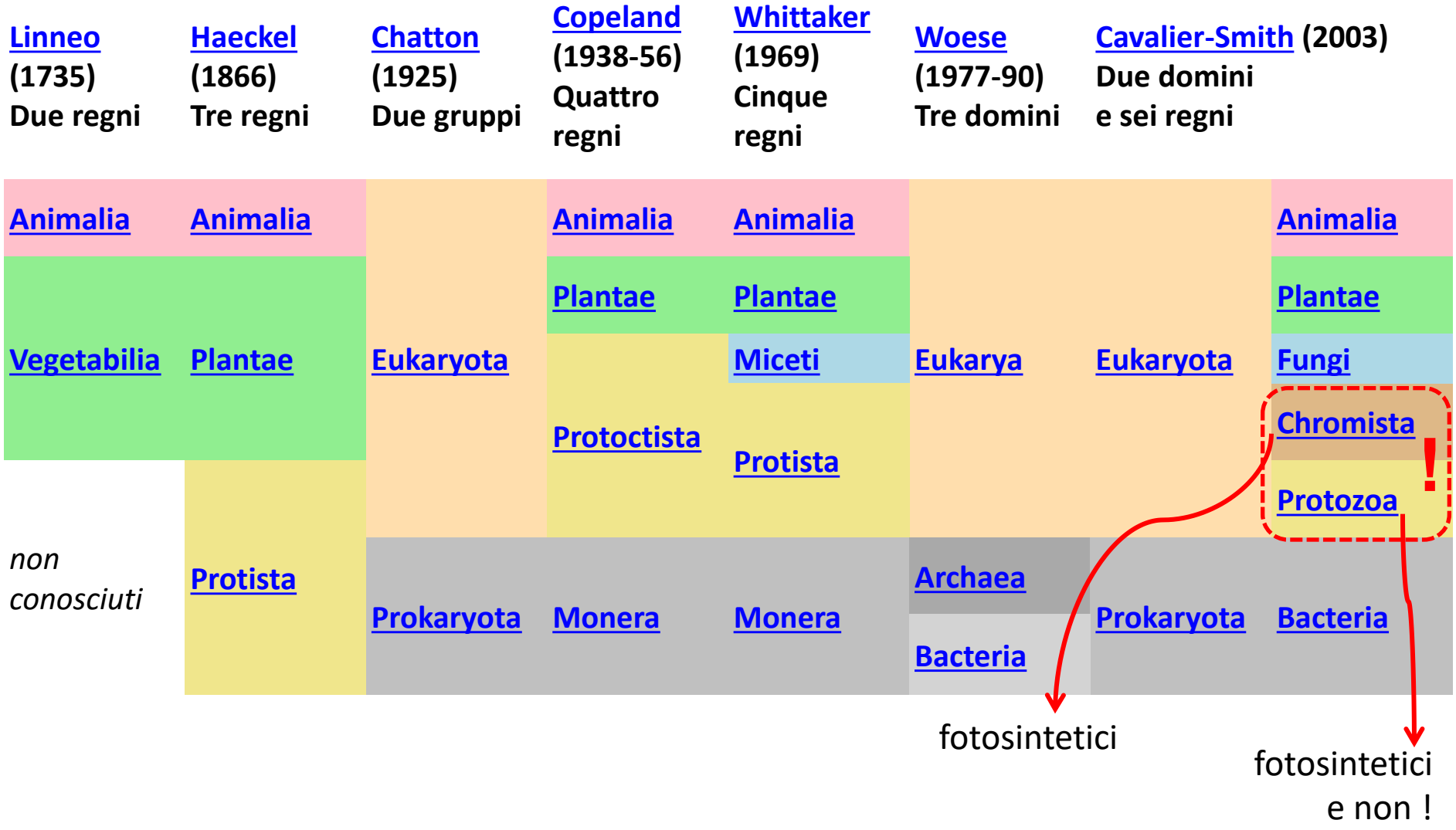
Origine della terra e pricipali eventi nella storia della vita

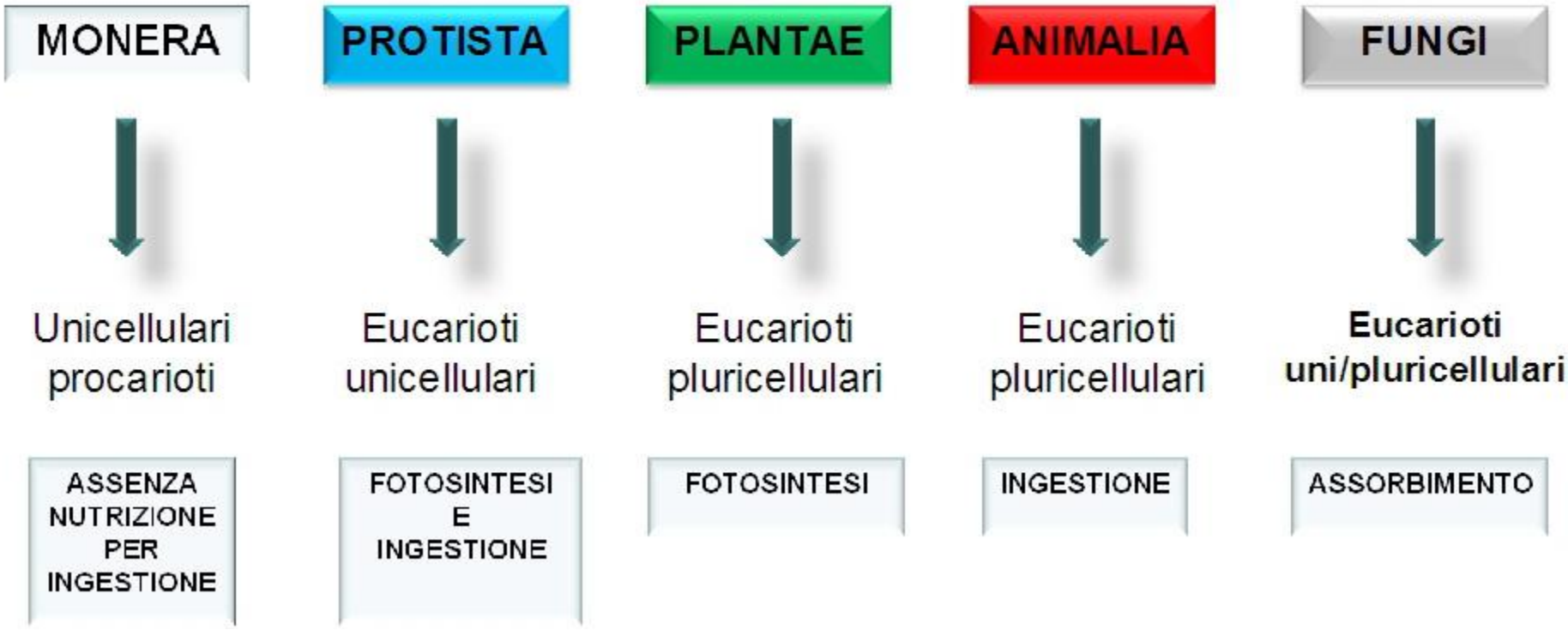
Era	Periodo	Milioni di anni	Principali eventi nella storia della vita sulla terra
Quaternario		0,01-1,8	Ere glaciali. Comparsa dell'uomo.
Cenozoico	Neogene	1,8-5	Comparsa e diffusione degli antropomorfi antenati dell'uomo.
		5-24	Radiazione evolutiva delle angiosperme e dei mammiferi.
	Paleogene	24-55	Predominio evidente delle angiosperme. Origine della maggior parte dei mammiferi attuali.
		55-66	Principali radiazioni evolutive di mammiferi, uccelli e insetti impollinatori.
Mesozoico	Cretaceo	66-140	Diffusione delle angiosperme. Estinzione di molti gruppi di organismi (tra cui i dinosauri).
	Giurassico	140-210	Le gimnosperme sono ancora le piante dominanti; probabile comparsa delle piante a fiore (angiosperme). Abbondanti i dinosauri.
	Triassico	210-250	Le piante a seme nudo (gimnosperme) dominano i paesaggi.
Paleozoico	Permiano	250-290	Origine della maggior parte degli attuali ordini di insetti. Estinzione di molti organismi terrestri e marini.
	Carbonifero	290-360	Le piante vascolari senza seme (pteridofite) costruiscono estese foreste. Origine delle prime piante a seme. Dominano gli anfibi e si originano i rettili.
	Devoniano	360-410	Affermazione delle piante vascolari più semplici. Comparsa dei primi insetti.
	Siluriano	410-440	Diversificazione delle prime piante vascolari senza seme.
	Ordoviciano	440-510	Abbondanti le alghe marine. Le terre emerse vengono colonizzate dalle piante (briofite), dai funghi simbiontici e dagli artropodi.
	Cambriano	510-540	Radiazione evolutiva della maggior parte dei phyla moderni di animali.
		540-590	Presenza di diverse alghe ed invertebrati.
Pre-Paleozoico		1400	Origine degli eucarioti pluricellulari.
		2200	Fossili eucarioti più antichi.
		2500	L'ossigeno prodotto dai cianobatteri inizia ad accumularsi nell'atmosfera.
		3500	Primi fossili noti di procarioti.
		3800	Prime tracce di vita sulla terra.
		4500	Probabile origine della terra.

FIGURA 3
Principali eventi nella storia della vita sulla Terra lungo la scala del tempo geologico.

Progressione schematica della classificazione di **Domini** e **Regni**



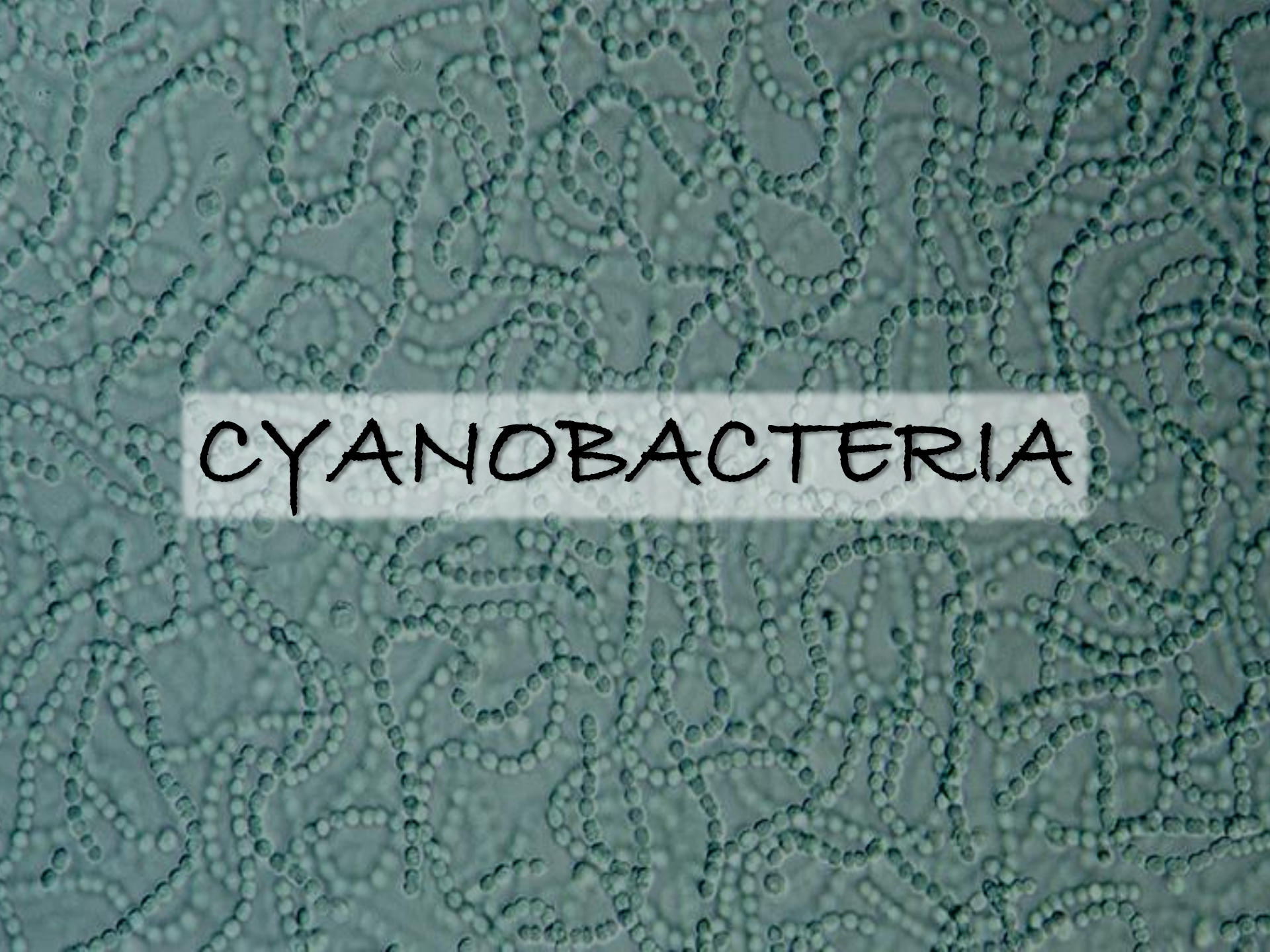
Originaria classificazione degli organismi viventi in 5 **Regni**



PROTISTA (= protozoa vs metazoa!)

- **Gruppo ETEROGENEO, POLIFILETICO** (inclusi *al limite* di altri regni i.e. Plantae, Animali, Fungi)
- **EUCARIOTI** (nucleo, membrane cellulare, endomembrane, organuli cellulari)
- **MONOCELLULARI**, però alcuni sono coloniali, altri pluricellulari
- Vivono in acqua, in ambienti umidi, alcuni sono parassiti di piante ed animali
- Mitocondria per la respirazione / cloroplasti per fotosintesi
- Movimento grazie a flagelli
- Non hanno un'organizzazione a tessuto
- DNA a doppio filamento
- **Riproduzione sessuata ed asessuata**, cicli riproduttivi complessi
- Possono formare **cisti** latenti
- **Patogeni** di piante ed animali (e.g. *Plasmodium falciparum*, *Giardia* spp.
- Sono i maggiori componenti del plancton




CYANOBACTERIA

Origine della terra e pricipali eventi nella storia della vita

Era	Periodo	Milioni di anni	Principali eventi nella storia della vita sulla terra
Quaternario		0,01-1,8	Ere glaciali. Comparsa dell'uomo.
Cenozoico	Neogene	1,8-5	Comparsa e diffusione degli antropomorfi antenati dell'uomo.
		5-24	Radiazione evolutiva delle angiosperme e dei mammiferi.
	Paleogene	24-55	Predominio evidente delle angiosperme. Origine della maggior parte dei mammiferi attuali.
		55-66	Principali radiazioni evolutive di mammiferi, uccelli e insetti impollinatori.
Mesozoico	Cretaceo	66-140	Diffusione delle angiosperme. Estinzione di molti gruppi di organismi (tra cui i dinosauri).
	Giurassico	140-210	Le gimnosperme sono ancora le piante dominanti; probabile comparsa delle piante a fiore (angiosperme). Abbondanti i dinosauri.
	Triassico	210-250	Le piante a seme nudo (gimnosperme) dominano i paesaggi.
Paleozoico	Permiano	250-290	Origine della maggior parte degli attuali ordini di insetti. Estinzione di molti organismi terrestri e marini.
	Carbonifero	290-360	Le piante vascolari senza seme (pteridofite) costruiscono estese foreste. Origine delle prime piante a seme. Dominano gli anfibi e si originano i rettili.
	Devoniano	360-410	Affermazione delle piante vascolari più semplici. Comparsa dei primi insetti.
	Siluriano	410-440	Diversificazione delle prime piante vascolari senza seme.
	Ordoviciano	440-510	Abbondanti le alghe marine. Le terre emerse vengono colonizzate dalle piante (briofite), dai funghi simbiontici e dagli artropodi.
	Cambriano	510-540	Radiazione evolutiva della maggior parte dei phyla moderni di animali.
		540-590	Presenza di diverse alghe ed invertebrati.
Pre-Paleozoico		1400	Origine degli eucarioti pluricellulari.
		2200	Fossili eucarioti più antichi.
		2500	L'ossigeno prodotto dai cianobatteri inizia ad accumularsi nell'atmosfera.
		3500	Primi fossili noti di procarioti.
		3800	Prime tracce di vita sulla terra.
		4500	Probabile origine della terra.

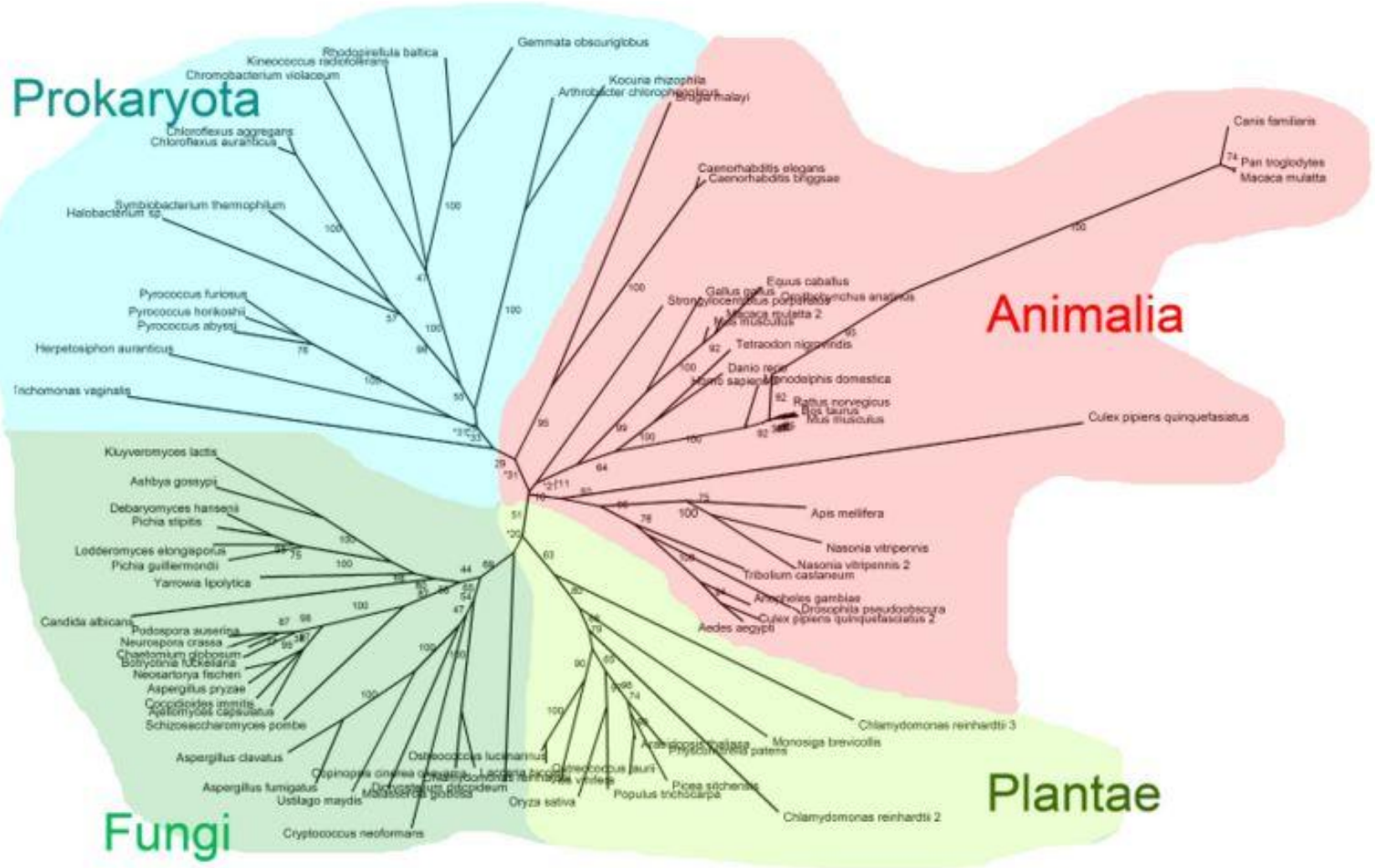
FIGURA 3
Principali eventi nella storia della vita sulla Terra lungo la scala del tempo geologico.

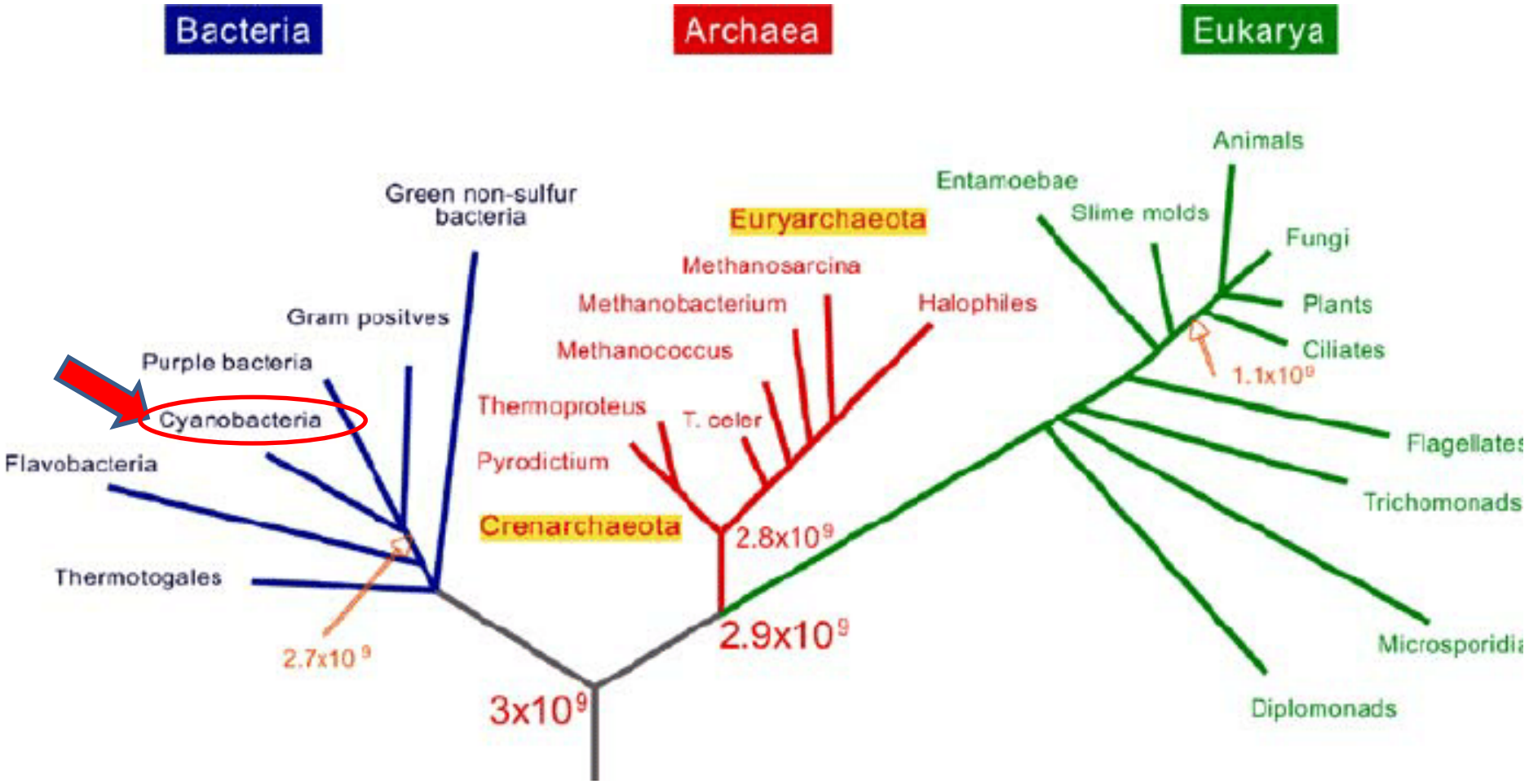
Precambriano: periodo storico dominato dai cianobatteri.

