

Evoluzione della pluricellularità

In Summary:

“Whereas prokaryotes evolved spectacular modes of metabolic diversification far beyond those in eukaryotes, eukaryotes evolved morphological complexity”

Margulis and Dolan p.132

Take-Home Points:

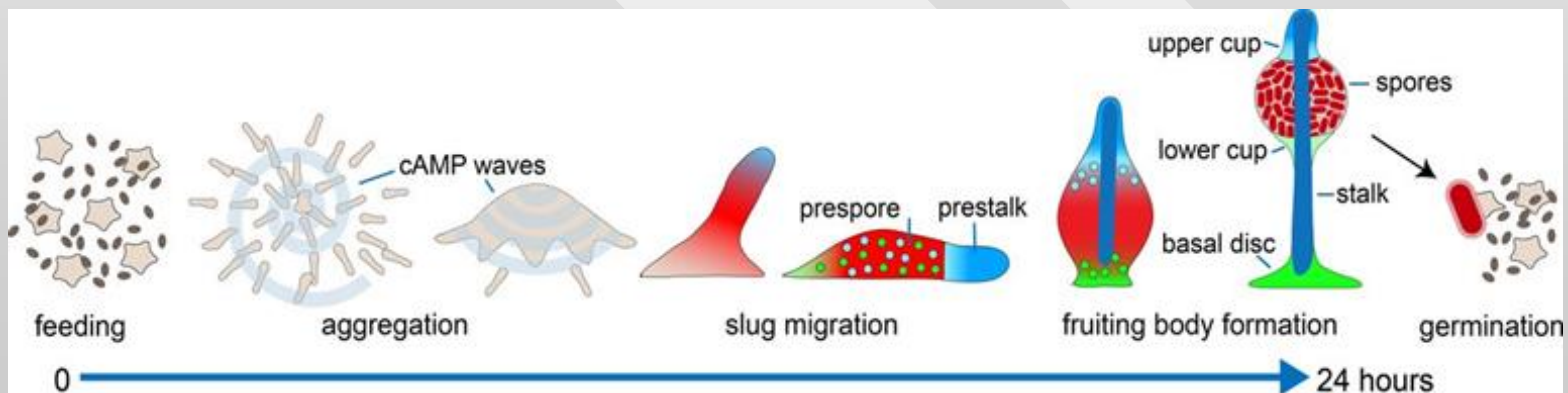
- Eukaryotic cells are well-known for their elegant compartmentalization strategies
- Multicellularity evolved to overcome efficiency problems associated with size constraints
- Eukaryotic cells evolved a variety of morphological strategies to enable larger genomes, specialization of cell function and a trend toward sexual reproduction:
DIVISION OF LABOR

La **pluricellularità** è uno dei **principali vantaggi evolutivi degli Eucarioti** perché permette una maggiore **specializzazione cellulare**, l'evoluzione di **genomi più complessi** e della **riproduzione sessuata**

Origine della pluricellularità

Tre ipotesi fondamentali:

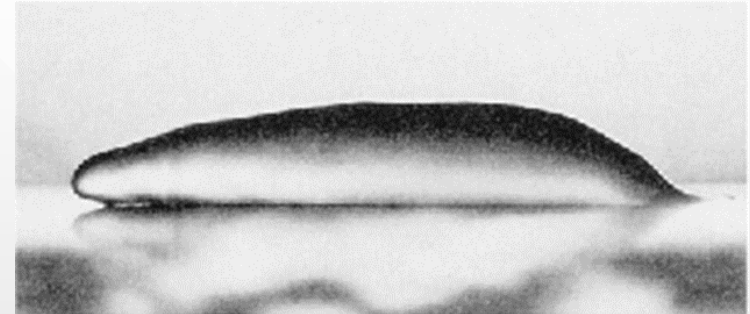
- Per simbiosi (o endosimbiosi) interspecifica: improbabile, non permanente, scarsamente documentata
→ Licheni
- Per cellularizzazione (teoria sinciziale): improbabile, poco documentata, non permanente
→ **Ciliati**
- Per formazione di colonie (Haeckel, 1874): chiara e documentata
→ *Dictyostelium* sp., *Physarum* sp., Choanoflagellates
→ *Eudorina* sp., *Volvox* sp.



