



Trends in Cell Biology



Entrambi presentano caratteristiche metaboliche e strutturali che hanno grande somiglianza con quelli delle cellule eucariotiche, in particolare:

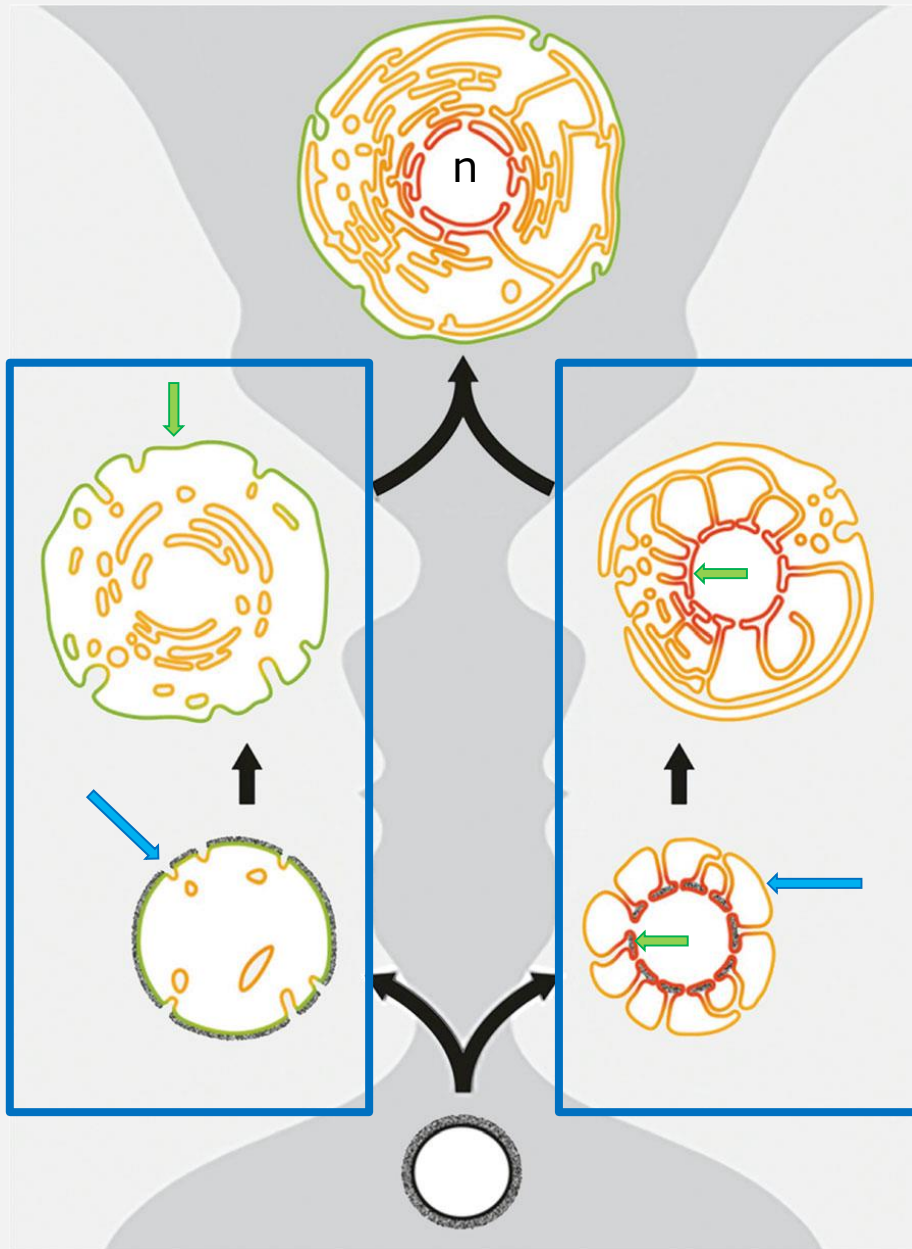
- omologhi di proteine che fanno parte delle vie di traffico di vescicole negli eucarioti,
- omologhi di actina e di alcune sue proteine regolatrici,
- alcuni meccanismi di progressione del ciclo cellulare.

Essi presentano altre diverse proteine omologhe a quelle eucariotiche chiamate: Eukaryotic signature proteins.

L'isolamento nel 2020 di una cellula batterica appartenente all'Asgard subphylum ha dato sostegno ad una delle ipotesi per l'evoluzione del sistema interno di membrane delle cellule eucariotiche.



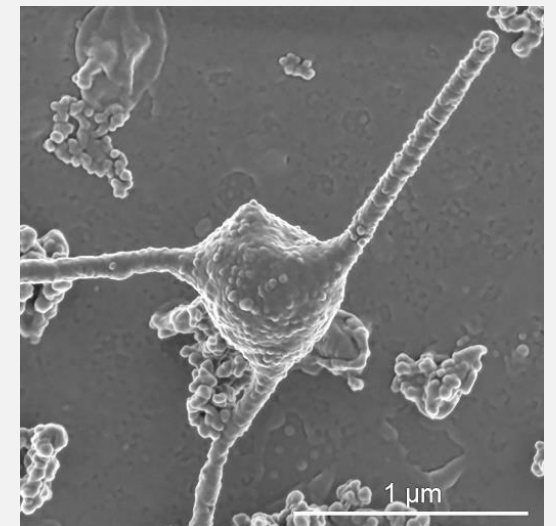
## Two views of the evolution of the eukaryotic cell.