Fossili di origine cianobatterica: **le stromatoliti** sono strutture stratificate formate in acque poco profonde dall'intrappolamento, legame e cementazione di granuli sedimentari in biofilm (in particolare tappetini microbici), attraverso l'azione di alcune forme di vita, **in particolare i cianobatteri**. Esibiscono una varietà di forme e strutture, o morfologie, inclusi conici, stratiformi, colonnari e ramificati. Le stromatoliti sono ampiamente presenti nella documentazione fossile del Precambriano, ma oggi sono rare

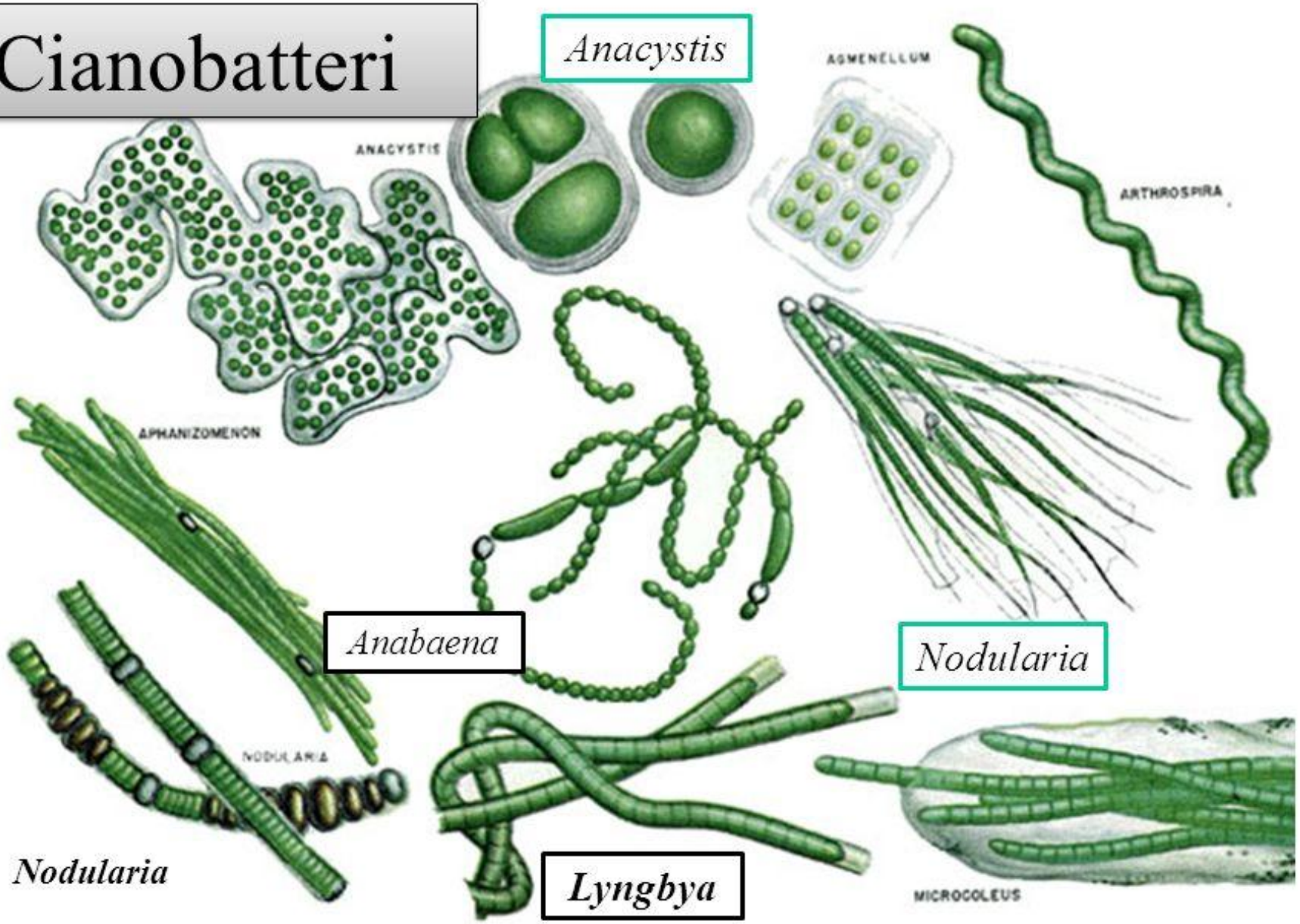


… 5 REGNI!!!!

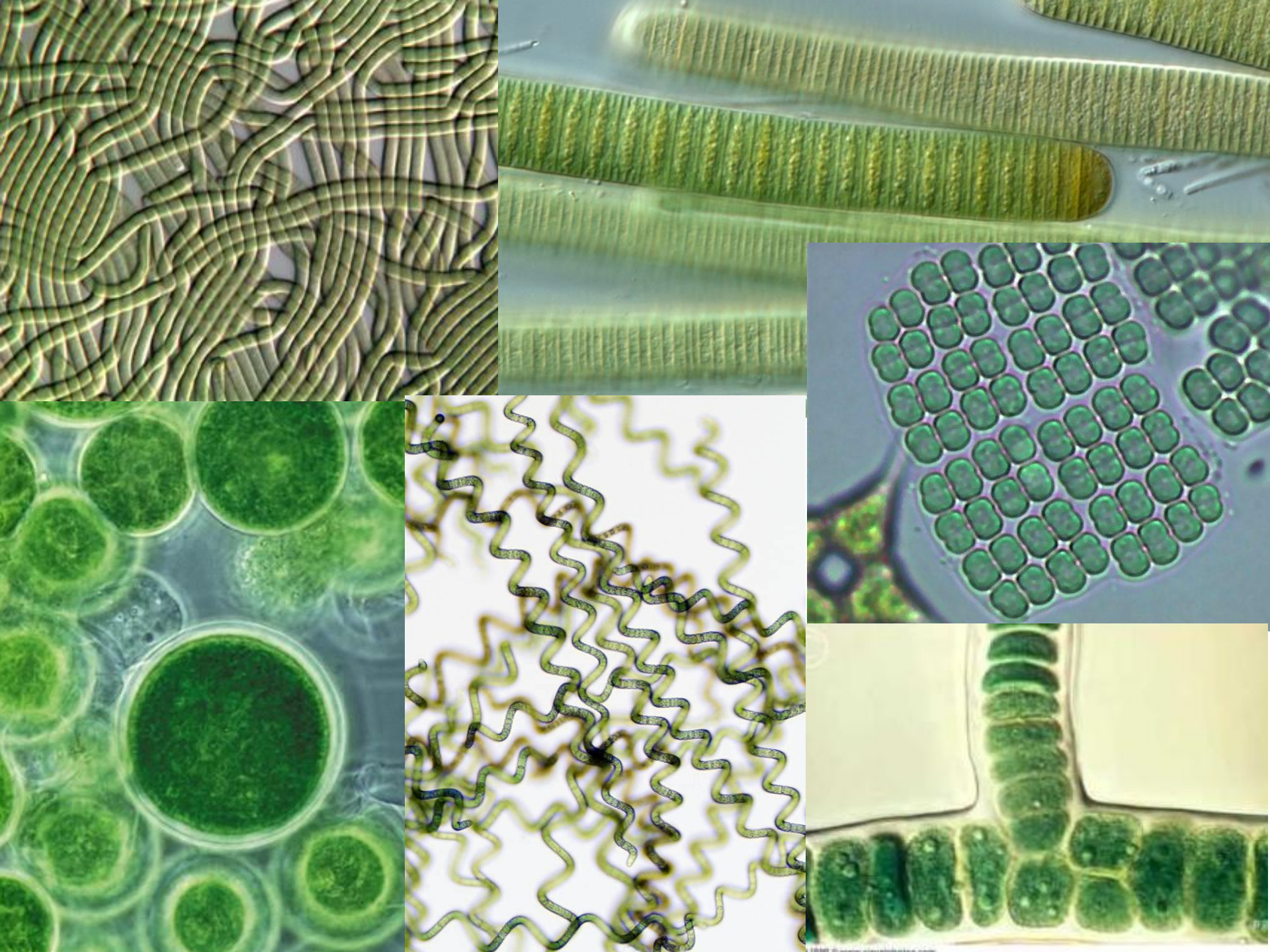

Prokaryota
Animalia
Fungi
Plantae
Gemmata obscuriglobus
Rhodospirillula baltica
Kineococcus radiotolerans
Chromobacterium violaceum
Kocuria rhizophila
Arthrobacter chlorophenolicus
Brugia malayi
Chloroflexus aggregans
Chloroflexus aurantiacus
Caenorhabditis elegans
Caenorhabditis briggsae
Canis familiaris
Pan troglodytes
Macaca mulatta
Symbiobacterium thermophilum
Halobacterium sp.
Equus caballus
Gallus gallus
Ornithorhynchus anatinus
Strongylocentrotus purpuratus
Macaca mulatta 2
Mus musculus
Pyrococcus furiosus
Pyrococcus horikoshii
Pyrococcus abyssi
Tetraodon nigroviridis
Herpetosiphon aurantiacus
Danio rerio
Homo sapiens
Monodelphis domestica
Rattus norvegicus
Bos taurus
Mus musculus
Trichomonas vaginalis
Culex pipiens quinquefasiatus
Kluyveromyces lactis
Ashbya gossypii
Debaryomyces hansenii
Pichia stipitis
Apis mellifera
Lodderomyces elongisporus
Pichia guillermondii
Nasonia vitripennis
Nasonia vitripennis 2
Yarrowia lipolytica
Tribolium castaneum
Anopheles gambiae
Drosophila pseudoobscura
Candida albicans
Culex pipiens quinquefasciatus 2
Podospora anserina
Aedes aegypti
Neurospora crassa
Chaetomium globosum
Botryotinia fuckeliana
Neosartorya fischeri
Aspergillus oryzae
Coccidioides immitis
Chlamydomonas reinhardtii 3
Ajellomyces capsulatus
Schizosaccharomyces pombe
Monosiga brevicollis
Aspergillus clavatus
Ostreococcus lucimarinus
Physcomitrella patens
Coprinopsis cinerea okayama7
Laccaria bicolor
Ostreococcus tauri
Aspergillus fumigatus
Dictyostelium discoideum
Picea sitchensis
Ustilago maydis
Oryza sativa
Populus trichocarpa
Chlamydomonas reinhardtii 2
Cryptococcus neoformans


Bacteria
Archaea
Eukarya
Green non-sulfur bacteria
Gram positves
Purple bacteria
Cyanobacteria
Flavobacteria
Thermotogales
2.7x10 9
Euryarchaeota
Methanosarcina
Methanobacterium
Methanococcus
Halophiles
Thermoproteus
T. celer
Pyrodictium
Crenarchaeota
2.8x10 9
2.9x10 9
3x10 9
Animals
Entamoebae
Slime molds
Fungi
Plants
Ciliates
1.1x10 9
Flagellates
Trichomonads
Microsporidia
Diplomonads

Cianobatteri



- **Fotosintesi ossigenica**
- **Riduzione dell'azoto ($N_2 \rightarrow NH_3$)**



- Organismi unicellulari procarioti
- Non contengono organelli cellulari.
- Non ci sono specie flagellate.
- Solitari o riuniti in colonie di varia forma.
- **Tricòma:** forma coloniale filamentosa più caratteristica
- Comprendono c. 150 generi con oltre 2000 specie, distribuite su tutto il globo in habitats diversi:

AMBIENTI:

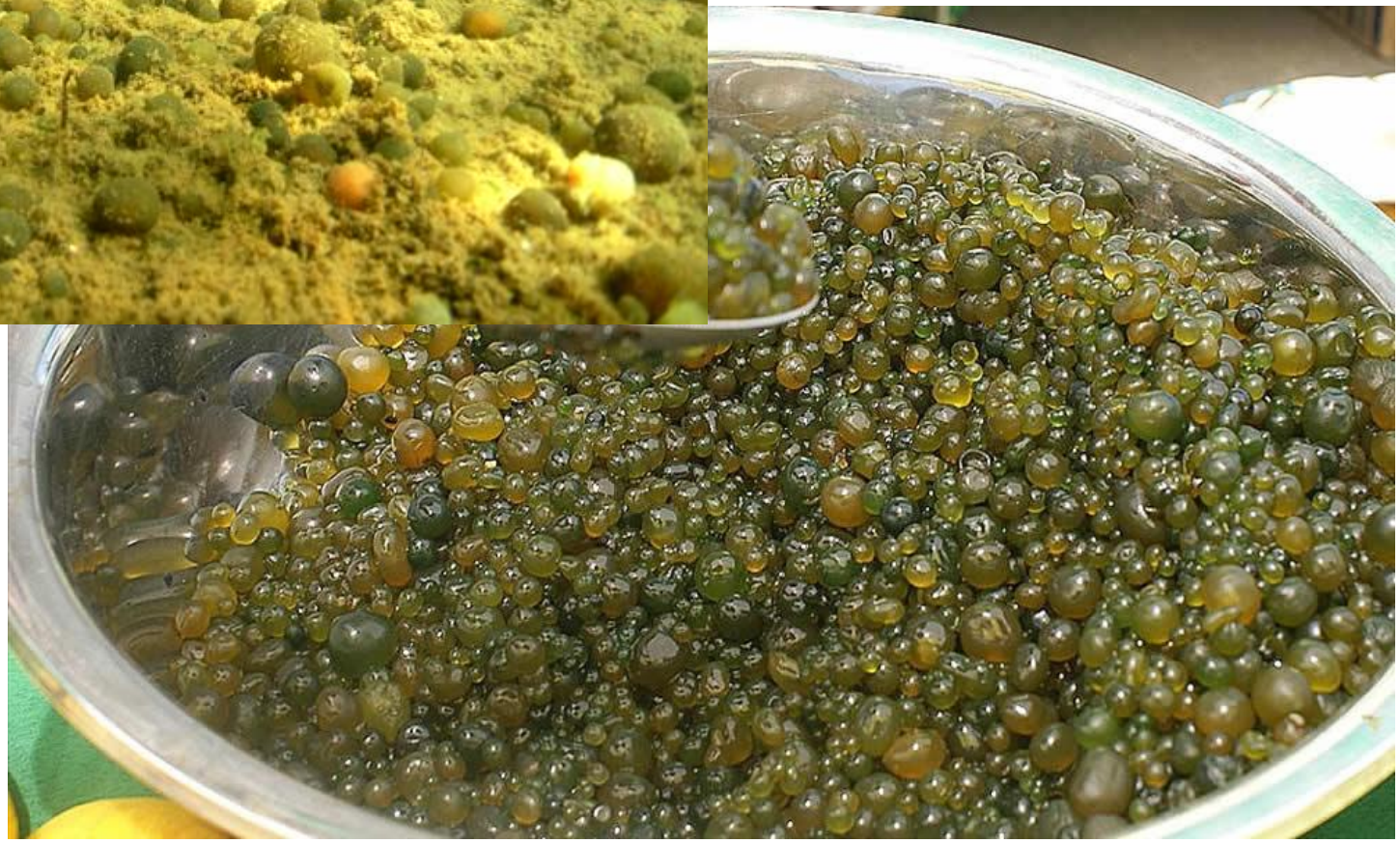
MARE (specie planctoniche & bentoniche)
ACQUE DOLCI (c.s.)
SUOLO (nei primi strati del terreno, sino a qualche centimetro di profondità)
ROCCE (specie endolitiche)
SORGENTI TERMALI (le acque termali più ricche di ciano-batteri sono quelle alcaline, pH = 9)



CUSHURO

murmunta, llullucha, llayta

Nostoc sphaericum spp.

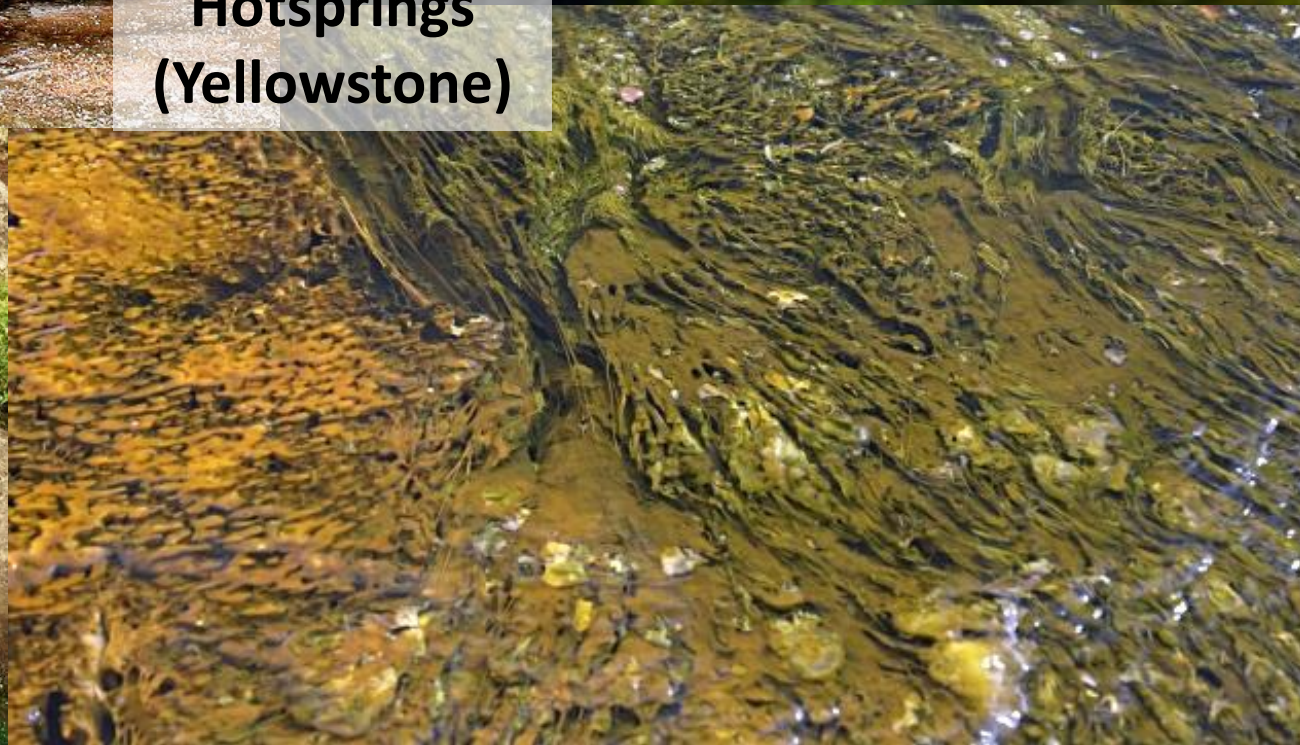






Hotsprings (Yellowstone)

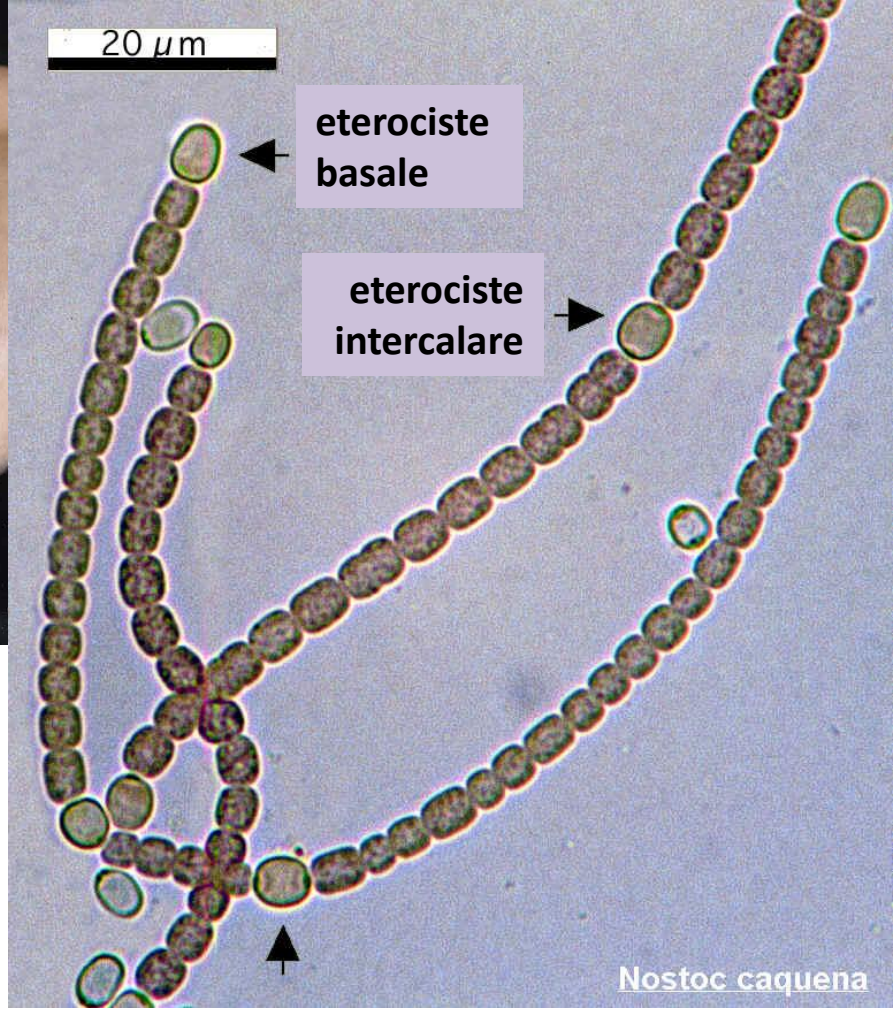




Nostoc sp.