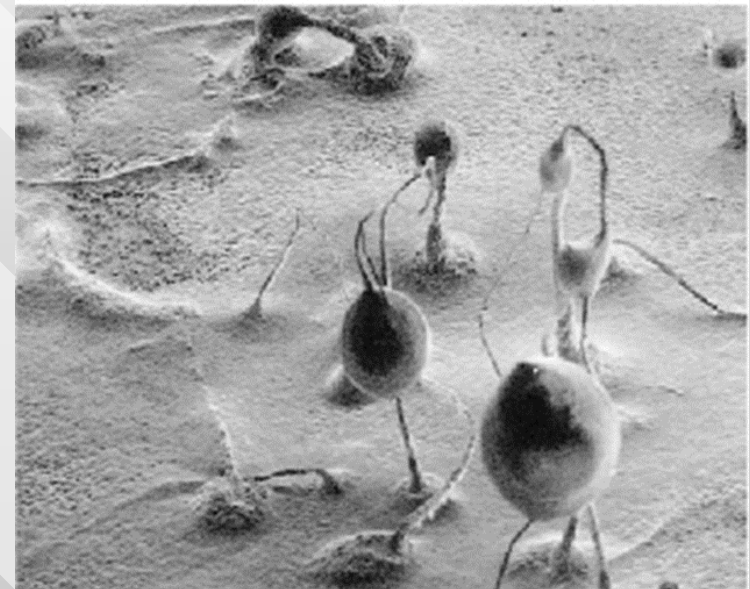


Dictyostelium discoideum,
protista coloniale ('muffa mucillaginosa') che alterna
fasi ameboidi unicellulari a fasi pluricellulari