The **outside-in model** (left) posits that the archaeal and eukaryotic cell membranes (both shown in green) are homologous and that this membrane was invaginated to generate internal compartments that eventually fused to yield the endomembrane system and nuclear compartment.

The **inside-out model** (right) suggests that the archaeal plasma membrane is homologous to the inner nuclear membrane (both shown in red) and that this membrane formed outward protrusions that eventually formed the outer nuclear membrane, endomembrane system, and cell membrane (modified from Baum D. American J. Botany 2015, 102: 1–12)

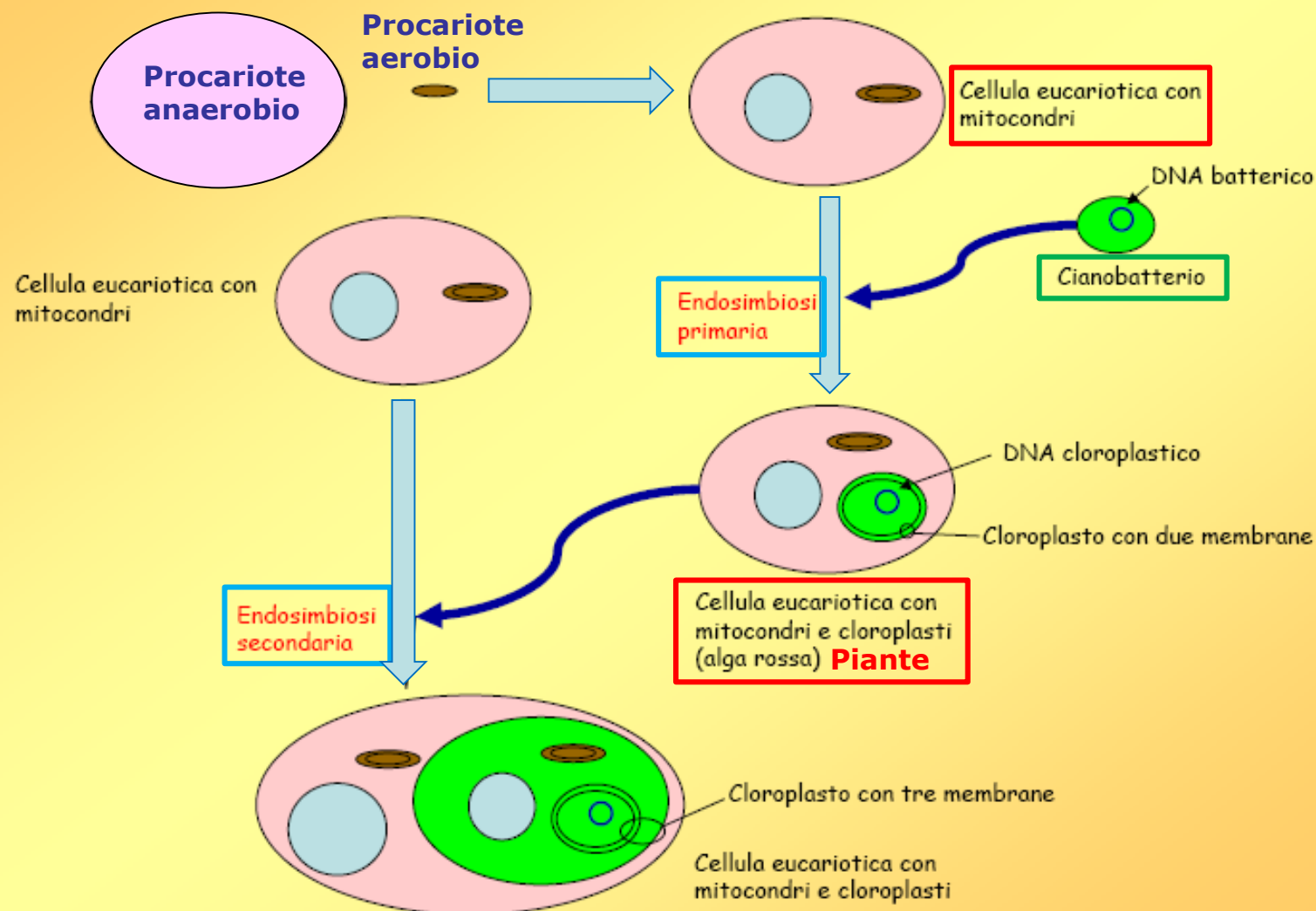
La presenza di propaggini di *Prometheoarchaeum syntrophicum*, si adatta meglio alla seconda ipotesi.