free living &
symbiotic

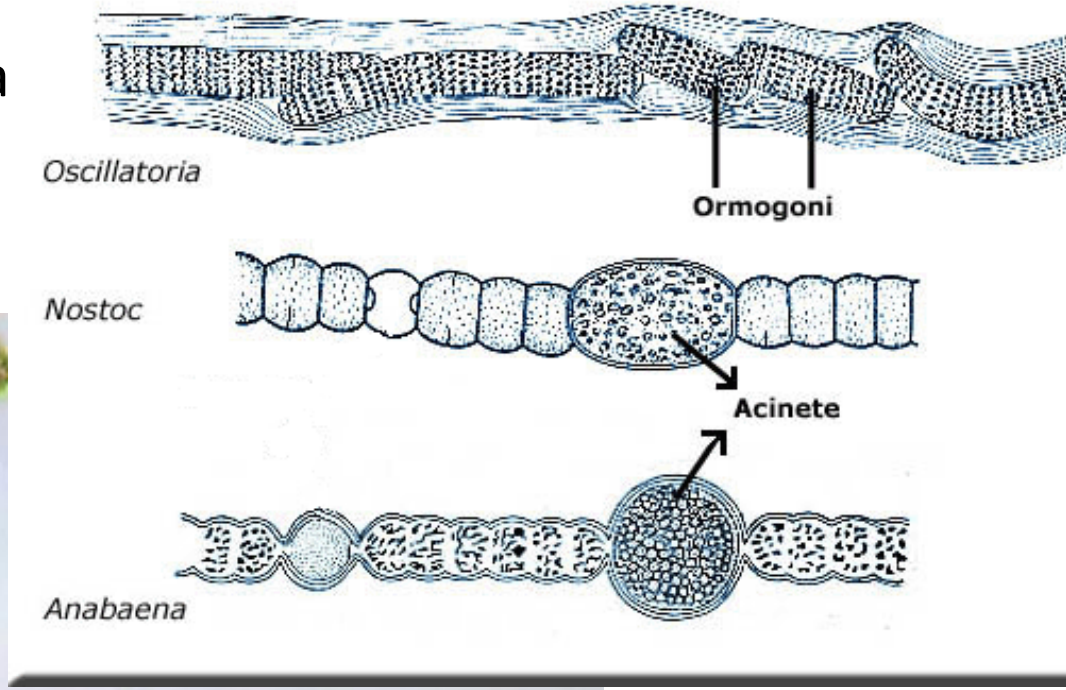


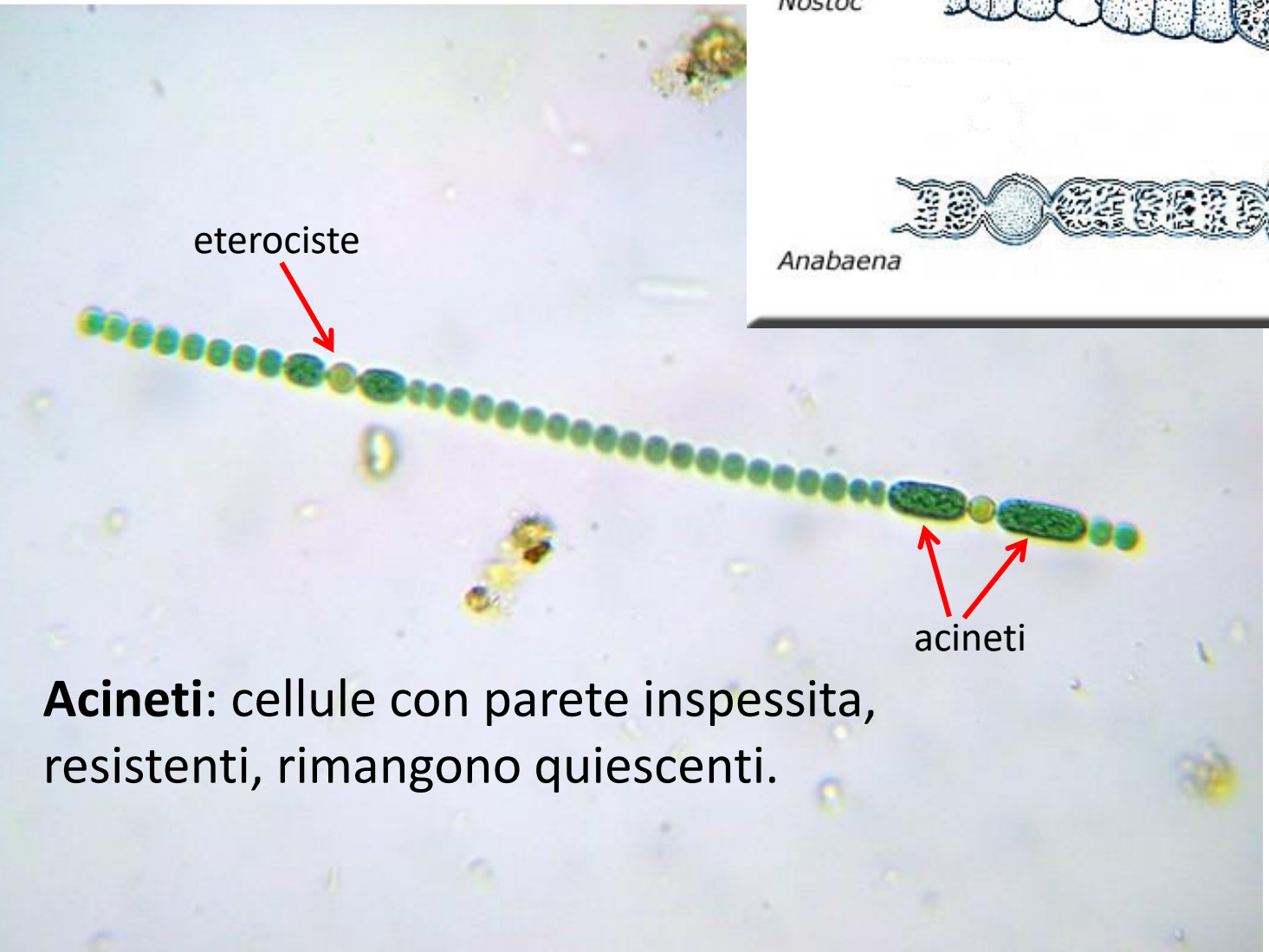




Eterocisti: cellula differenziata che non si divide più, fissazione N con **nitrogenasi (N_2→ NH_4^+→ $-NH_2$**), protoplasto incolore,

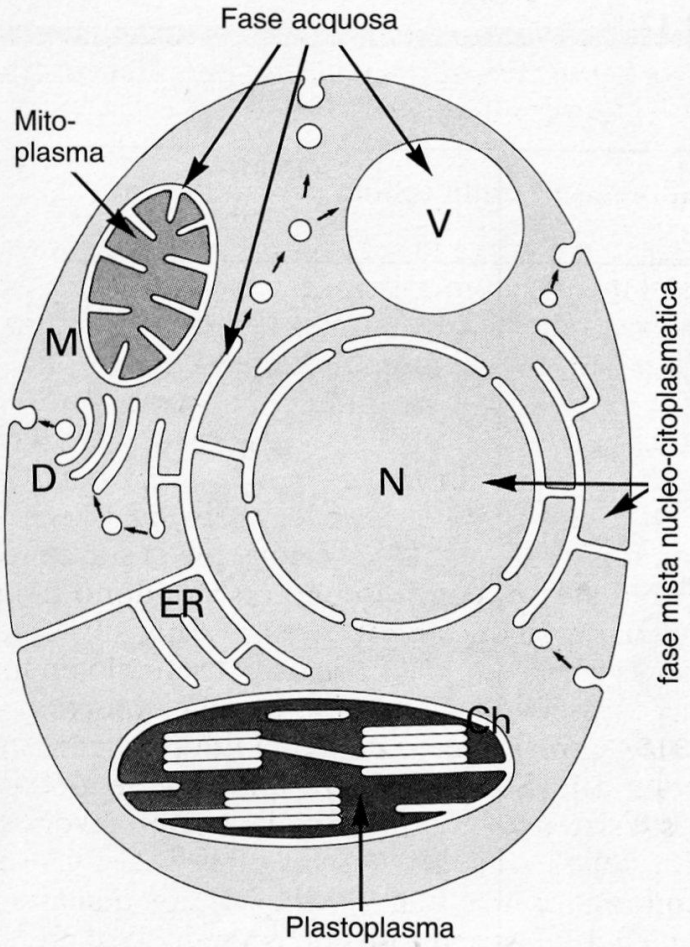
Ormogoni: segmenti di tricoma che si separano dalla colonia madre





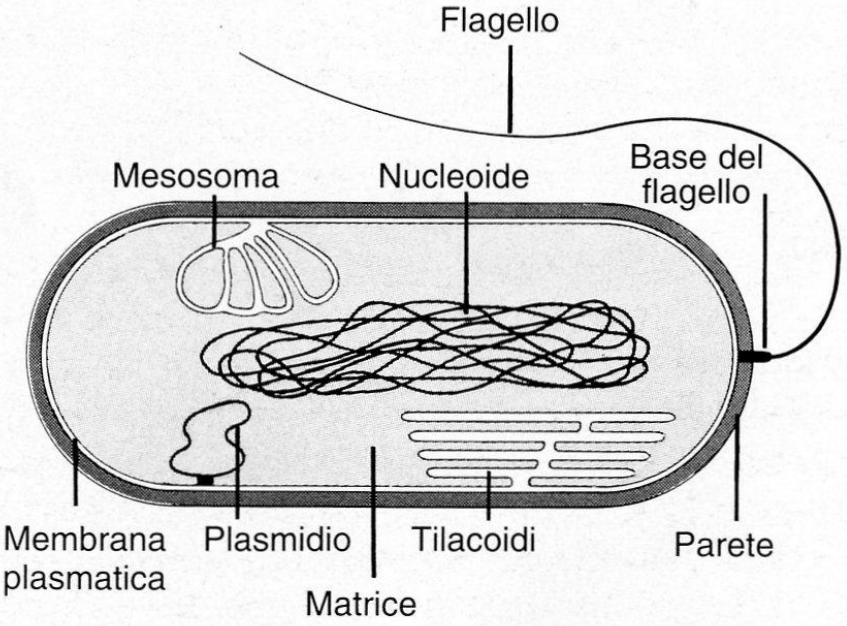
Acineti: cellule con parete inspessita, resistenti, rimangono quiescenti.

Cellula eucariotica



Schema di compartimentazione nella cellula eucariotica secondo E. SCHNEPF con fasi acquose e tre fasi plasmatiche: fase mista nucleo-citoplasmatica, mitoplasma (= «matrice» dei mitocondri) e plastoplasma (= «stroma» dei cloroplasti).
Ch, cloroplasto; D, dittiosoma; ER, reticolo endoplasmatico; M, mitocondrio; N, nucleo; V, vacuolo.

Cellula procariotica



gura 1.5 Schema di una cellula batterica.

ATTENZIONE! I due schemi non sono in scala!

Cianobatteri 3 particolarità :

1

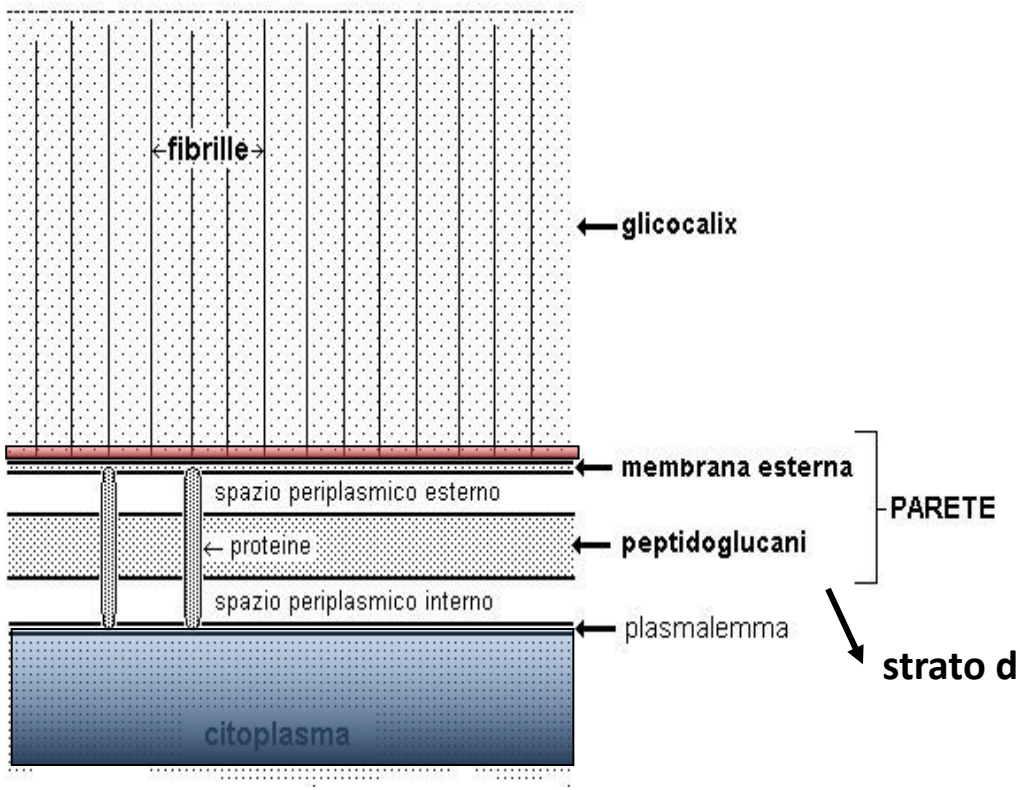
➢**Strutture di protezione esterna**:

-membrana cellulare (plasmalemma)

-parete composita (*sacculum* di peptidoglicani + membrana esterna)

} proteine strutturali & trasporto

-glycocalix: spessa guaina gelatinosa, visibile anche al microscopio



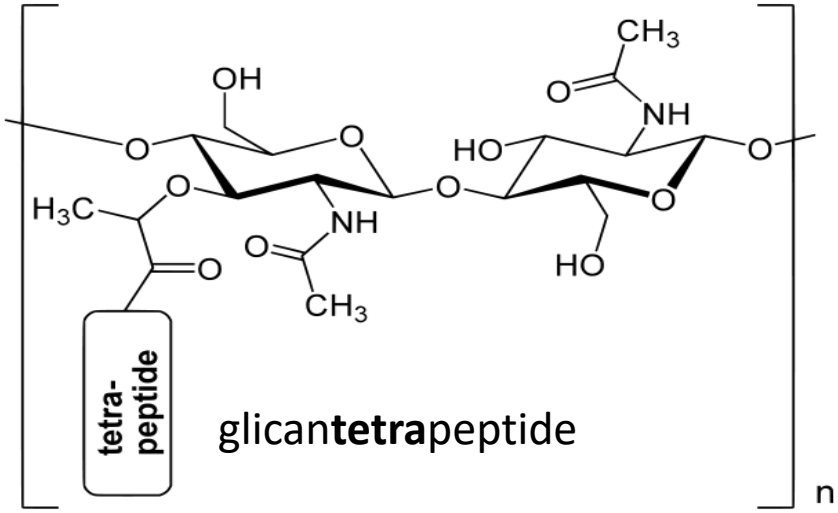
In alcune specie presenti delle strutture proteiche fibrillari che attraversano la parete perpendicolarmente -> **PILI:**

- **lunghi e sottili** (riconoscimento del substrato)
- **Corti e robusti** -> motilità

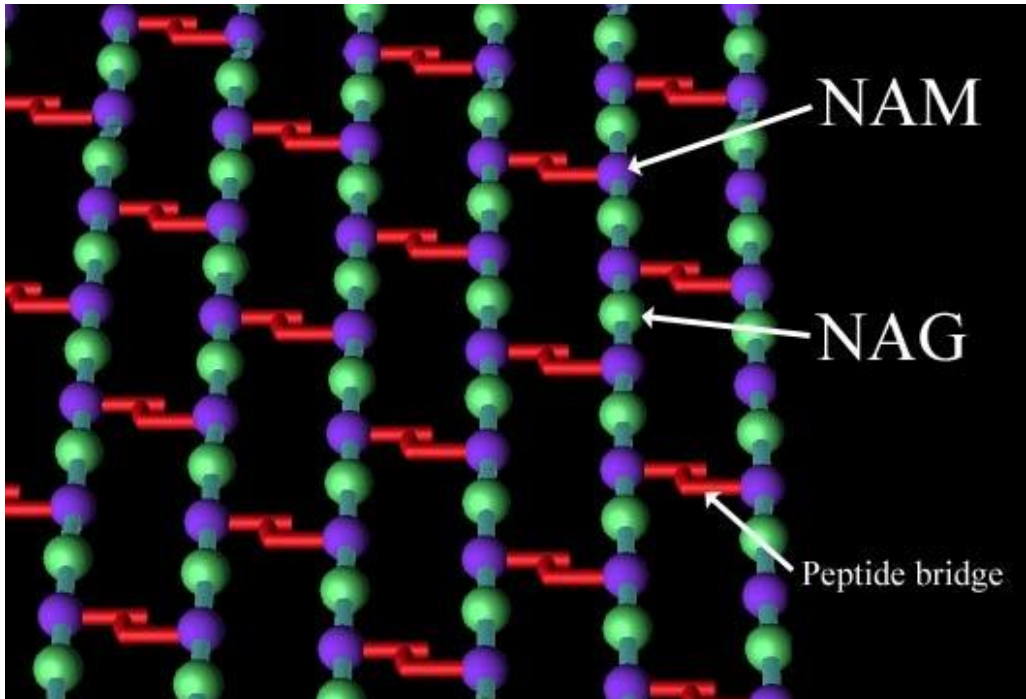
Strato polimerico di **mureina** = **peptidoglicano = glicopeptide:**

- **acido N-acetil-muramico** (NAM) + **N-acetil-glucosammina** (NAG) + **4 aa** (ac. D-glutamico, L-alanina, D-alanina, ac. diaminopimelico, ASSENTI NELLE PROTEINE!!!)
- costituito da una ripetizione di lamine monomolecolari composte di glican-tetrapeptide legate insieme da legami crociati tetrapeptidici tra amminoacidi delle unità adiacenti.

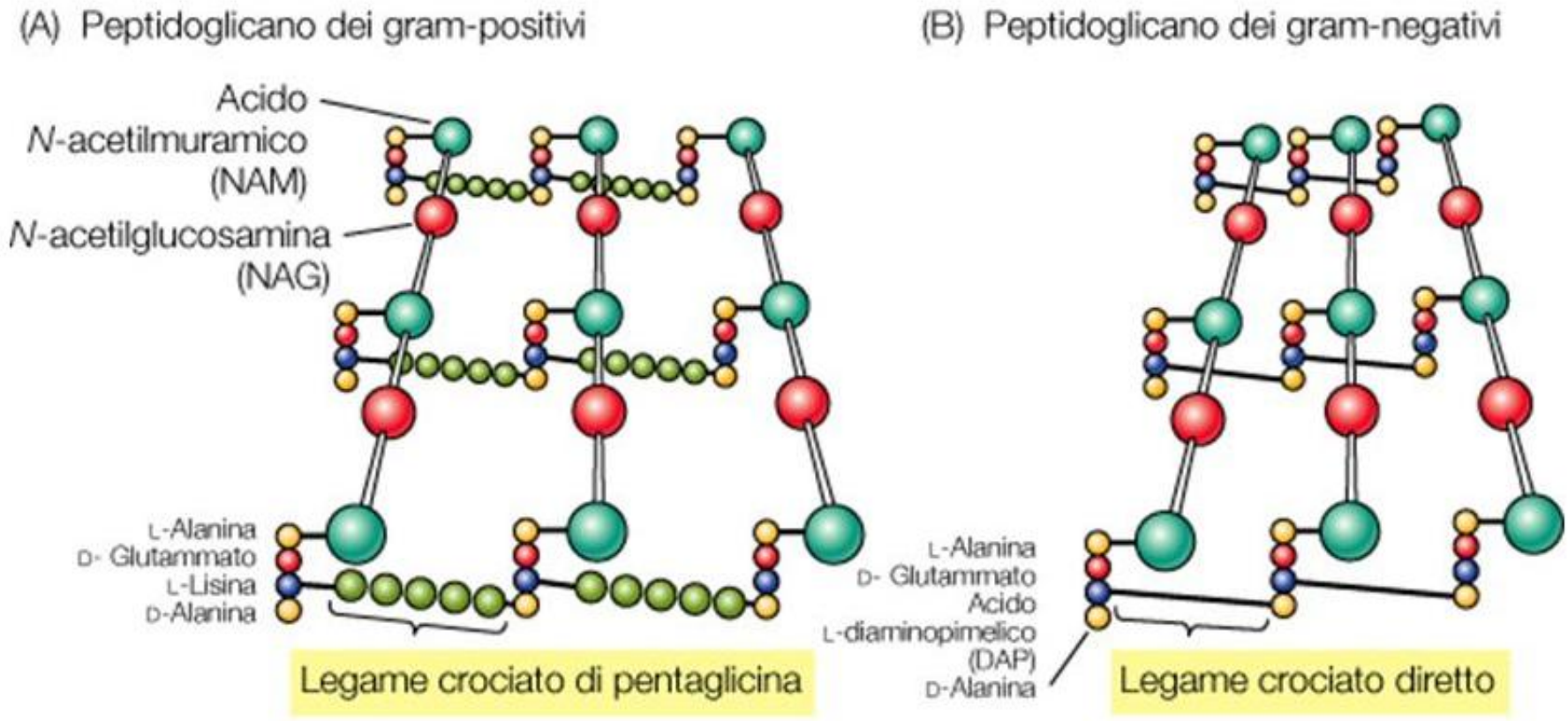
Legame β-(1,4) tra NAM e NAG (come in cellulosa)



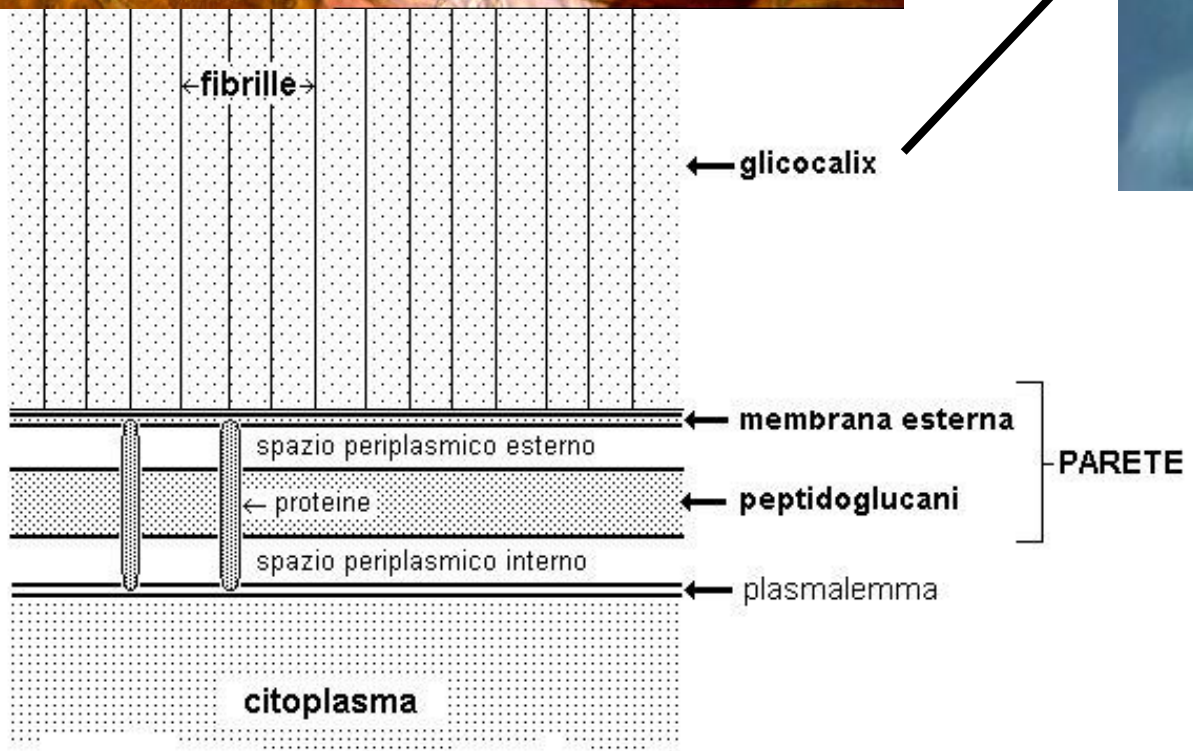
glican**tetra**peptide

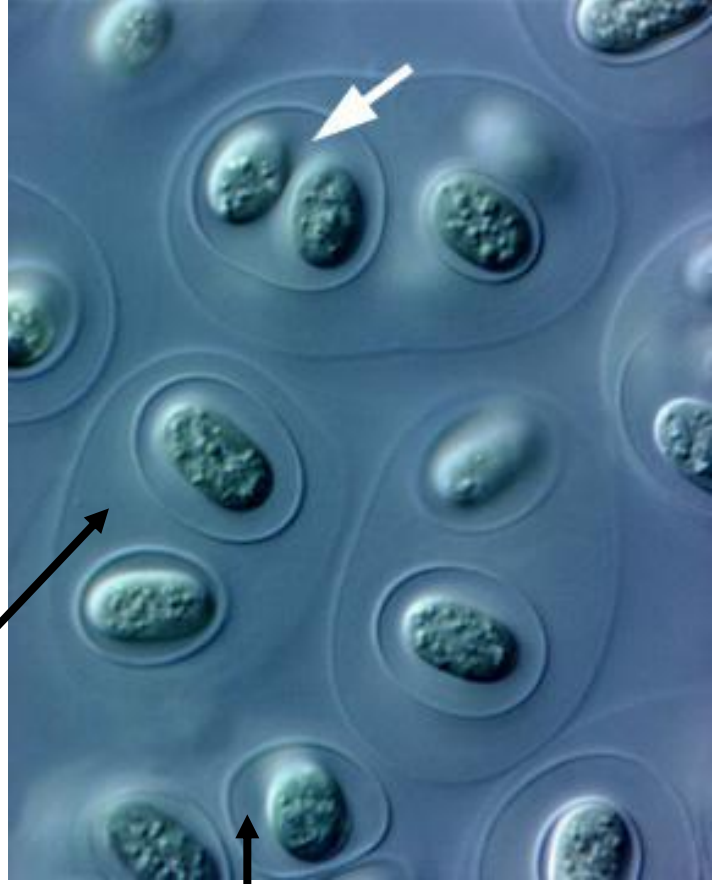


Struttura del peptidoglicano / mureina, polimero formante strati plurimi della parete cellulare degli Eubatteri:
ripetizione di lamine monomolecolari composte di glican-tetrapeptide legate insieme da legami crociati tetrapeptidici tra amminoacidi di unità adiacenti.