“Lumaca” migrante (*slug*) e corpo fruttifero in
D. discoideum



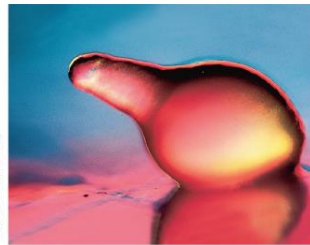
(a) *Dictyostelium discoideum*



(b) *Dictyostelium discoideum*



(a) 50 μm



(b) 50 μm

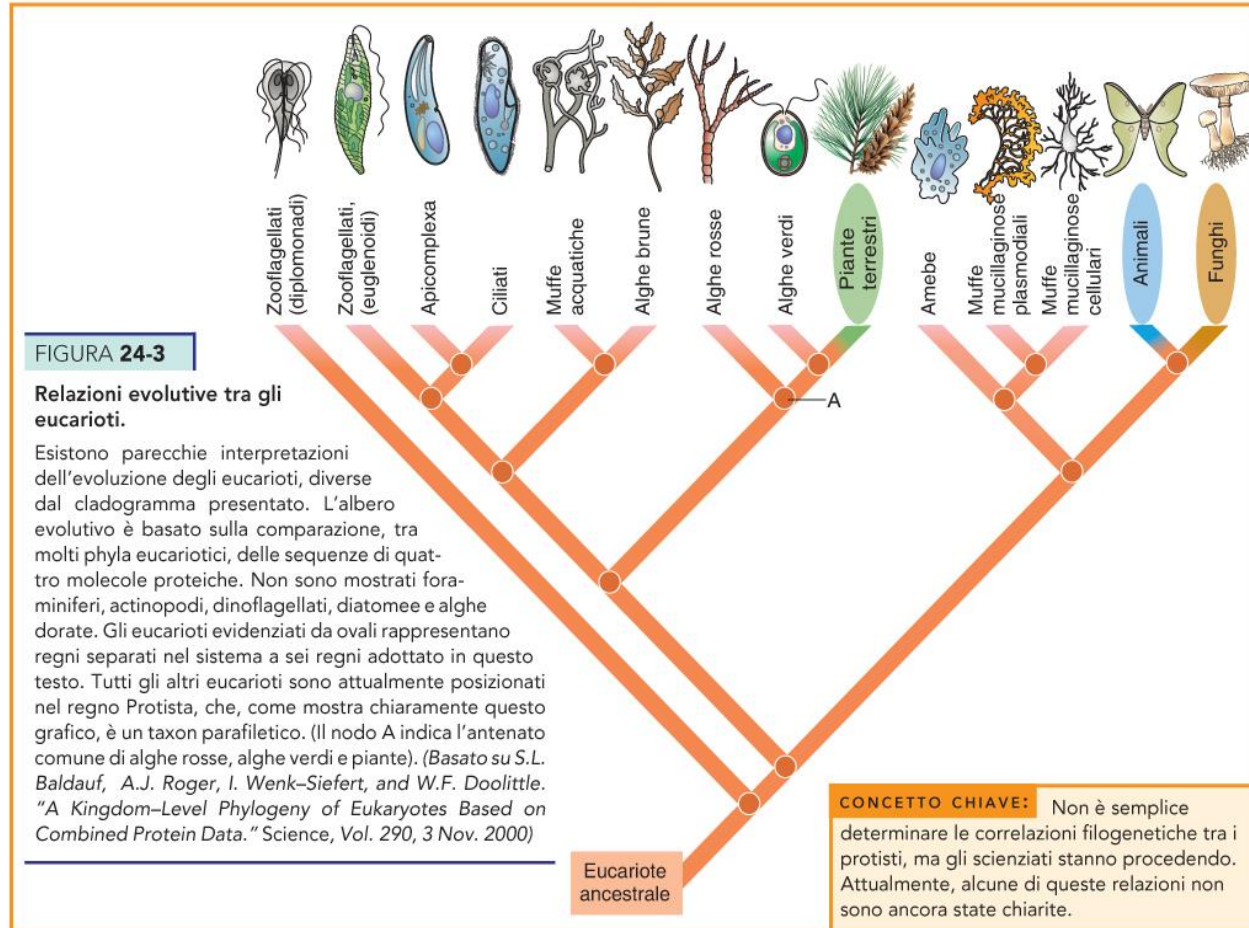


(c) 100 μm

FIGURA 24-24 Il fungo mucillaginoso cellulare *Dictyostelium discoideum*.

(a) Aggregazione di cellule ameboidi. (b) Questa aggregazione costituisce un pseudoplasmodio migrante, detto lumaca, che forma un corpo fruttifero pedunculato. (c) Il corpo fruttifero maturo libera delle spore che si aprono per rilasciare una cellula ameboide.

Relazioni evolutive tra gli Eucarioti: i Funghi

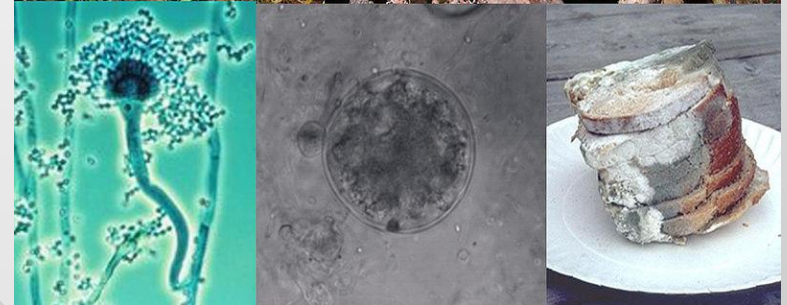


I Funghi (Regno Fungi)