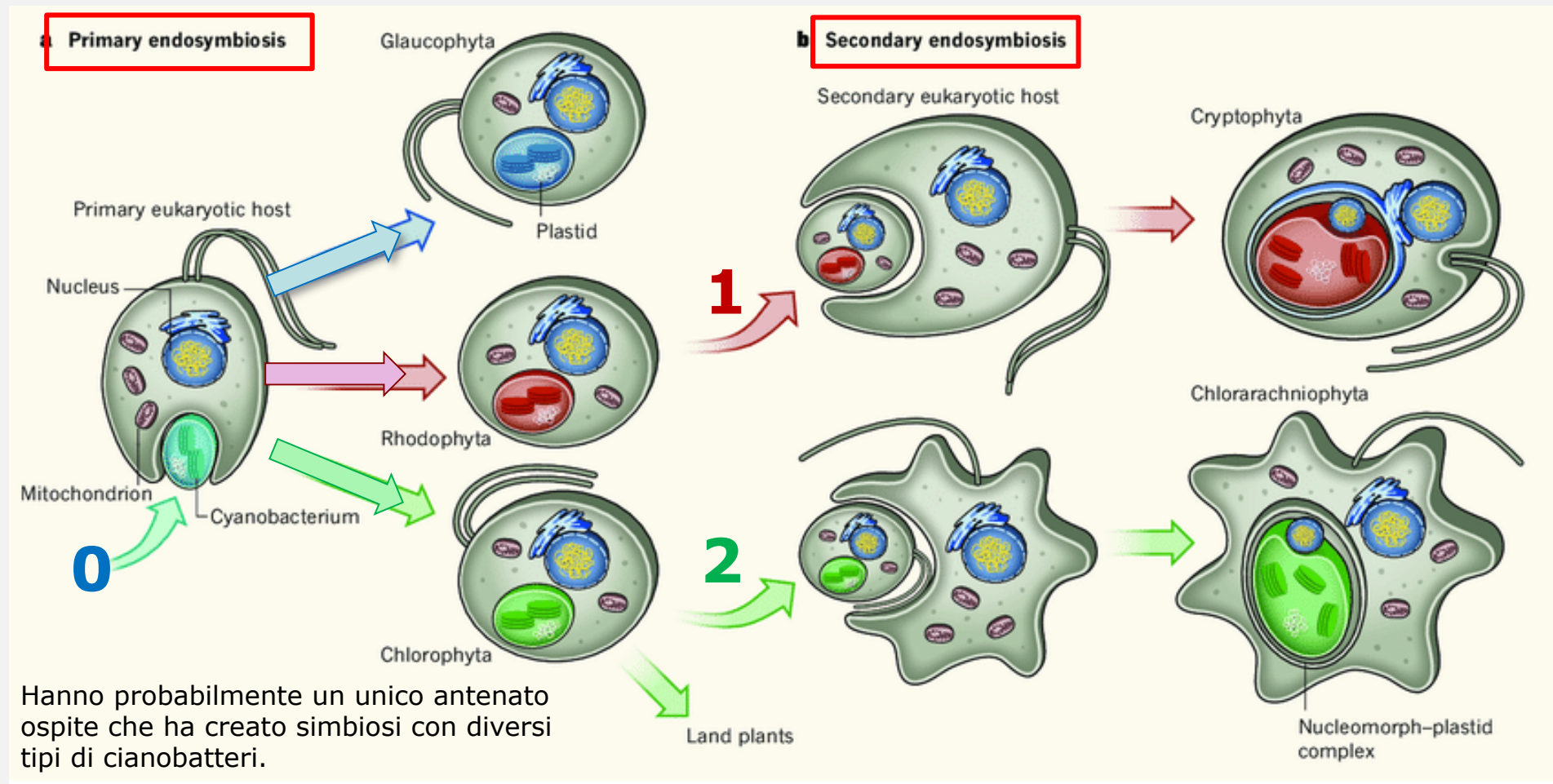


Anche gli eucarioti fotosintetizzanti deriverebbero da un processo di endosimbiosi in cui un eucariote aerobio, in grado di fare respirazione, abbia inglobato un cianobatterio, capace di fare fotosintesi ossigenica.

## Origine degli eucarioti: la teoria endosimbiontica



This generated three lineages of alga (glaucophyta, rhodophyta and chlorophyta) that contain a photosynthetic organelle (plastid), which is the remnant of the cyanobacterium, and mitochondria, which are organelles derived from the integration of other prokaryotes early in eukaryotic evolution.



In two independent evolutionary events, other non-photosynthetic eukaryotic hosts then engulfed cells from both the rhodophyta (red algae) and chlorophyta (green algae) lineages. This secondary wave of endosymbiosis led to further algal groups.

These unicellular organisms contain not only plastids and mitochondria, but also an organelle called the nucleomorph (Nm), which is the relict of the nucleus of the engulfed algae.