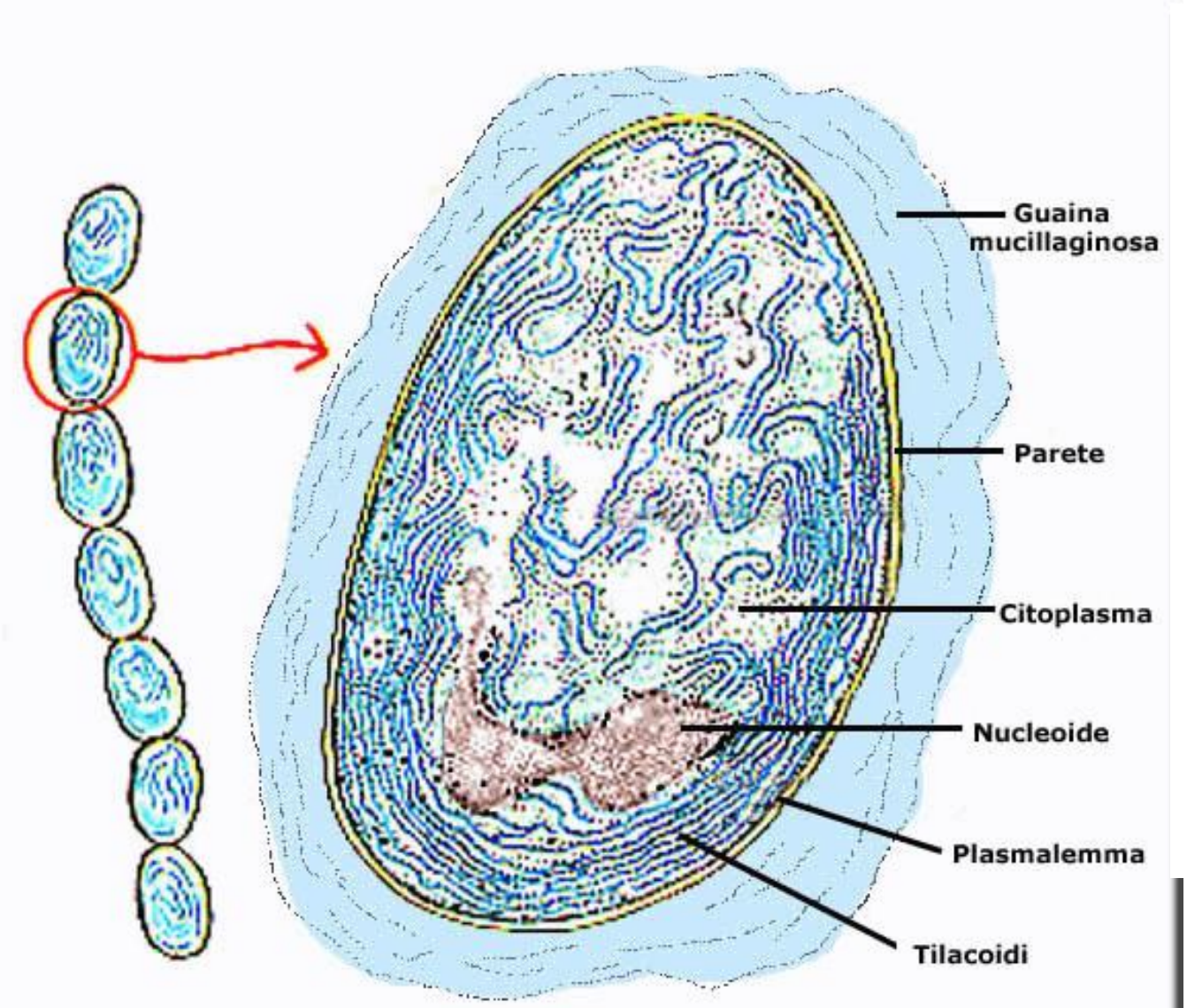


Glicocalice: composto da 40 – 65% di polisaccaridi complessi:

- protezione contro la disidratazione;
- favorisce adesione al substrato
- Protezione contro UV

2

➢Membrane tilacoidali in zona periferica



Struttura di una cellula di cianobatterio

Cromatoplasma: struttura lamellare di tilacoidi singoli concentrici e paralleli senza interconesisoni.

Lamellosomi o mesosomi: protrusioni dei tilacoidi specializzate nella funzione respiratoria.

Il colore delle cellule dei Cianobatteri : blu-verde, rosso, violaceo ←→ proporzioni dei pigmenti fotosintetici ed pigmenti protettivi depositati a livello della guaina gelatinosa esterna.

- **clorofilla a**;
- carotenoidi: **b-carotene**; **xantofille** comuni come la zeaxantina; xantofille particolari quali echinenone, mixoxantina, caloxantina, nostocxantina, oscillaxantina;
- ficobiliproteine: C-ficocianina, allo-ficocianina, C-ficoeritrina.

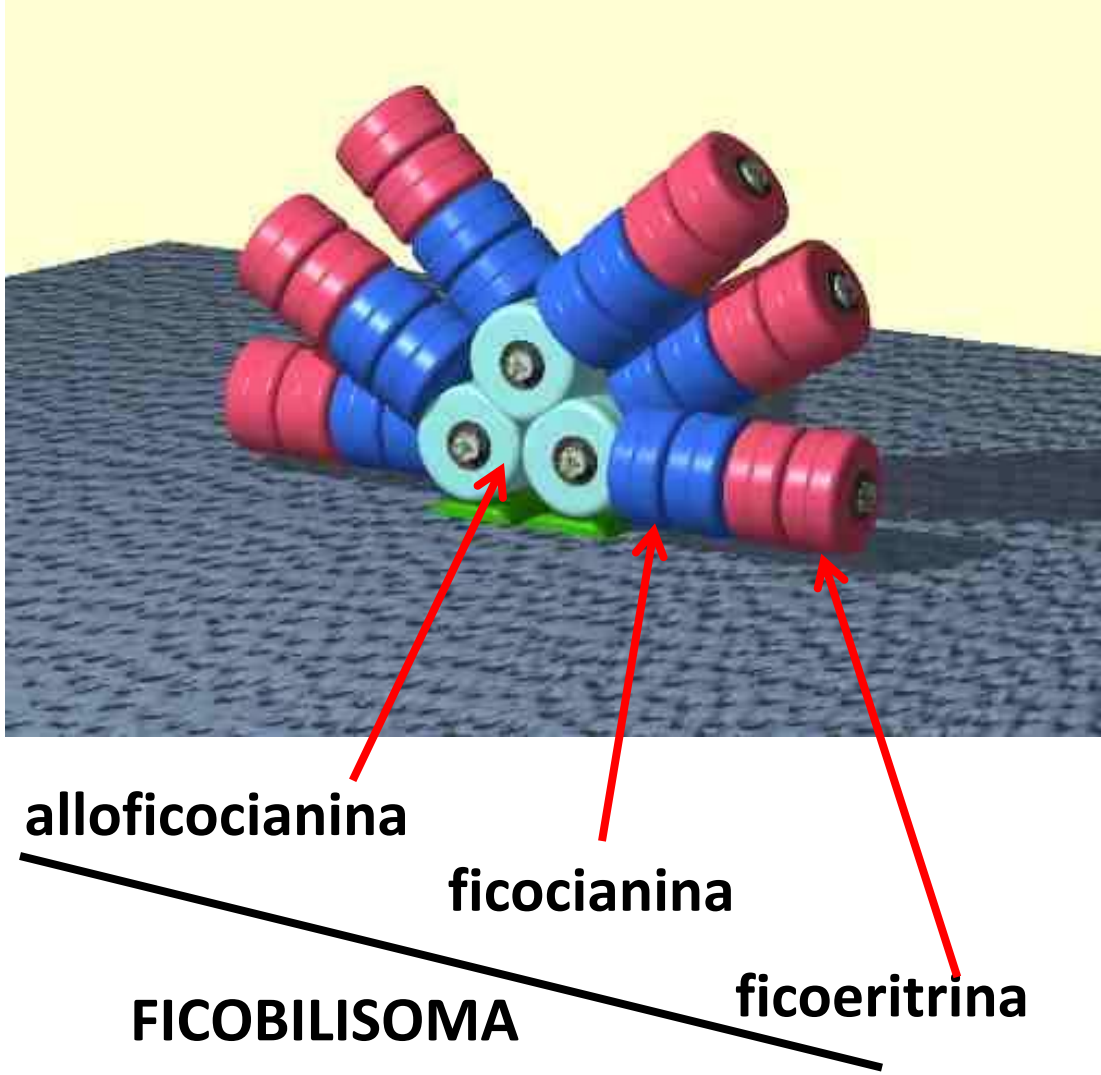
Processi ossido-riduttivi a livello del plasmalemma o membrane dei tilacoidi.

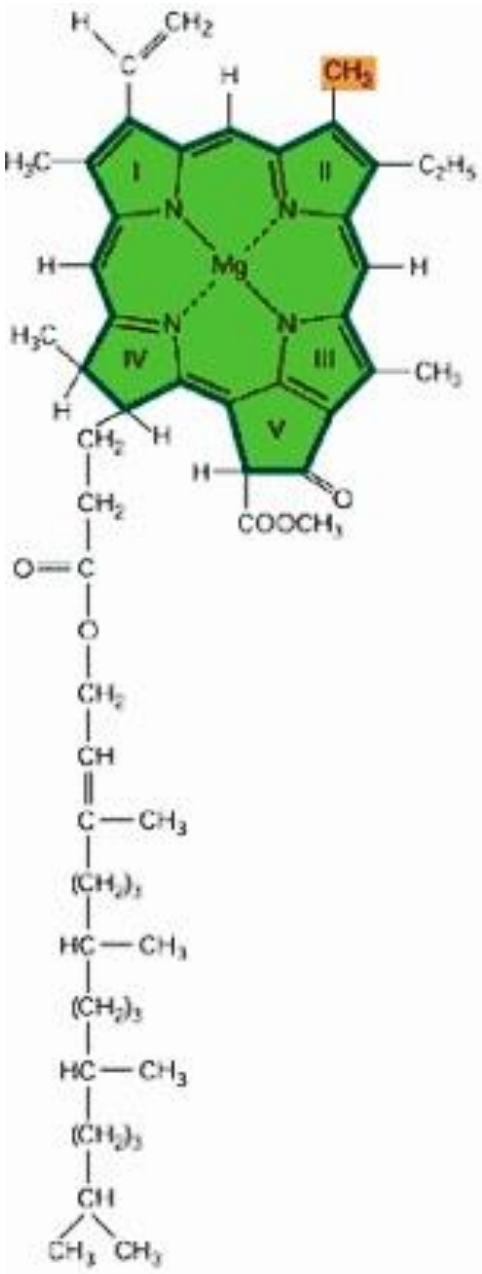
Parete cellulare: colorazione Gram+ vs. **Gram–** (cianobatteri)

Pigmenti fotosintetici:

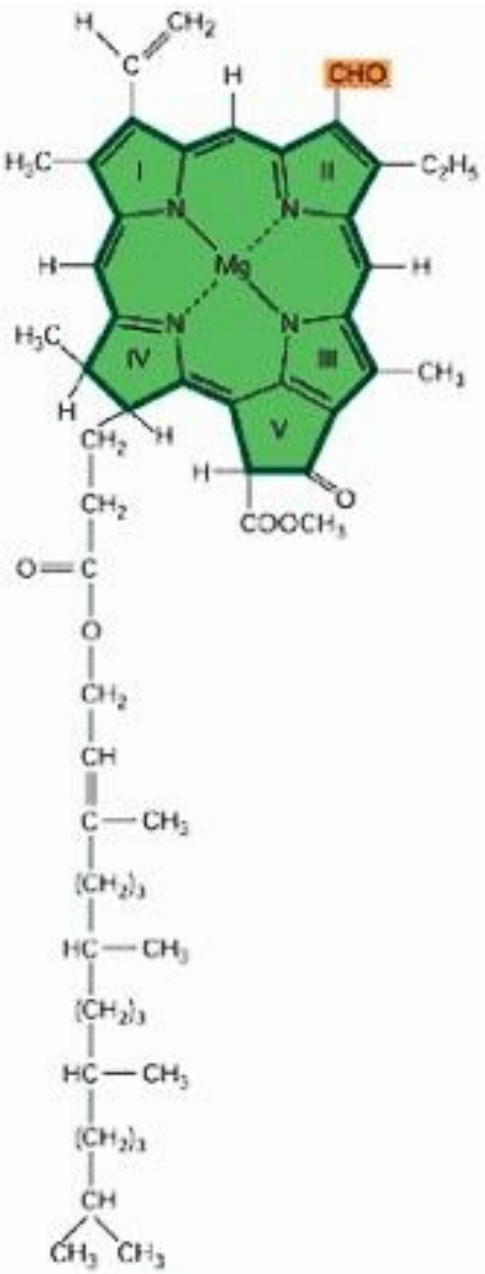
- **clorofilla a**;
- carotenoidi: **b-carotene**; **xantofille** (comuni=zeaxantina; particolari = echinenone, mixoxantina, caloxantina, nostocxantina, oscillaxantina;

- **ficobiliproteine**: C-ficocianina, allo-ficocianina, C-ficoeritrina.

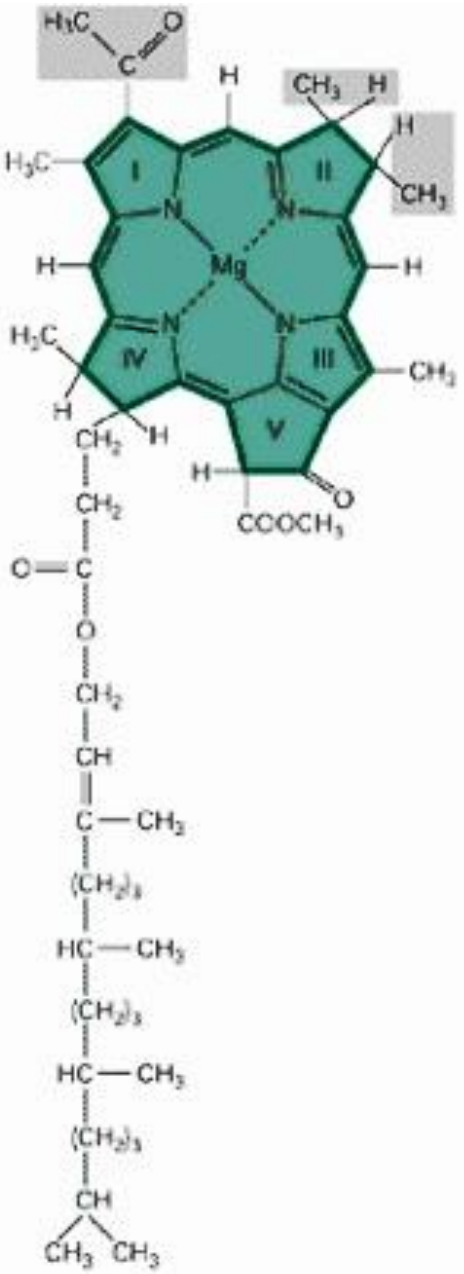




Chlorophyll *a*

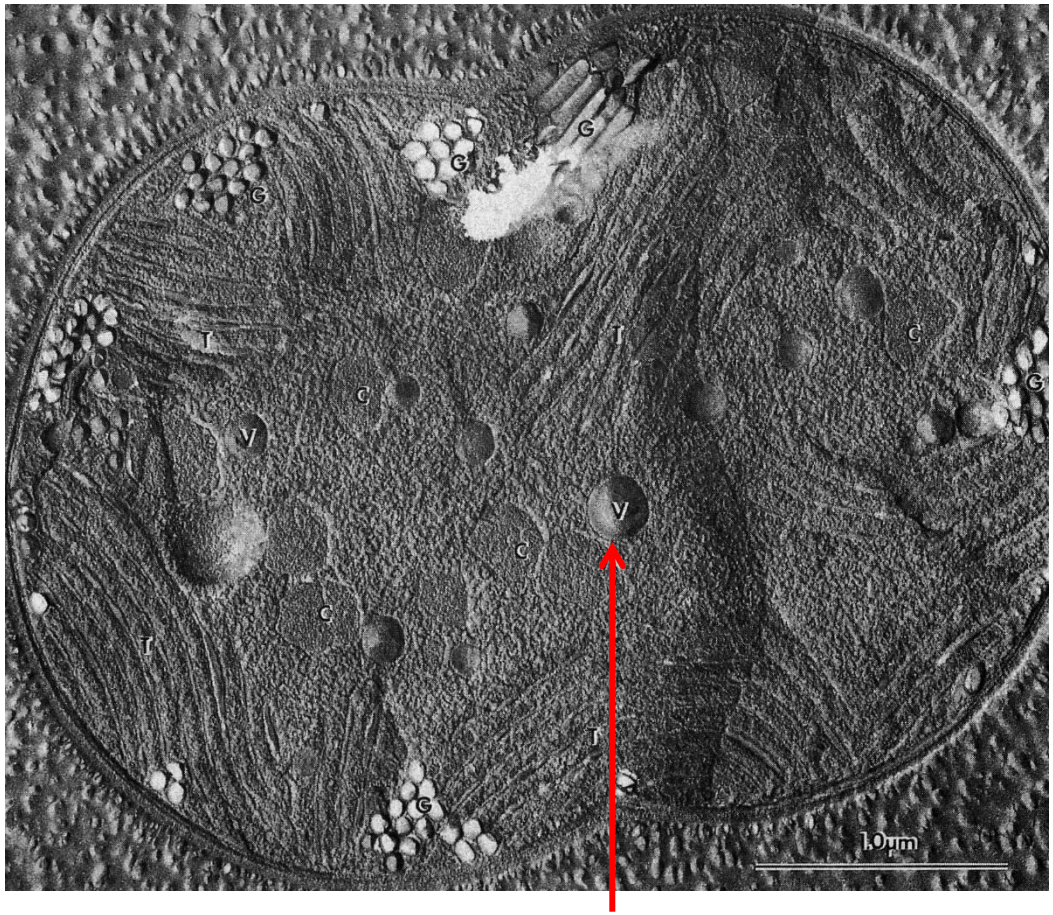


Chlorophyll *b*



Bacteriochlorophyll *a*

3

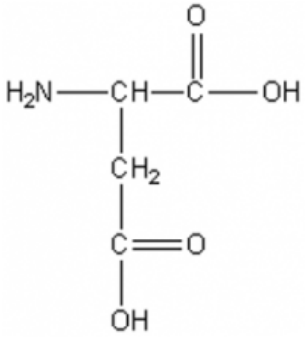


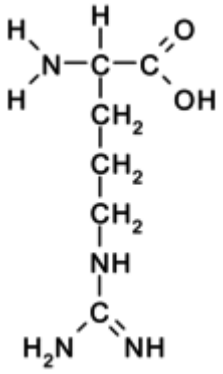
I cianobatteri planctonici sono dotati di **vacuoli gassosi** delimitati da un rivestimento proteico, f(x): galleggiamento, posizione ottimale per la luce, schermo di elevate radiazioni UV

➢Inclusioni cellulari:

Poliglucano (omopolimero di D-glucosio)

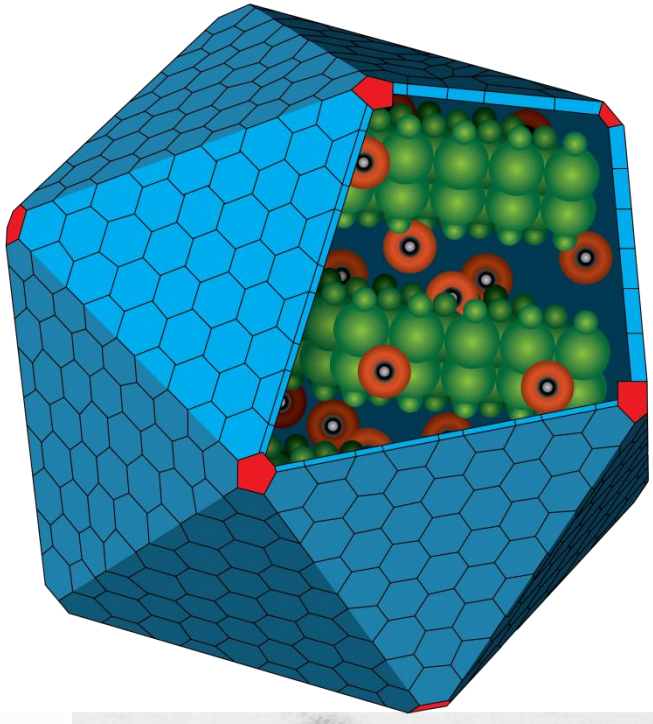
Cianoficina, un oligopeptide formato da 2 aa, arginina e acido aspartico