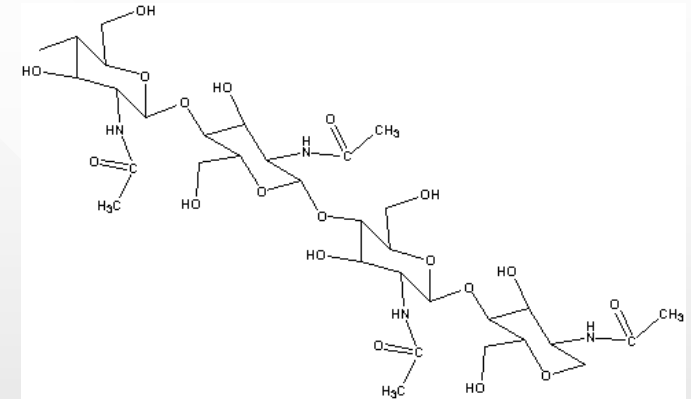
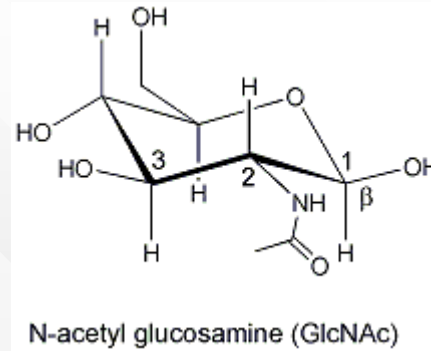
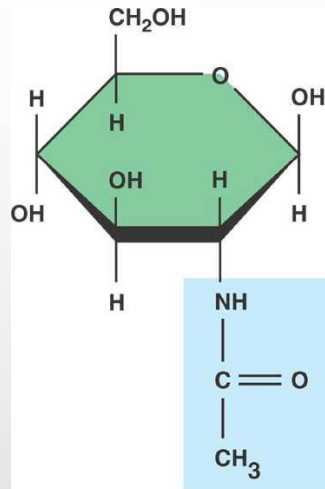
- Eucarioti pluricellulari **non ingestivi**
→ **parassiti** o **saprofiti** (alcuni sono **predatori**)
- La loro parete cellulare contiene **chitina** (N-acetilglucosammina)
- Sono generalmente **privi di stadi flagellati**



Saprolegnia sp.