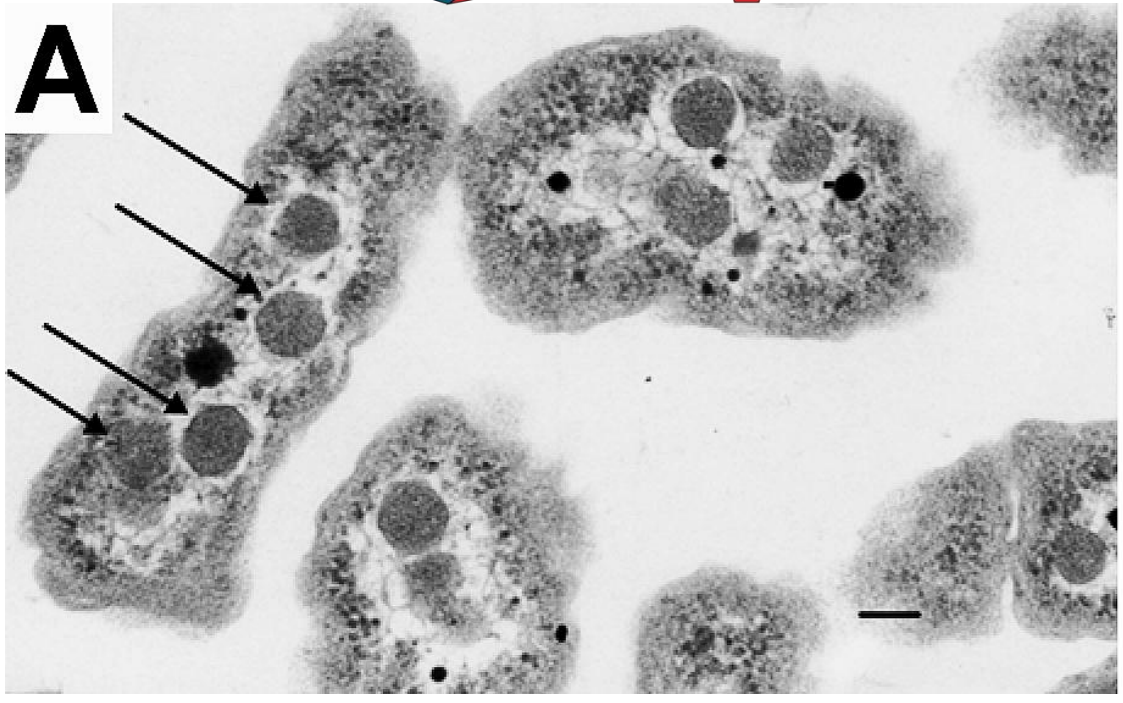


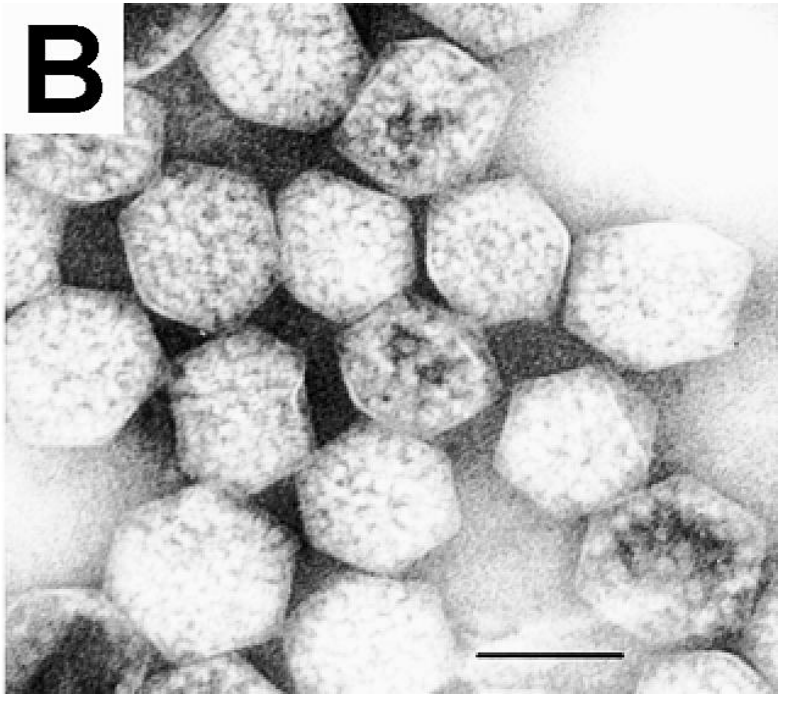


Volutina = polifosfati

CARBOSSISOMI (corpi poliedrici)
(bacterial microcompartment BMC)
Compartimenti fatti da proteine in cui la **CO_2 viene concentrata e messa a disposizione della Rubisco**.







Riproduzione

Scissione binaria (fissione): dopo la replicazione del genoma (mitosi) la citochinesi avviene per invaginazione centripeta di membrana e parete.

Possibili fenomeni parasessuali, capacità di ricombinazione genetica attraverso processi diversi dalla sessualità classica degli eukarioti:

- **Trasformazione** - rilascio di DNA nell'ambiente da parte di una cellula e incorporazione nel genoma da parte di un'altra cellula;

- **Coniugazione** – trasferimento di DNA**, tipicamente un plasmidio**, da una cellula all'altra attraverso un pilus specializzato.

• Riduzione dell'azoto ($N_2 \rightarrow NH_3$)

La fissazione consiste nella riduzione dell'azoto molecolare atmosferico **N_2** ad **NH_4^+** (ammonio) e quindi nella trasformazione di questo in radicale (o gruppo) amminico, **$-NH_2$**, che viene per la maggior parte organicato negli amminoacidi e quindi nelle proteine.

La molecola **dell'N_2 è particolarmente stabile**, per la presenza del **triplo legame**:

$$N \equiv N$$

La rottura avviene in condizioni di alta energia, per es. scariche elettriche.



L’azoto assimilabile è fortemente limitante per gli ecosistemi e per la loro produttività primaria in particolare.

In agricoltura per incrementare la resa dei raccolti bisogna provvedere alla concimazione, con l’apporto di sostanze azotate di origine animale (deiezioni, letame, cascami, ecc.).



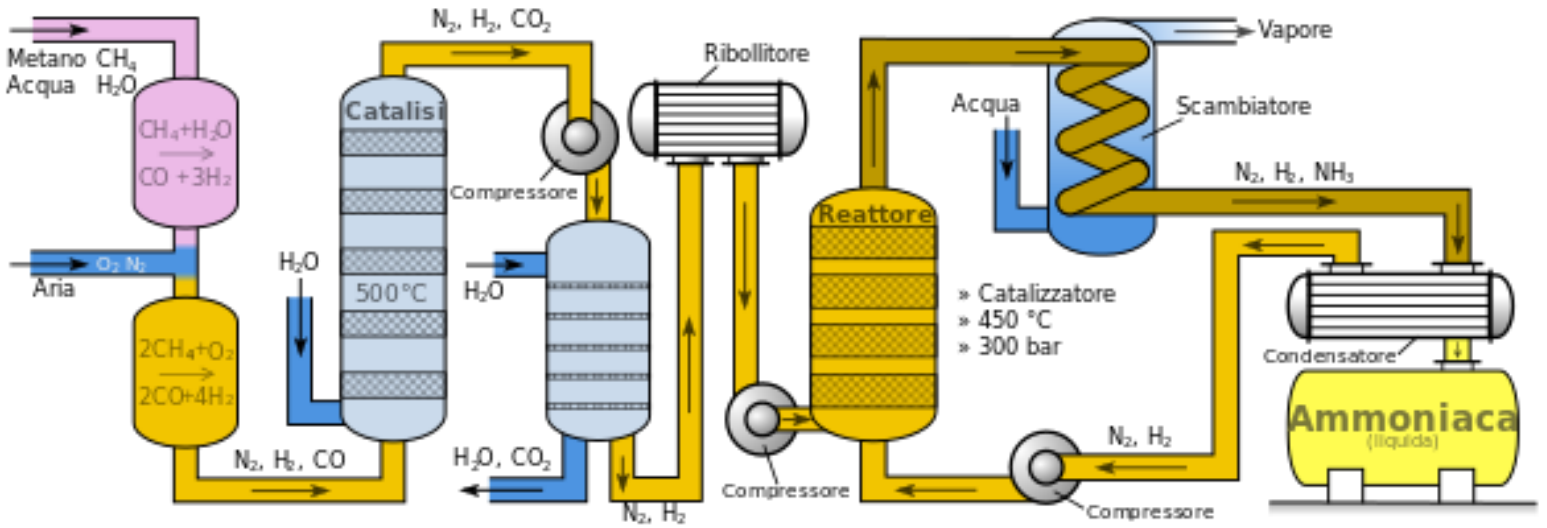


«rivoluzione»: la messa a punto di un processo artificiale, industrializzato, per la fissazione di N_2 a NH_3 (**HABER-BOSCH, 1910**), fortemente energivoro.

450 °C, 300 bar

$$\mathbf{N_2 + 3\ H_2 \rightarrow 2\ NH_3}$$

$Fe/K_2O/Al_2O_3$



I° guerra mondiale

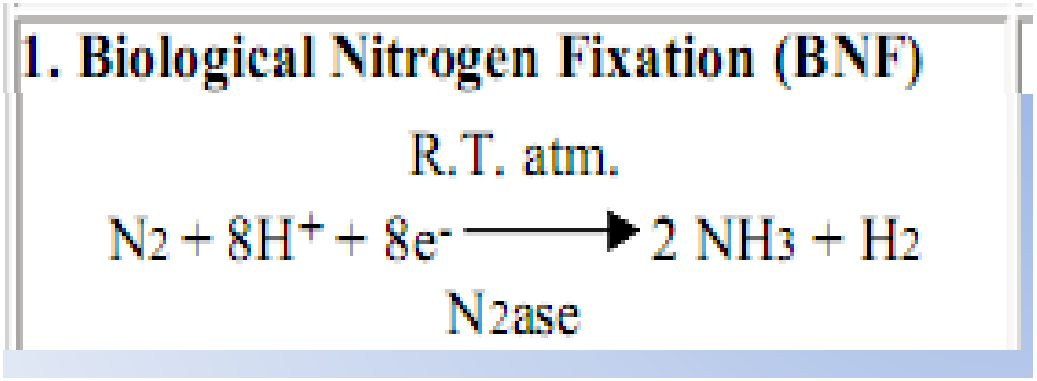
Il processo dipende ancora oggi dalla disponibilità di combustibili fossili: l'agricoltura moderna intensiva dipende dal petrolio….







Oltre a quello di origine atmosferica, gli ecosistemi naturali godono degli input da parte di pochi gruppi di organismi, che sono capaci di ridurre l'azoto molecolare (N_2) a NH_3 grazie a processi enzimatici

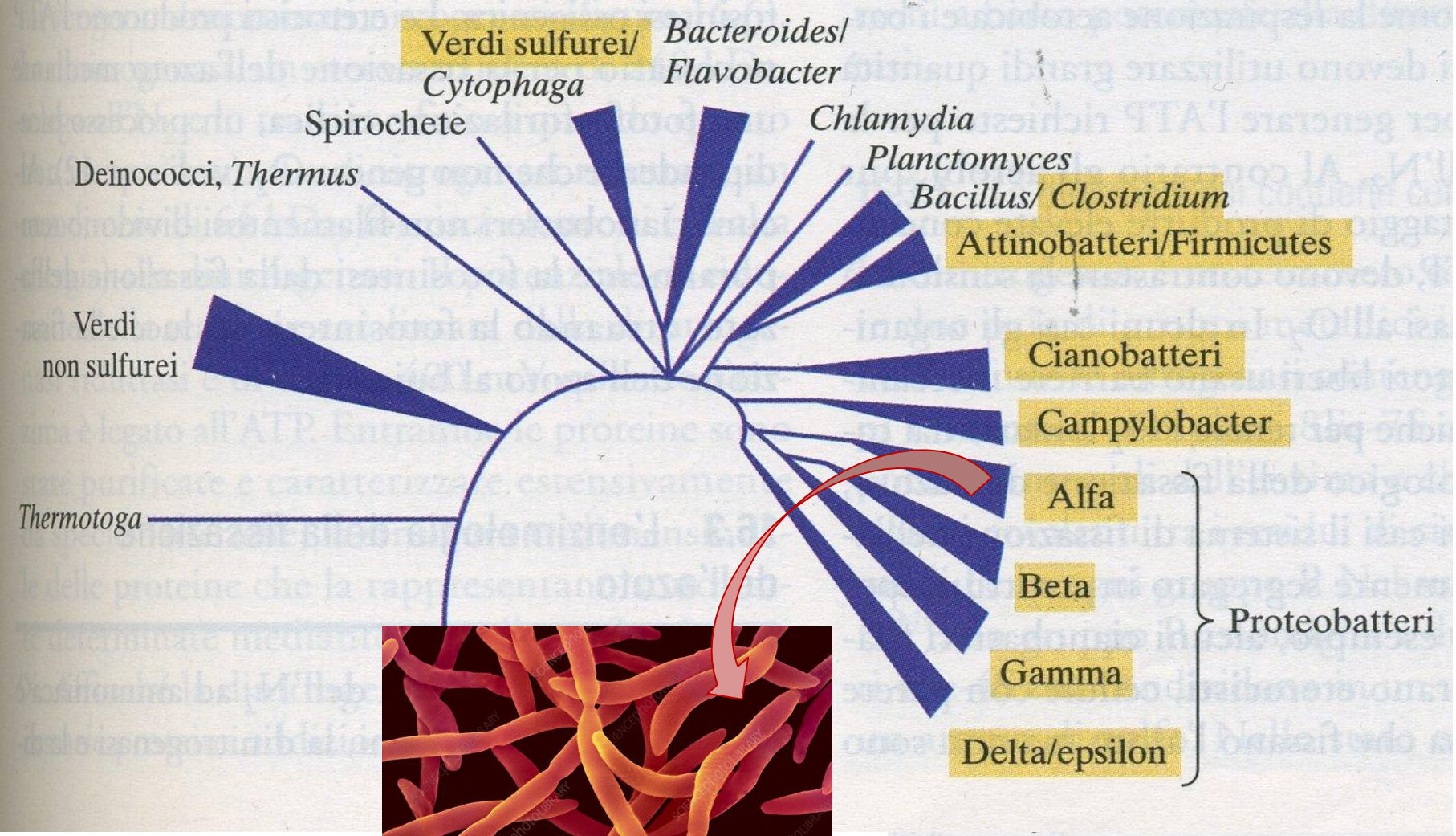


Questi gruppi sono:

- **Eubatteri liberi ed eterotrofi**, più frequentemente anaerobi obbligati, o aerobi facoltativi che operano in condizioni anaerobie o con bassa $P_{[O_2]}$, o ancora aerobi obbligati (es. *Azotobacter* sp.).

- **Eubatteri fotoautotrofi** liberi (es.: *Rhodospirillum rubrum,* anaerobo facoltativo, batterioclorofille, fotosintesi senza produzione di O2)

- **Cianobatteri**



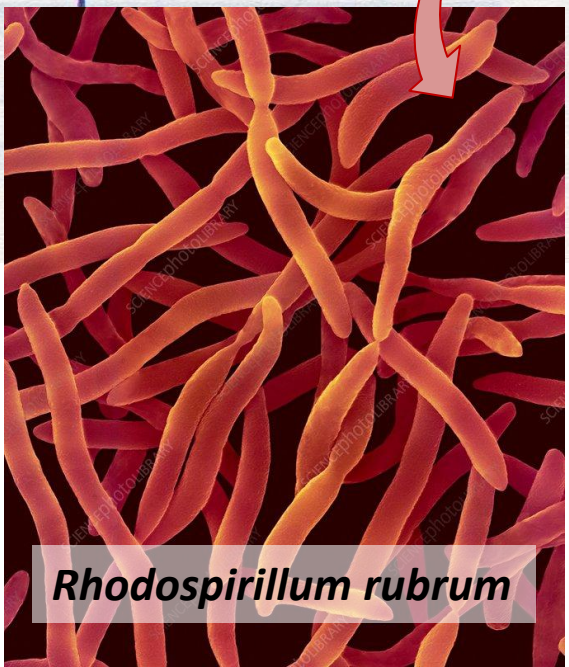


Figura 16.5 Distribuzione filogenetica di eubatteri azotofissatori. Una tassonomia semplificata di questi batteri mostra che, sebbene molti gruppi contengano specie azotofissatrici (evidenziate in giallo), la fissazione dell'azoto non è condotta da tutti i rappresentanti di questo gruppo.

La reazione è fortemente “energivora”:

$$N_2 + 8H^+ + 8e^- + 16ATP \rightarrow 2NH_3 + H_2 + 16\ ADP + 16P_i$$

NITROGENASI:

- Bassa specificità di substrato: riduce non solo **N_2**, ma anche **N_2O** ($\rightarrow N_2 + H_2O$) e **acetilene** ($C_2H_2 \rightarrow C_2H_4$).

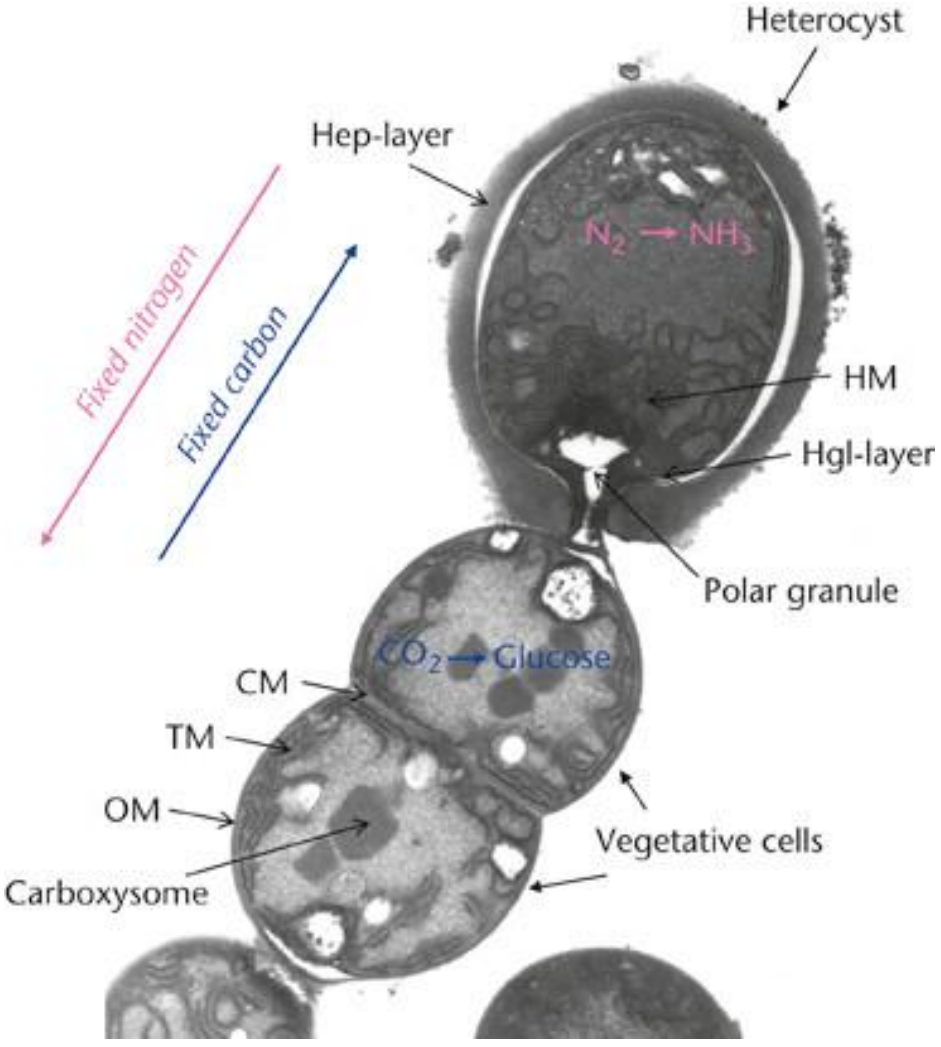
- Viene inattivata rapidamente e in modo irreversibile dall’O_2.

problema = sensibilità all'ossigeno → soluzioni evolute dai cianobatteri:

- Il fenomeno è limitato a condizioni di **anossia**, o perché le cellule sono coperte dal sedimento o perché la fissazione viene svolta al buio, durante la notte;

- Il fenomeno è **limitato a cellule coloniali povere di pigmenti fotosintetici**;

- È nata una super-specializzazione, con **suddivisione delle funzioni tra cellule** dello stesso filamento; per fare ciò deve esistere un *continuum* dei citoplasmi («**simplasto**») → **ETEROCISTI**

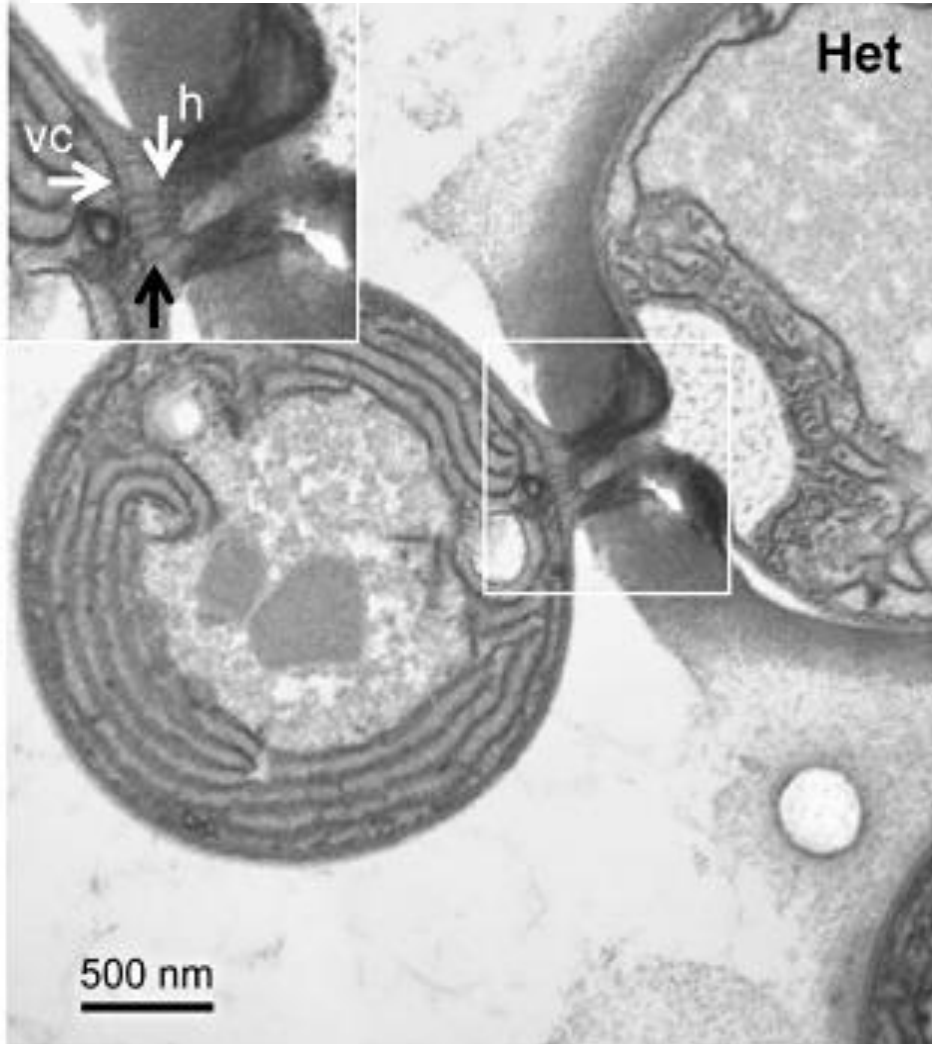


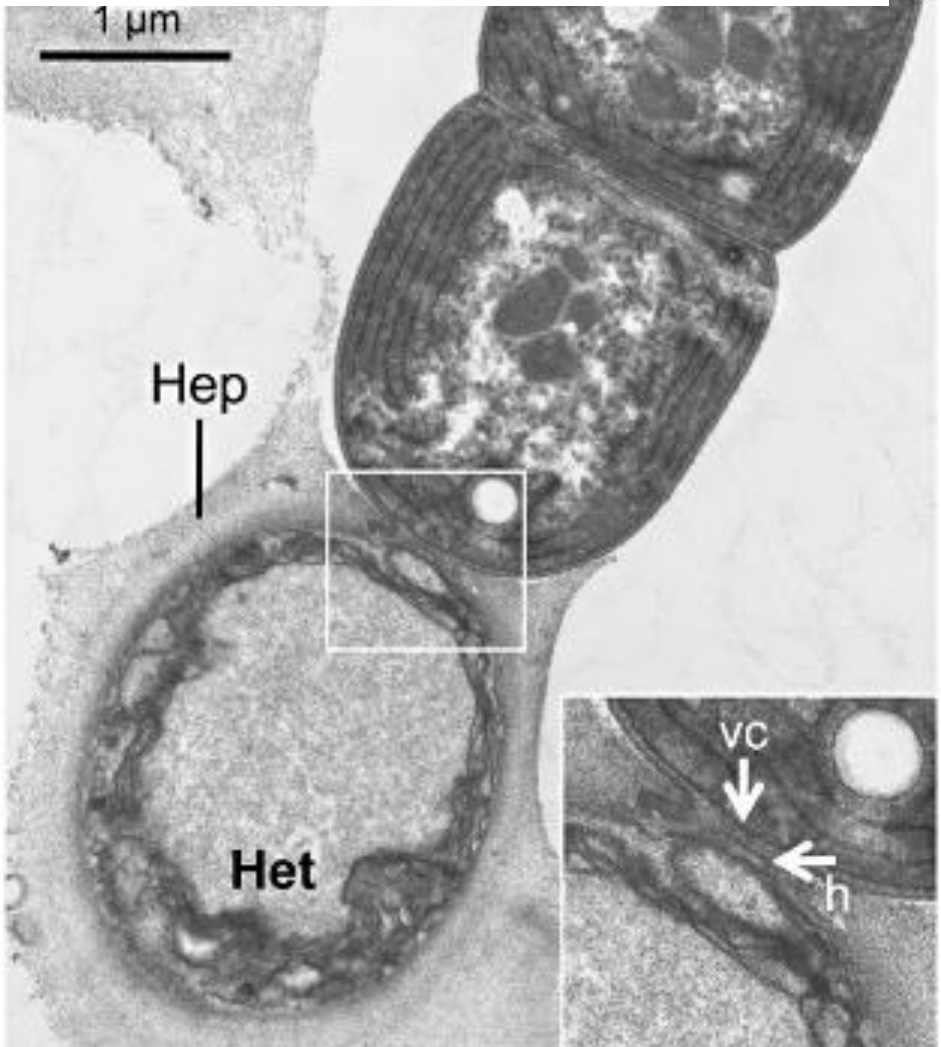
ETEROCISTI

forma tondeggiante,

più grandi (da 2 a 12 volte) delle normali cellule del filamento

connessione fisica tra l'eterocisti e le due cellule adiacenti, tramite una speciale punteggiatura attraversato da microtubuli