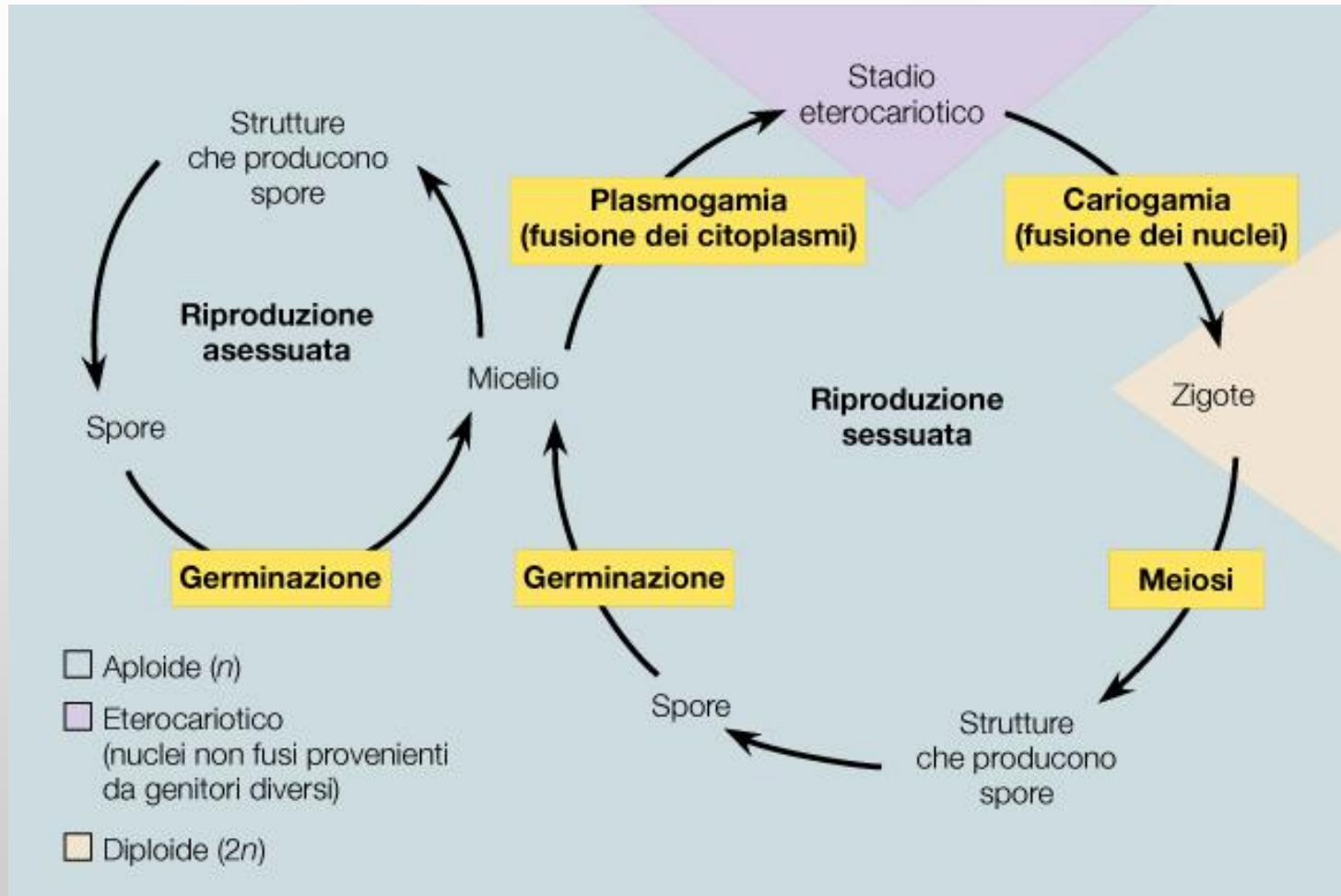


Struttura della **chitina**, il **secondo polisaccaride più diffuso sul pianeta** (il primo è l'amido)



La chitina è il componente fondamentale della parete cellulare dei Funghi, ma anche degli apparati boccali dei Molluschi e dell'esoscheletro degli Artropodi

I funghi sono caratterizzati da un ciclo biologico complesso, con uno **stadio eterocariotico**



Fonti: Sadava et al., 2014, 2019

Il corpo di un fungo è costituito da un intreccio di filamenti (**ife**) che formano un **micelio**