Eterocisti:

• Producono tre pareti cellulari addizionali, di cui una a glicolipidi che crea una barriera idrofobica contro la permeazione dell'ossigeno;

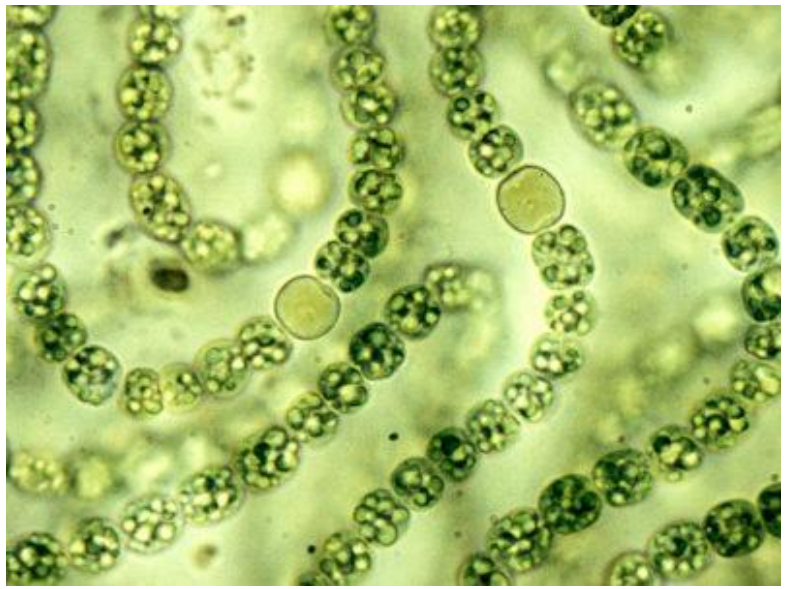
• Producono le nitrogenasi e altre proteine coinvolte nella fissazione dell'azoto;

• Non possiedono il fotosistema (II), il quale produce ossigeno tramite il «complesso evolvente l'ossigeno»;

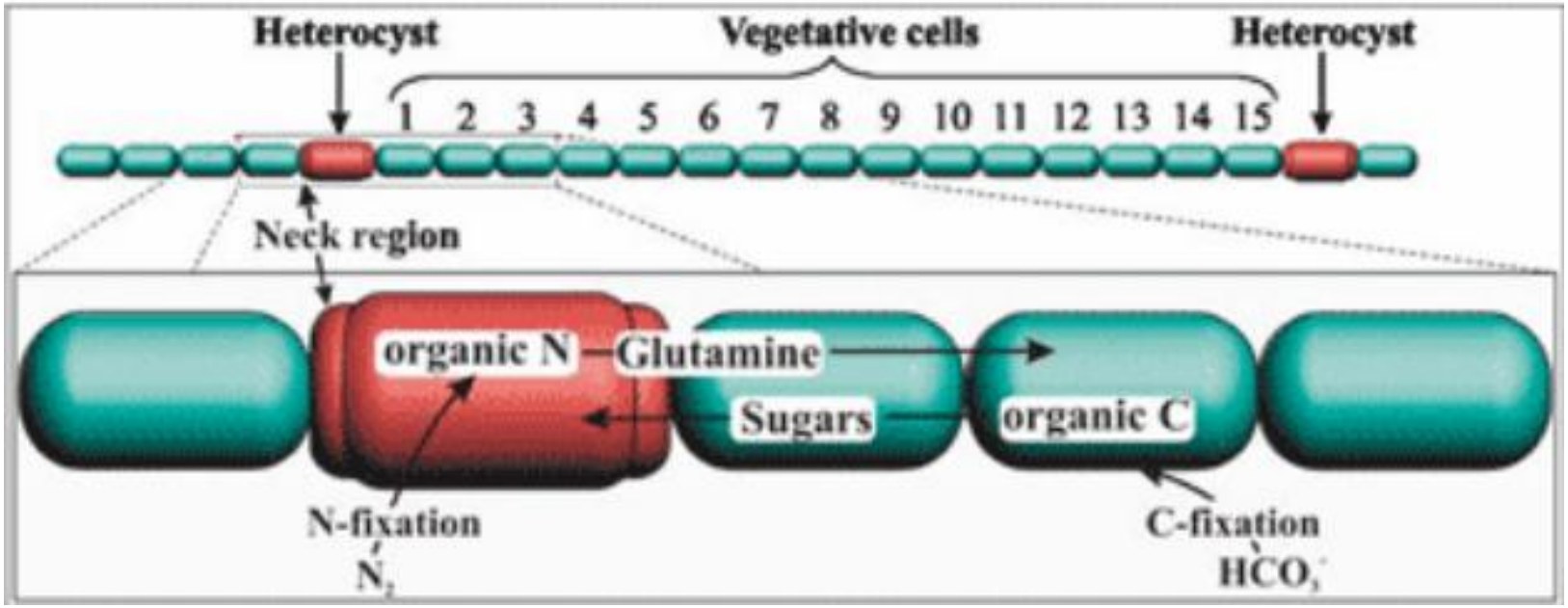
• Sovraesprimono enzimi per la via glicolitica

• Producono proteine che rimuovono residui di ossigeno

• Contengono placche polari composte di cianoficina che rallentano la diffusione tra cellule







Il potere riducente (NADPH) e parte dell' ATP vengono forniti all'eterocisti dalle cellule adiacenti, tramite un flusso attivo di zuccheri, che viene "ripagato" con le molecole contenenti l'azoto ridotto di neo-formazione sotto forma di amminoacidi, il tutto grazie alle connessioni citoplasmatiche.

$$N_2 + 8H^+ + 8e^- + \mathbf{16ATP} \rightarrow 2NH_3 + H_2 + 16\ ADP + 16P_i$$

Per alcuni ecosistemi l'approvvigionamento di azoto da parte dei cianobatteri è fondamentale.

Si è dimostrato ad es. che il cianobatterio planctonico *Trichodesmium marinum* è la più importante fonte di azoto per la zona eufotica (=illuminata) dell'Atlantico tropicale.



Capone D.G., Zehr J.P., Paerl H.W., Bergman B., Carpenter E.J. 1996. Trichodesmium, a Globally Significant Marine Cyanobacterium. Science 276: 1221-1229.

Berman-Frank I., Lundgren P., Chen Y., Ku¬pper H., Kolber Z., Bergman B., Falkowski P. 2001. Segregation of Nitrogen Fixation and Oxygenic Photosynthesis in the Marine Cyanobacterium Trichodesmium. Science 294: 1534-1537.

Trichodesmium erythraeum

Fioriture stagionali di questo cianobatterio portano alla colorazione rossa della superficie del Mar Rosso (possibile origine del nome).

Importante per l'apporto di azoto come ione ammonio (NH_4^+)

Quando importanti possono causare morie nelle popolazioni di organismi animali a causa della decomposizione dei cianobatteri da parte di organismi decompositori (batteri e funghi)



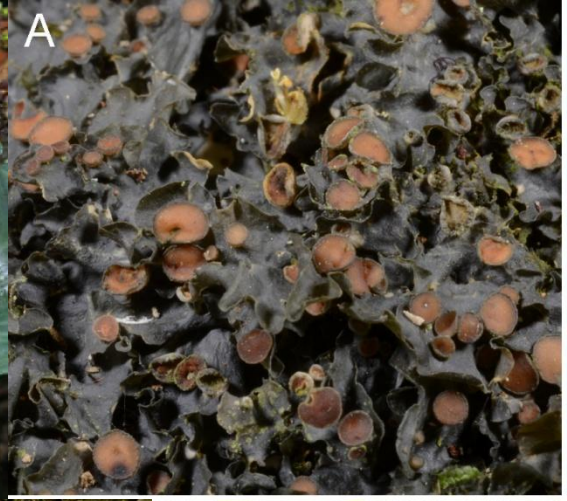
Importanza evolutiva ed ecologica dei cianobatteri

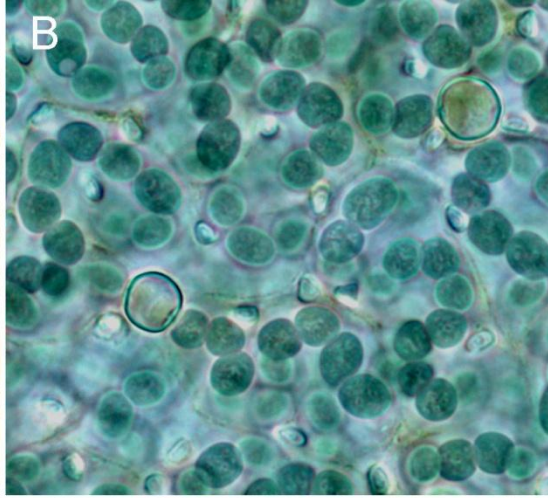
- Precambriano (3,5 bya fino a 541 mya)
- **Stromatoliti**: rocce calcaree sedimentarie, stratificate, formate da batteri e cianobatteri
- **Fotosintesi ossigenica**
- **Riduzione di N2 a ione NH_4^+** (importanza ecologica)
- Cianobatteri come **epibionti** (sul tallo di macroalghe)
- Cianobatteri come **simbionti** (ectobionti) in licheni, briofite, felci, angiosperme, diatomee, spugne, coralli, amebe
- **Teoria endosymbiontica** [Lynn Margulis (1967) *On the Origin of Mitosing Cells* → Gray (2017) *Lynn Margulis and the endosymbiont hypothesis: 50 years later.*



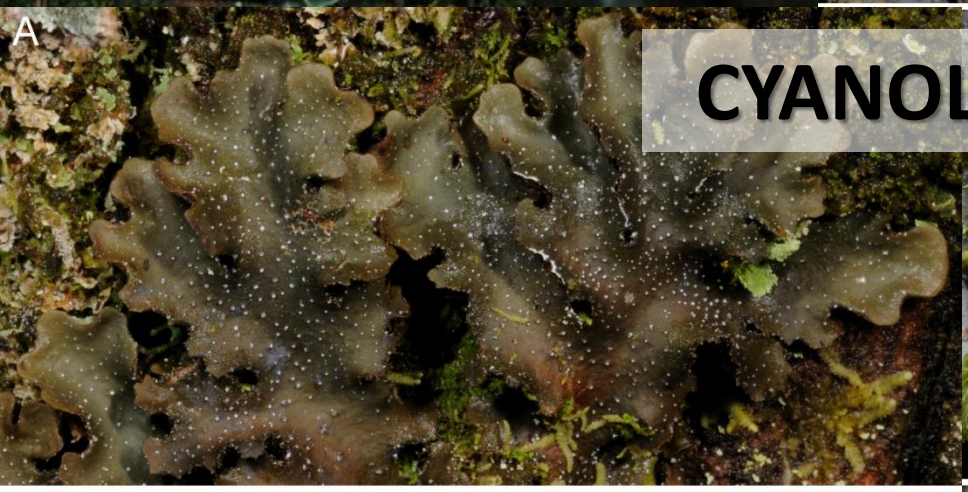
<u>Origine delle cellule vegetali eucariotiche</u>



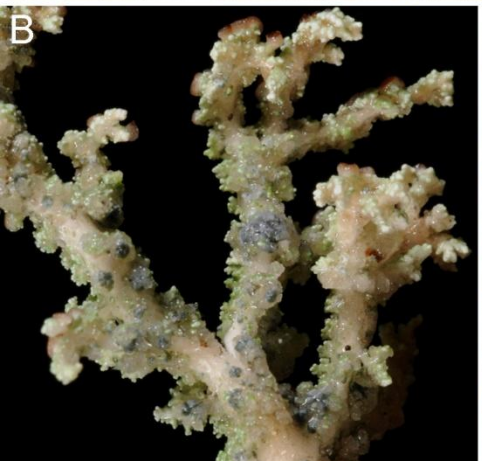




CYANOLICHENS

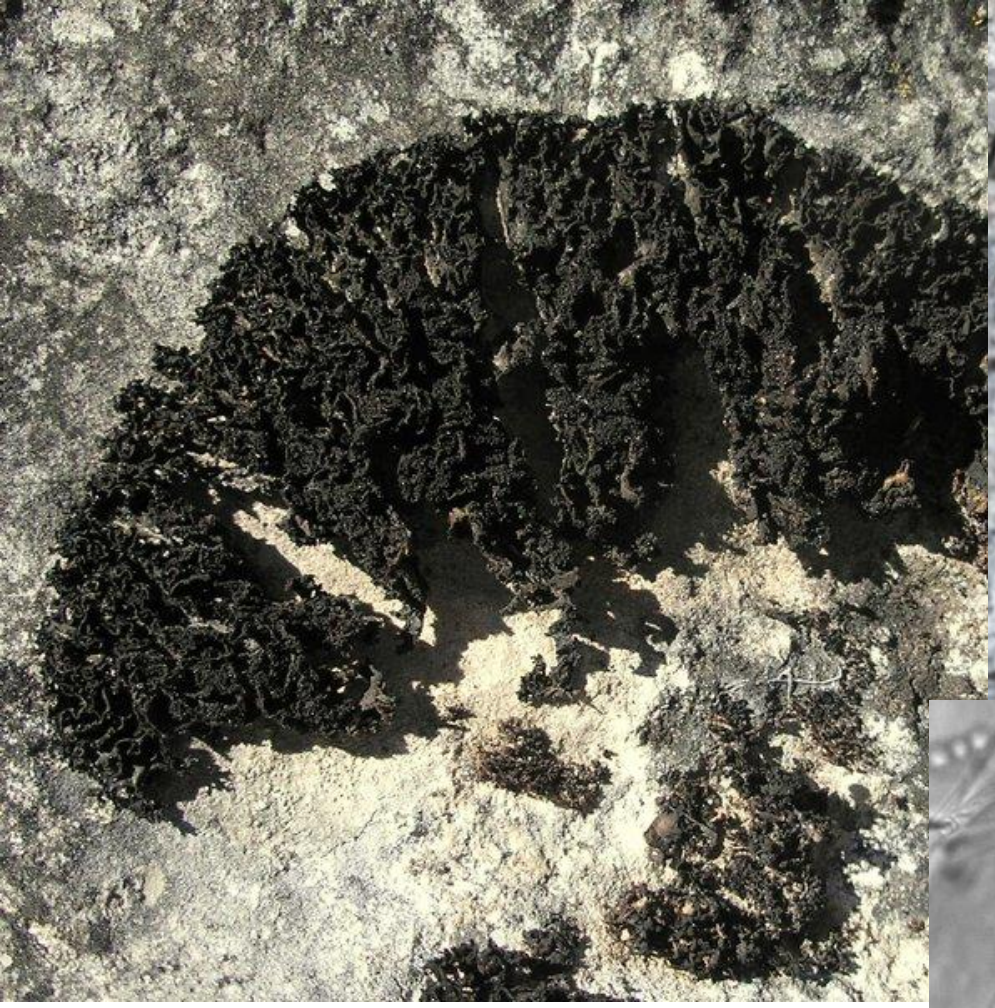












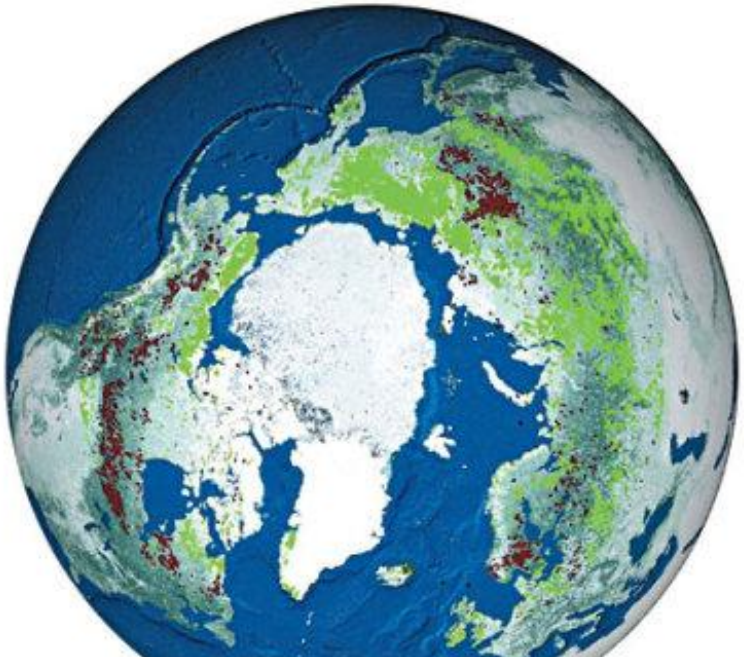




***Collema* sp.**

Briofite & cianobatteri



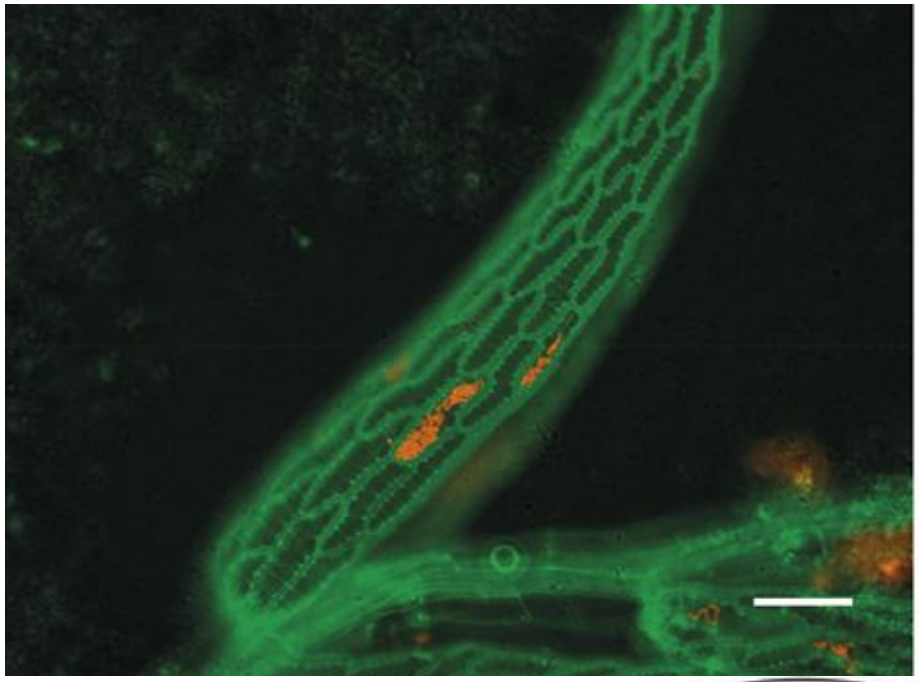


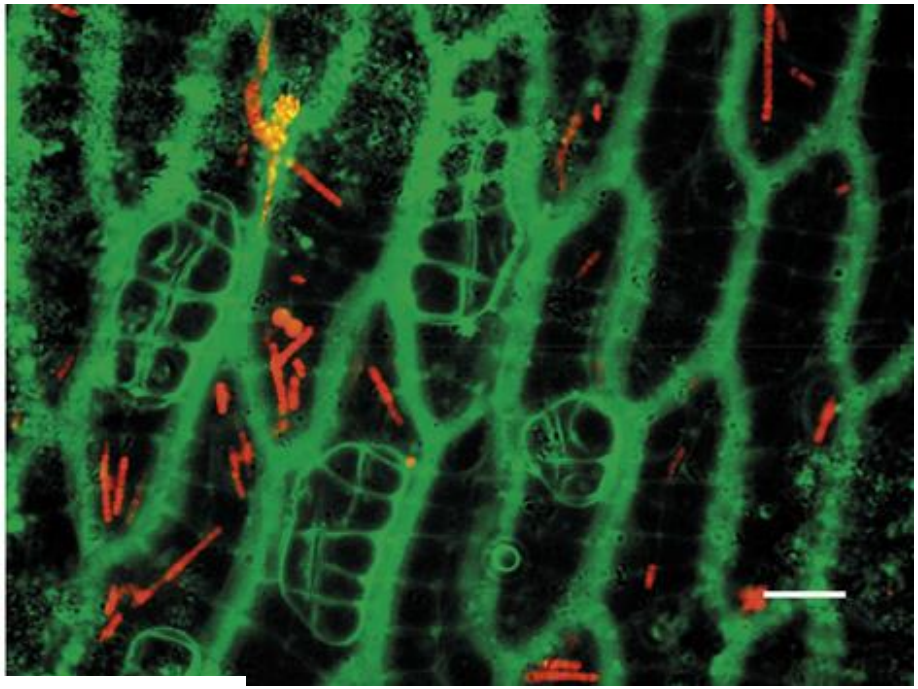
…nelle cellule ialine (hyalocytes) degli sfagni (peatmosses)

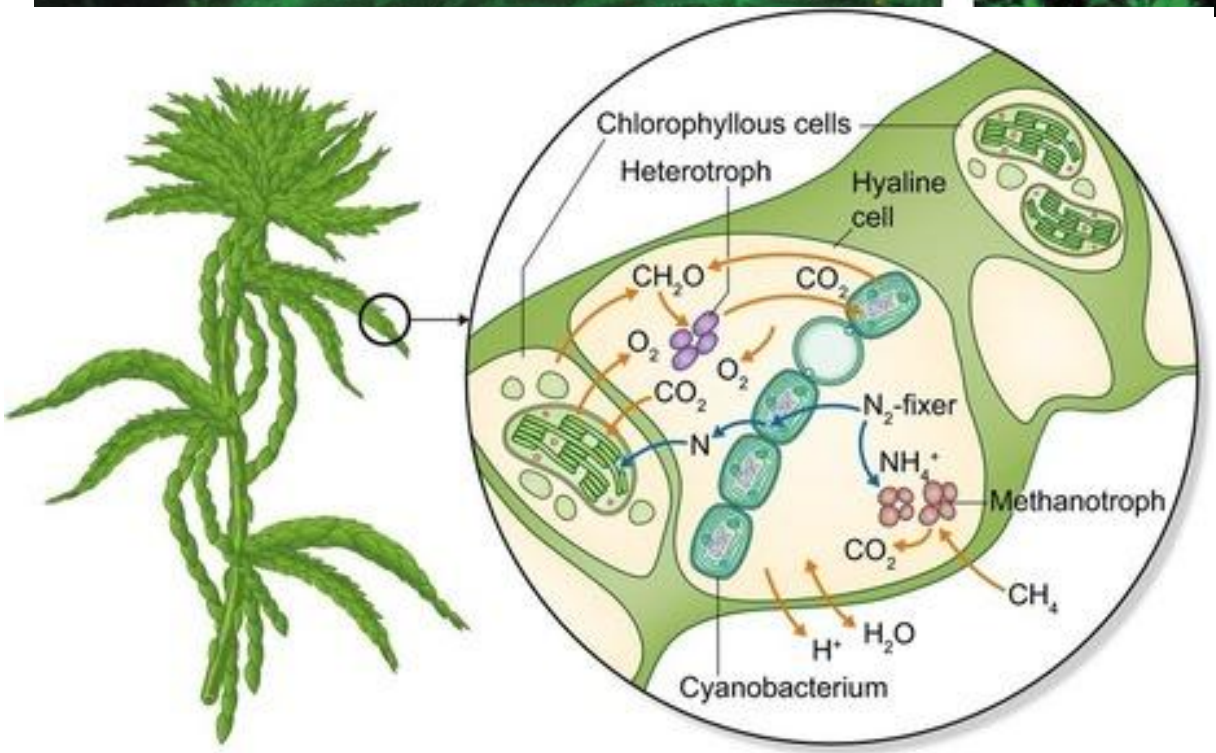
340 generi di briofite (e.g. *Blasia, Cavicularia, Anthoceros, Notothylas, Phaeoceros*) associati con cianobatteri (*Nostoc* spp.)







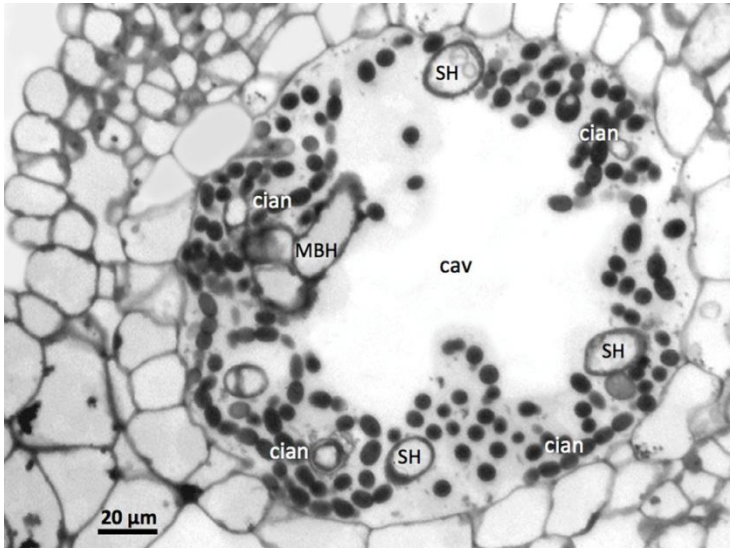


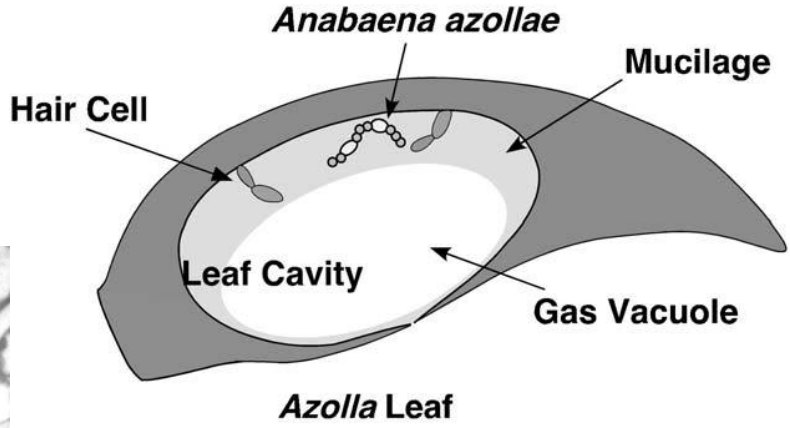


The *Sphagnum* microbiome: new insights from an ancient plant lineage. Kostka et al. (2016) *New Phytologist*

Pteridofite & cianobatteri



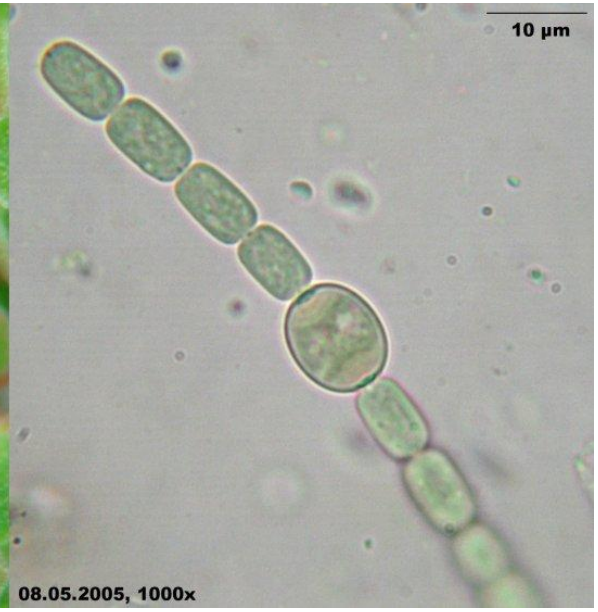




Felce acquatica ***Azolla filiculoides*** con ***Anabaena azollae***











Azolla filiculoides



Fonte di fissazione di N_2 in risaie cinesi -> evita la concimazione artificiale



Gunnera spp. (Angiosperme) & cianobatteri













Una «falsa palma» del genere *Cycas*: quando fiorisce si forma una infiorescenza gigante a forma di pigna, che rivela la sua affinità evolutiva con le conifere (che producono pigne, dette anche «coni»).

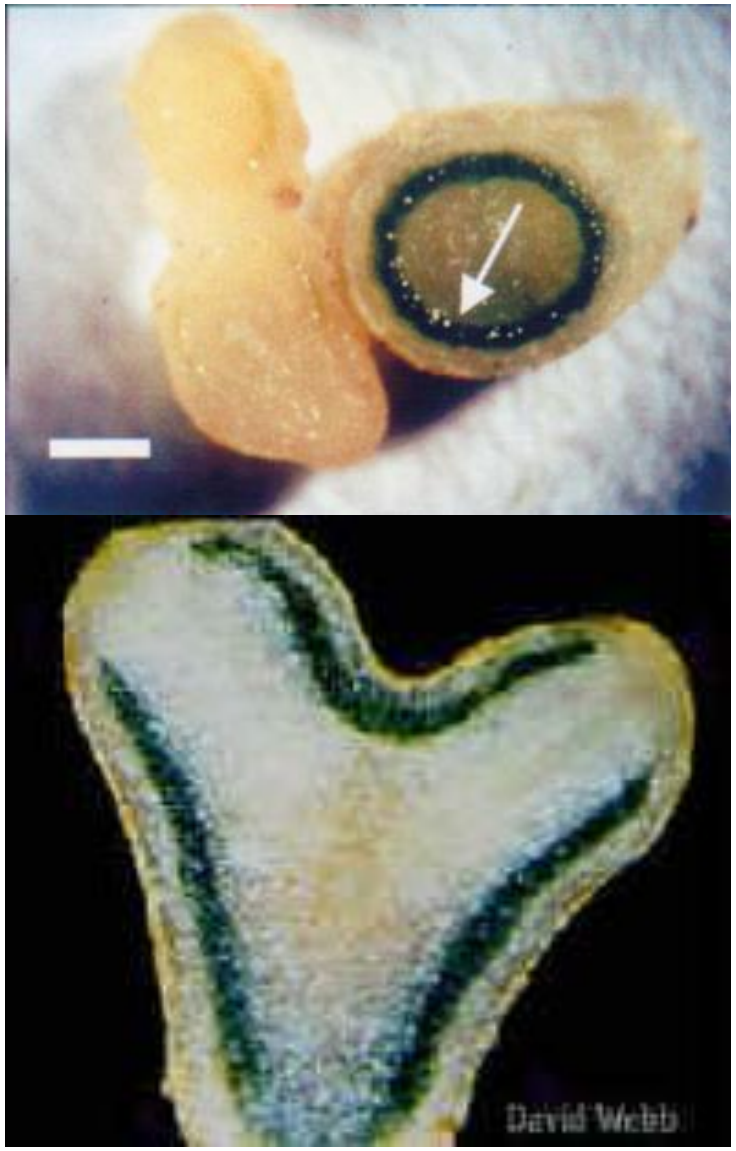


Encephalartos sp. with precoralloid growth at root/shoot junction and contractile zone at top of large primary root.

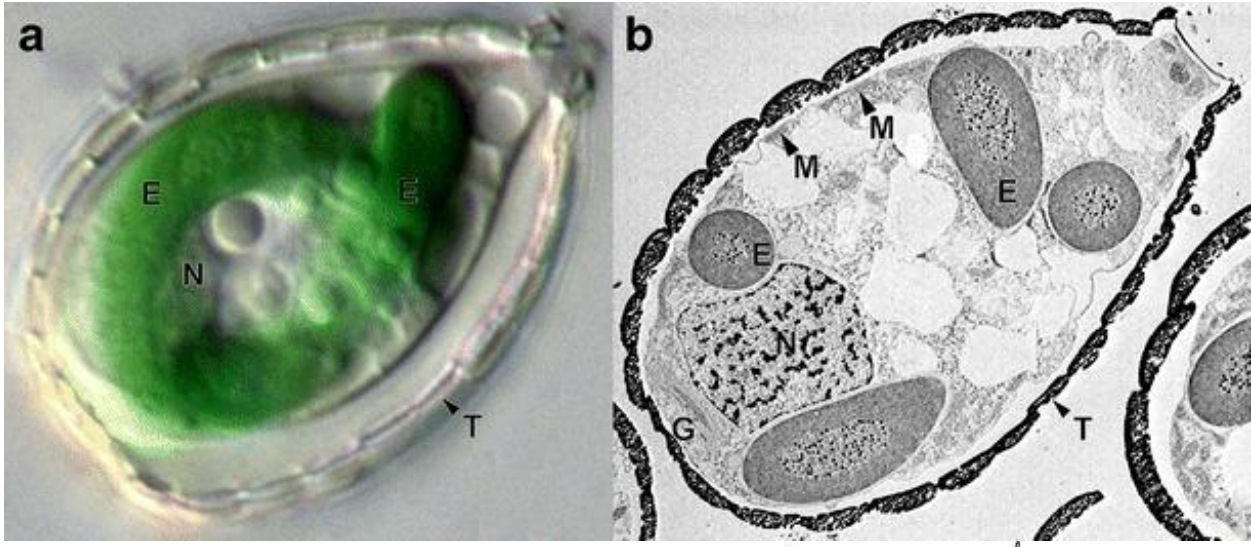


Coralloid (C) and Precoralloid (PC) on a *Cycas circinalis* growing in the Enid Haupt Conservatory at the New York Botanical Garden. The green cyanobacterial zone (arrow) is clearly visible in a broken root as well as the green coloration in the precoralloid apecies.

Nelle radici coralloidi, i cianobatteri sono in posizione **intercellulare**

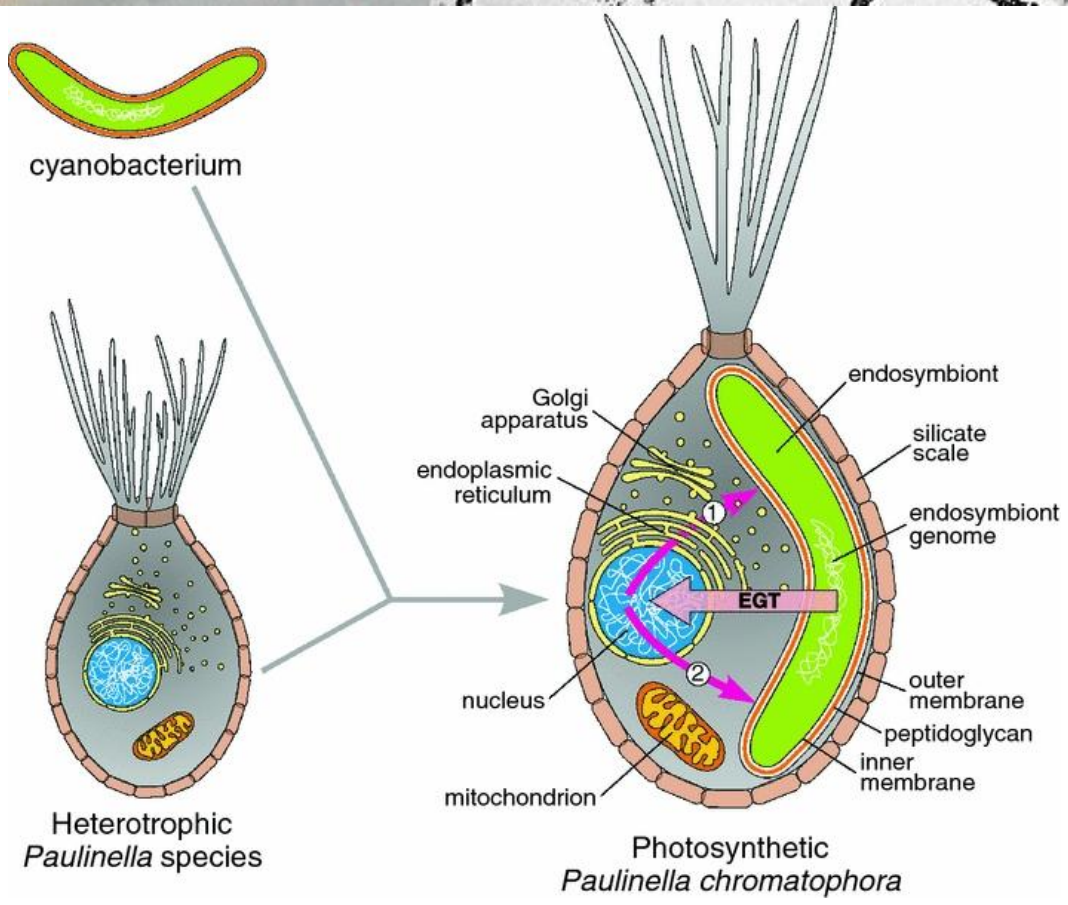


Ameba & cianobionti (“cleptoplastidi”)



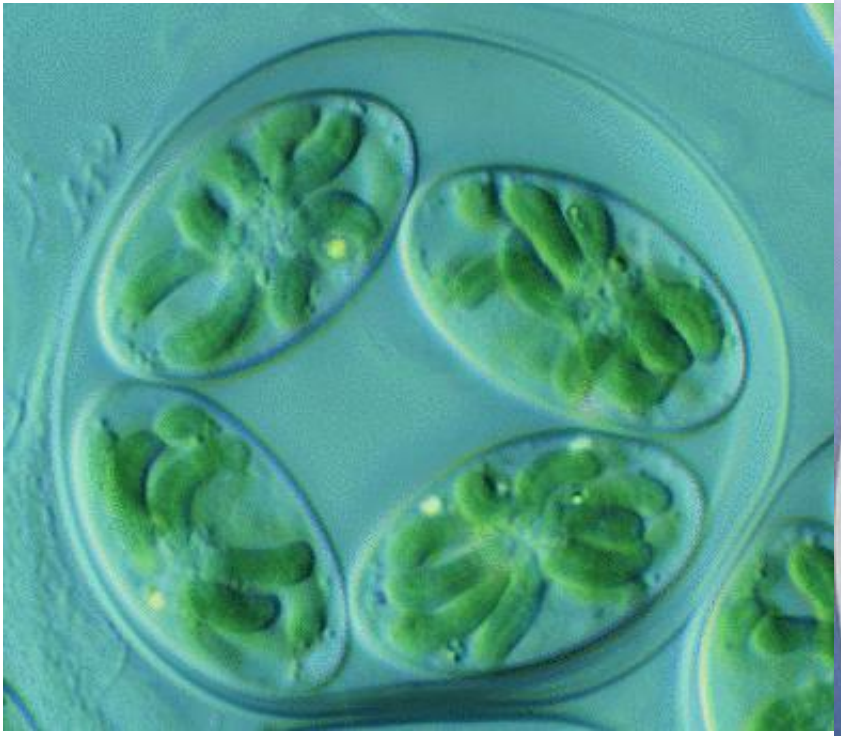
Pauliniella chromatophora (Euglyphide, ameba tecata) & cyanobacteria (very primitive ones with few DNA) =cleptoplastidi

simbiosi **intracellulare**: uno dei due simbionti cioè si trova all’interno del citoplasma della cellula ospitante

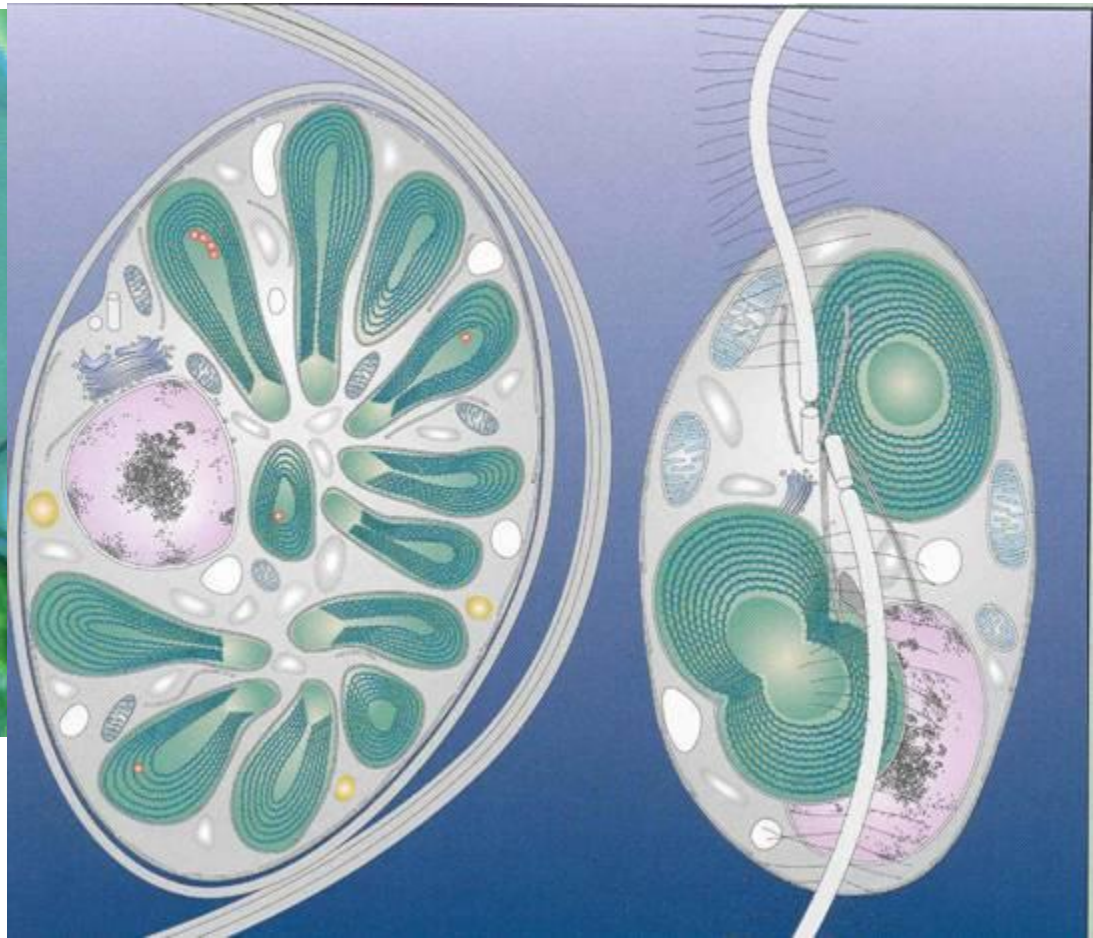


ENDOCIANOMI, **organismi unicellulari (GLAUCOPHYTA) contenenti cianobatteri endociti** indicati con il termine di **CIANELLE** , che hanno ancora una parete di peptidoglicano (dipendenza reciproca marcata tra endocitobionte ed ospite).

Cianella: DNA con solo 1/10 delle infos di un cianobatterio normale, la maggior parte delle proteine specifiche sono codificate sul DNA della cellula ospite.



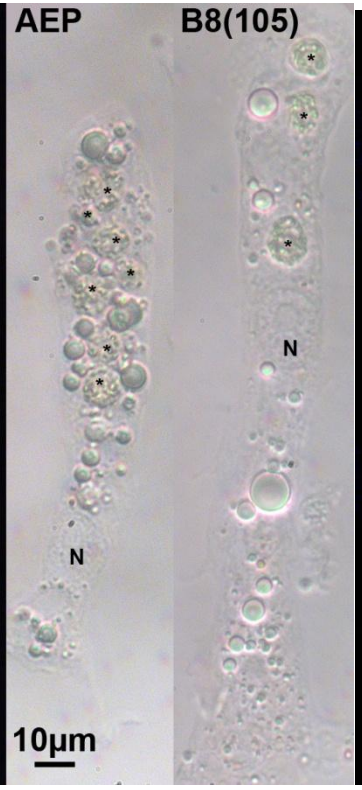
Glaucocystis nostochinearum

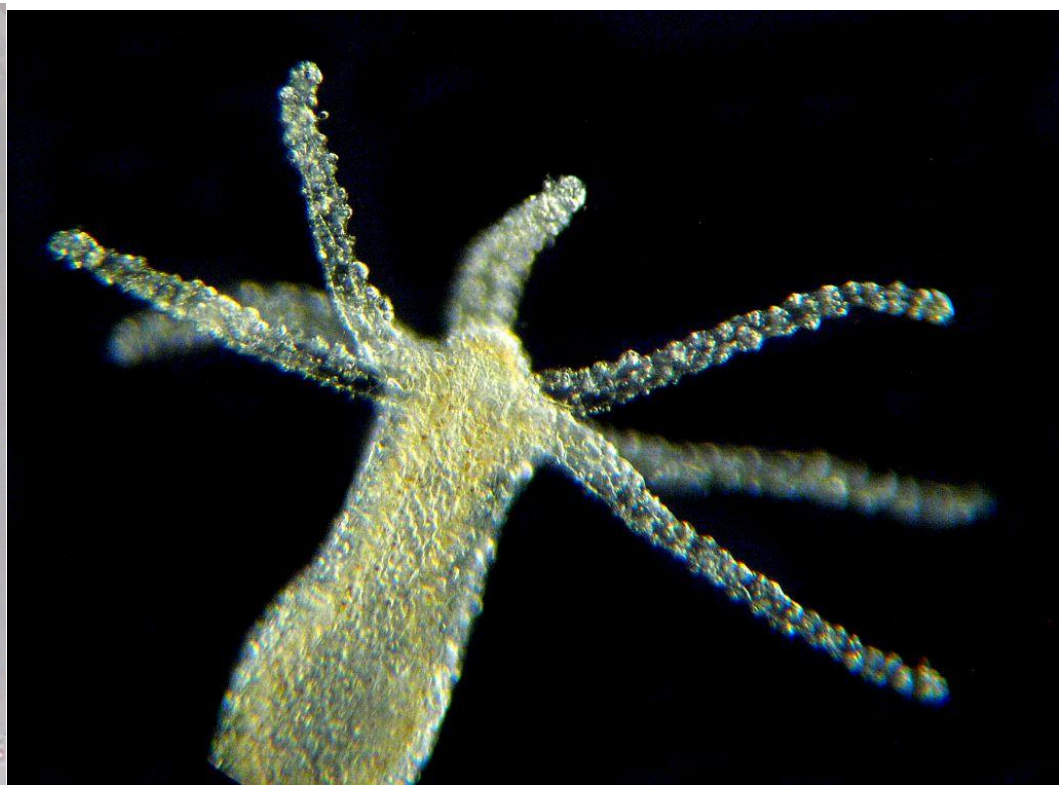


Endocitobiosi (stabile) in cui cellule fotosintetiche variamente ridotte nella loro complessità citologica sono partner di organismi animali uni- e pluricellulari → fenomeno ecologicamente significativo.

Madrepore, amebe, diversi ciliati, alcuni funghi, i polipi d'acqua dolce (*Hydra*) spesso contengono alghe che possono venire digerite, ma che forniscono abitualmente sostanze utili.

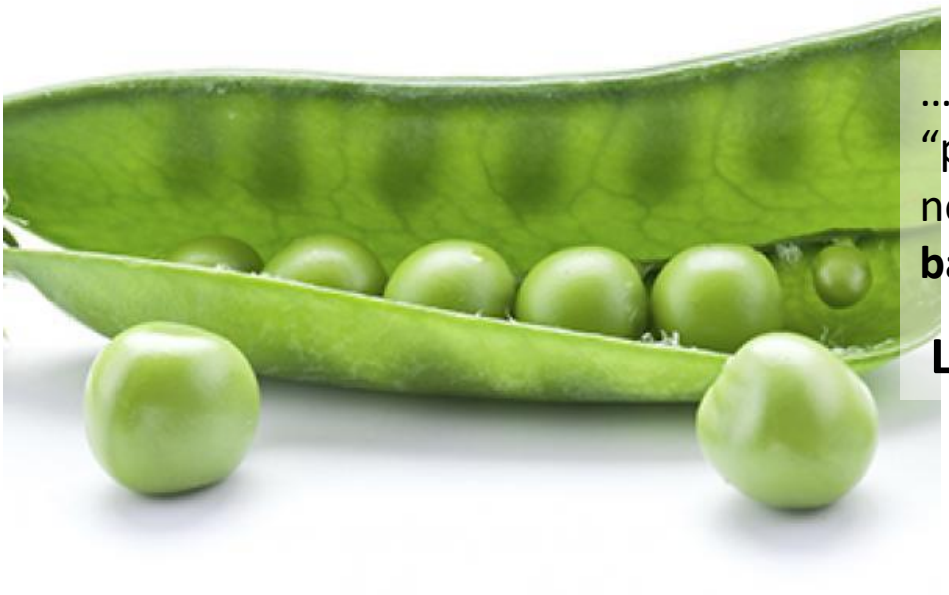












…altri gruppi di piante hanno “preferito” contrarre simbiosi non con i cianobatteri, ma con **batteri azotofissatori**…

Leguminose (Lathyraceae)









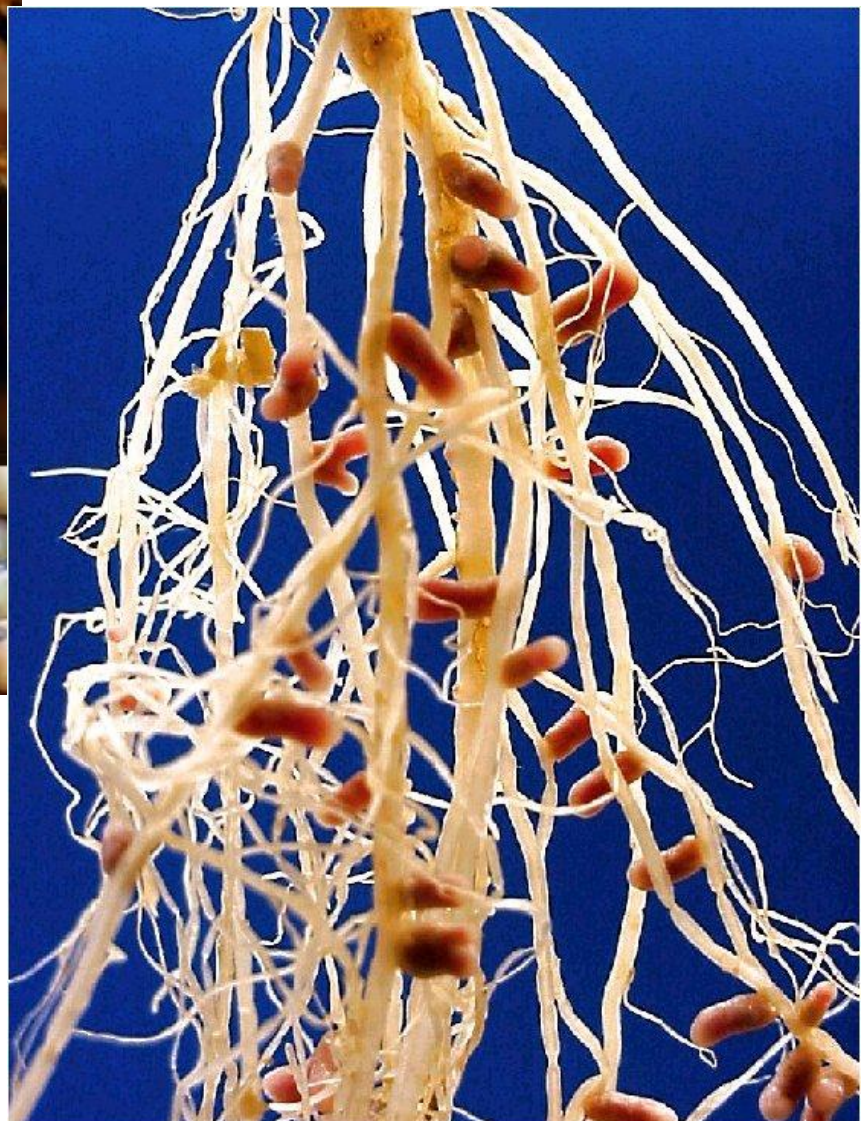
Le LEGUMINOSE formano una simbiosi con batteri azoto-fissatori a livello radicale, formando dei **NODULI RADICALI**













Alnus viridis (Angiosperme) & batteri (*Frankia* spp.

N-fissatori però Actinobacteria!)

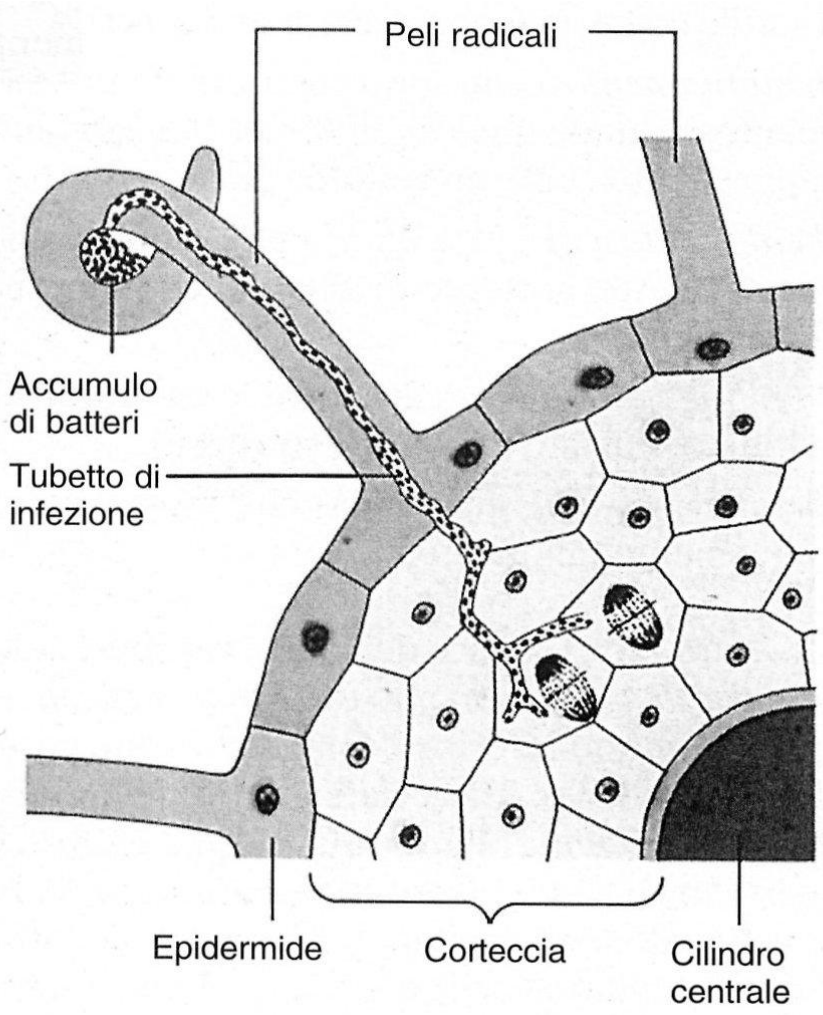
diazotrofi simbionti



Messaggeri molecolari tra pianta e batteri:

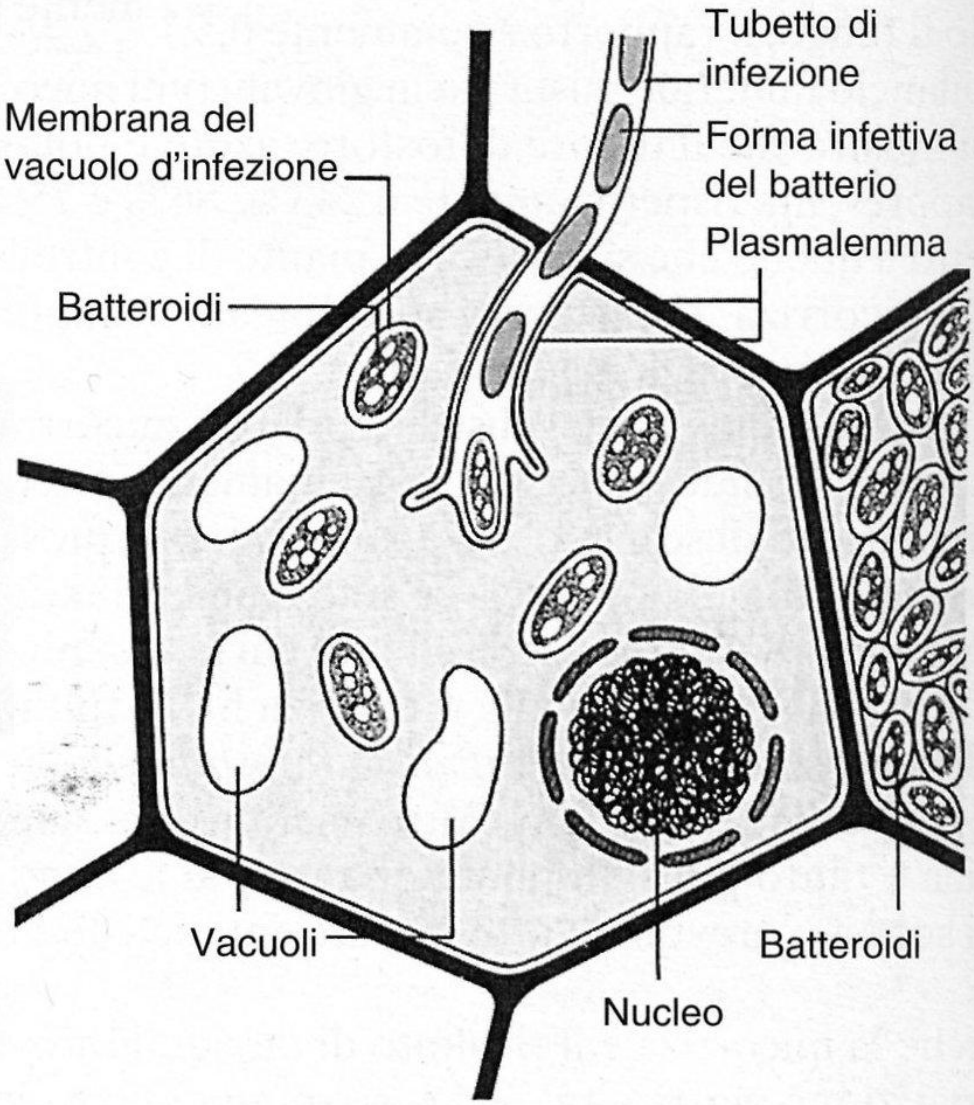
- la radice rilascia nel suolo derivati fenolici o flavonoidi, che stimolano nei batteri presenti nel terreno l'espressione di un gruppo di geni (**Nod**) che codificano per una serie di enzimi i quali a loro volta portano alla sintesi di particolari molecole.

Tali molecole, degli oligomeri della N-acetilglucosammina, si legano ad un recettore del pelo radicale stimolandone la reazione.



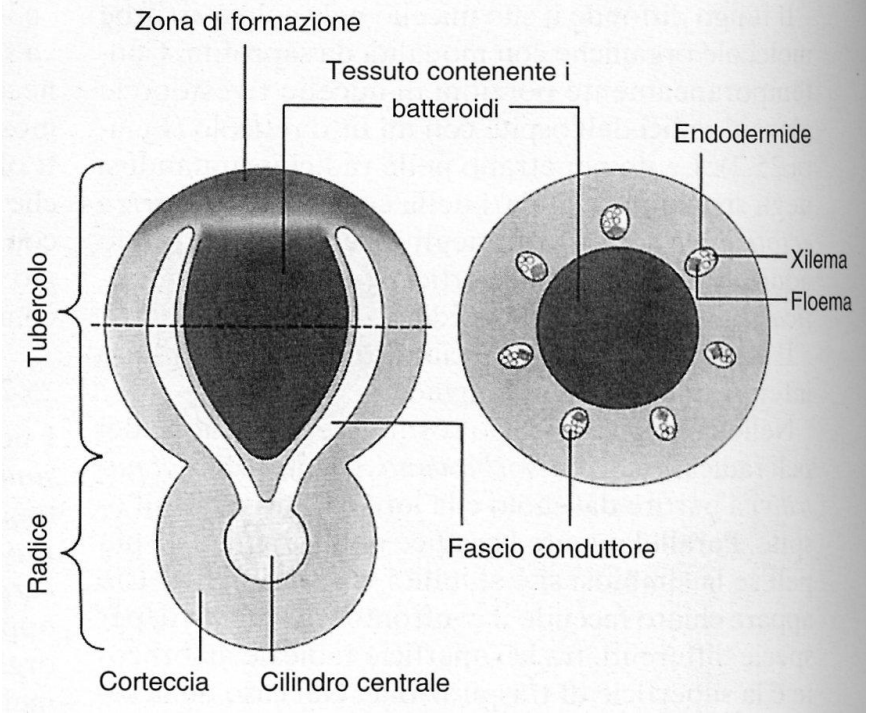
La simbiosi si stabilisce con l'adesione dei batteri ai *peli radicali* (verosimilmente mediante *lectine*, sostanze capaci di riconoscimento), a cui segue la penetrazione dei batteri nei peli stessi. All'interno dei peli i batteri vengono contornati da una struttura mucillaginosa, il *tubetto d'infezione*

Il filamento progredisce di cellula in cellula grazie a divisioni successive del batterio nello strato corticale della radice in direzione del cilindro centrale. Nell'attraversare la giovane parete cellulare dei peli le fibrille di cellulosa vengono lacerate, le protopectine e le emicellulose vengono digerite per via enzimatica.

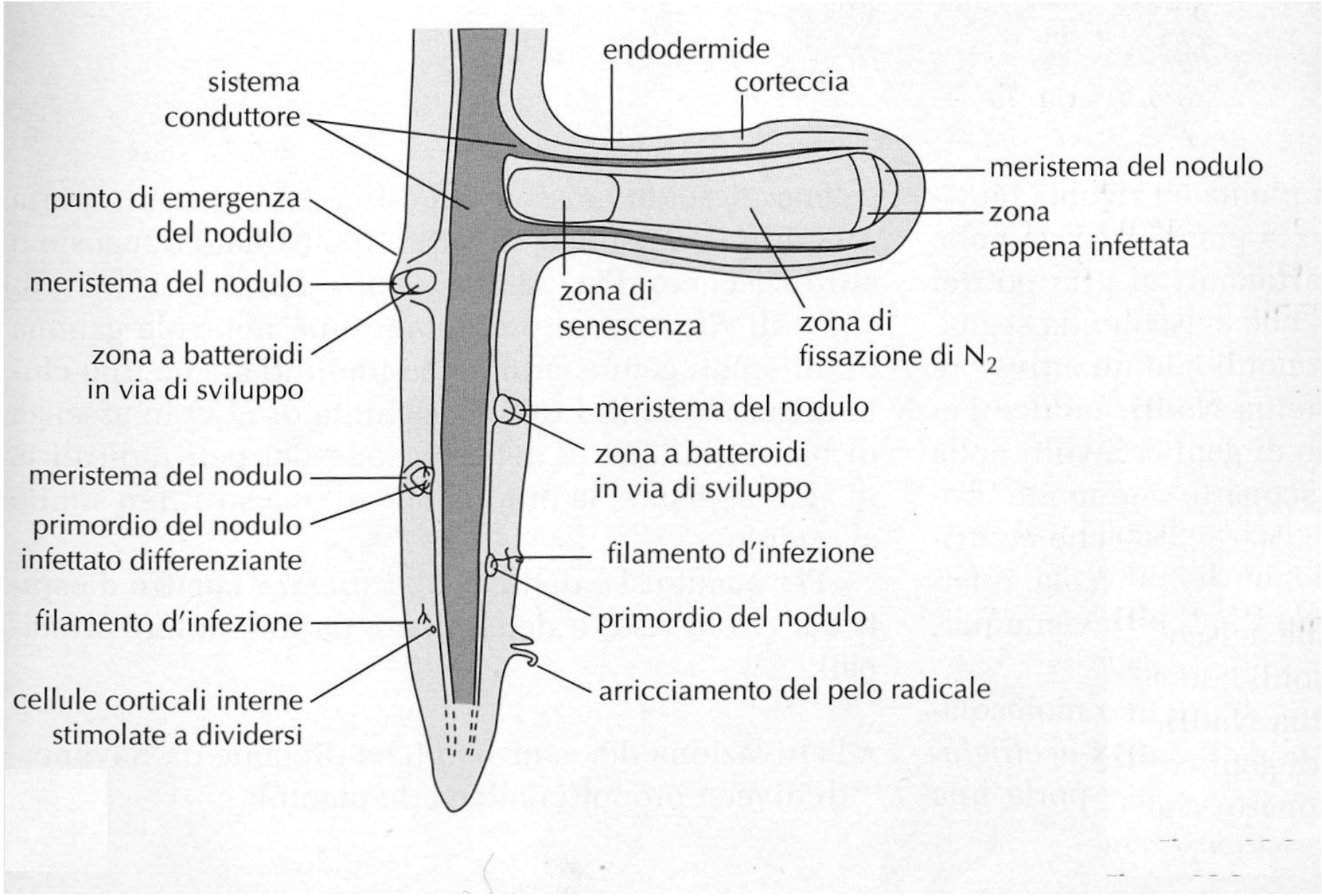








Il filamento d'infezione, in prossimità del cilindro centrale, stimola la divisione cellulare dello strato corticale della radice. Si forma perciò un *meristema* che, mediante la produzione continua di cellule, dà origine a un caratteristico nodulo detto *tubercolo*. La porzione centrale del nodulo è contornata da un *anello di fasci conduttori* che prendono origine dal sistema conduttore della radice. Diversamente da quanto avviene nella radice, nel nodulo il legno si trova all'esterno e il libro all'interno.


endodermide
corteccia
sistema conduttore
meristema del nodulo
punto di emergenza del nodulo
zona appena infettata
meristema del nodulo
zona di senescenza
zona a batteroidi in via di sviluppo
zona di fissazione di N_2
meristema del nodulo
zona a batteroidi in via di sviluppo
meristema del nodulo
primordio del nodulo infettato differenziante
filamento d'infezione
filamento d'infezione
primordio del nodulo
arricciamento del pelo radicale
cellule corticali interne stimolate a dividersi

Rhizobium sp. OKH-03



Le cellule dei noduli vengono rapidamente colonizzate dai batteri che si moltiplicano a ritmo sostenuto. Le forme d'infezione dei batteri penetrano nelle cellule mediante *invaginazioni membranarie* (*endocitosi*) La *forma d'infezione* con aspetto di bastoncino, non fissatrice di N_2, subisce una modificazione morfologica che conduce a *batteroidi*, forme sferiche più voluminose fissatrici di N_2. I batteroidi sono contenuti in *vacuoli d'infezione*, delimitati da una membrana, e occupano una consistente porzione del volume cellulare

Più tardi le membrane dei vacuoli d'infezione vengono demolite e i batteroidi digeriti dalle cellule vegetali.



Rhizobium bacteroids in bean nodules

batteroidi

- *Rhizobium* e generi affini comprendono batteri gram-negativi, aerobi o microaerobi (!!!)
- Nel nodulo radicale vengono create le condizioni ottimali perché la nitrogenasi lavori in condizioni ottimali, in particolare viene **regolata la concentrazione di O_2** che funge da potente inibitore dell'attività enzimatica
- → controllo mediato dalla formazione di **leg-emoglobina**, presente in elevate concentrazioni nel citosol delle cellule infettate.
- Il gruppo eme (Fe), che lega l'O_2, è prodotto dal batterioide, mentre la globina è prodotta dalle cellule della pianta = proteina simbiontica.
- Inoltre, il tessuto periferico esercita una notevole resistenza alla diffusione dell'O_2, grazie anche all'assenza di spazi intercellulari, che sono occlusi da una specifica glicoproteina.
- **→ concentrazione interna di ossigeno circa 100 volte inferiore di quella esterna (0,2% invece che 20%).**

Lo sviluppo dei noduli illustra che le simbiosi rappresentano un equilibrio nella competizione per la vita: all'inizio i batteri attraversano la pianta, fatto che conduce all'infezione. Ciò provoca una reazione di difesa da parte della pianta (cattura dei batteri in un filamento d'infezione, formazione del nodulo, trasformazione dei batteri in batteroidi). Nelle cellule dei noduli la vitalità dei batteri e la capacità di difesa delle piante sono mantenute in equilibrio (equilibrio simbiontico). Alla fine la pianta risulta vincitrice poiché digerisce i batteri e diviene così parassita di questi.