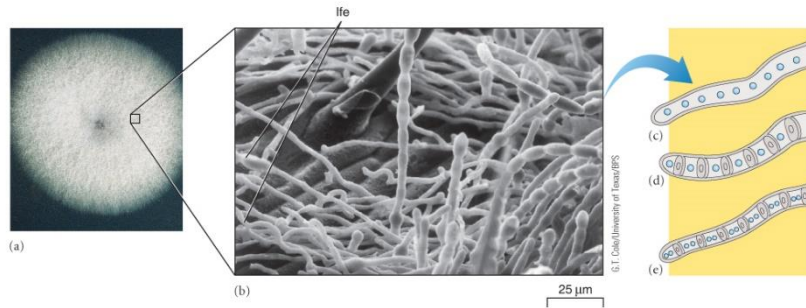


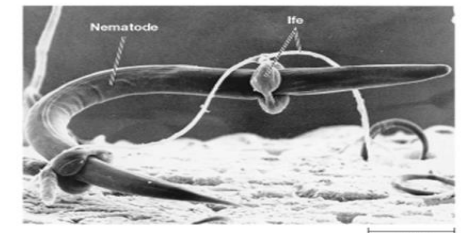
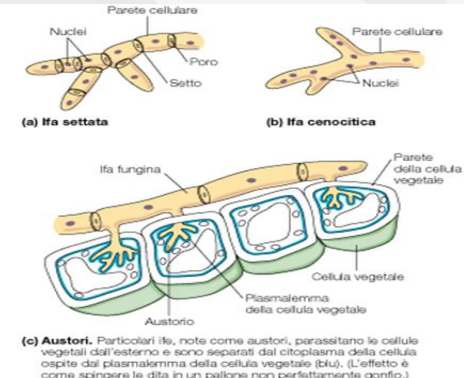
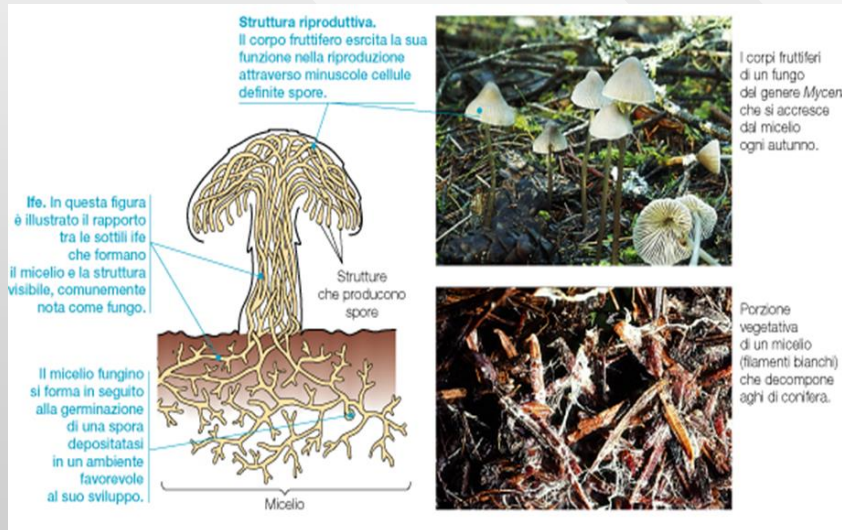
FIGURA 25-1 La struttura dei funghi.

(a) Un micelio fungino (largo 10 cm), costituito da una massa di ife filiformi, in crescita su uno strato di agar in una piastra di coltura. In natura i miceli dei funghi appaiono raramente così simmetrici. (b) MES di un micelio di *Blumeria graminis*, in crescita su una foglia (area scura sotto il micelio). (c) Un'ifa settata. (d) Un'ifa coenocitica. (e) Un'ifa settata in cui ogni cellula è dicariotica (ha due nuclei geneticamente distinti).

setti; ogni cellula è monocariotica (ha solo un nucleo). In alcuni taxa i setti sono perforati (come mostrato), permettendo al citoplasma di fluire da una cellula all'altra. (e) Un'ifa settata in cui ogni cellula è dicariotica (ha due nuclei geneticamente distinti).



Il micelio può produrre vari tipi di **spore** (ad esempio, conidiospore)



(d) Ife adattate per intrappolare e uccidere piccole prede. In *Arthrobotrys*, un fungo del suolo, determinate porzioni delle ife sono modificate a formare anelli che si stringono intorno a nematodi in meno di un secondo, quando l'animale cerca di passare attraverso l'anello. Il fungo penetra successivamente nella preda con le ife in accrescimento digerendone i tessuti interni (SEM).

Il micelio può formare un **corpo fruttifero** oppure altre strutture specializzate (“appressori”, “austori” e “cappi”)

Molti funghi sono **parassiti** di piante e animali...

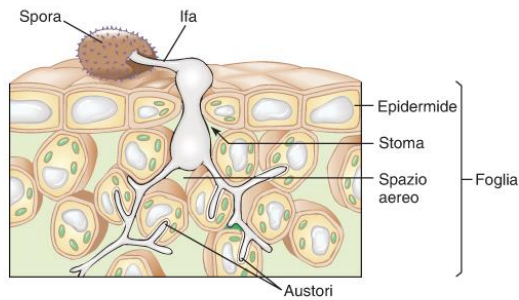
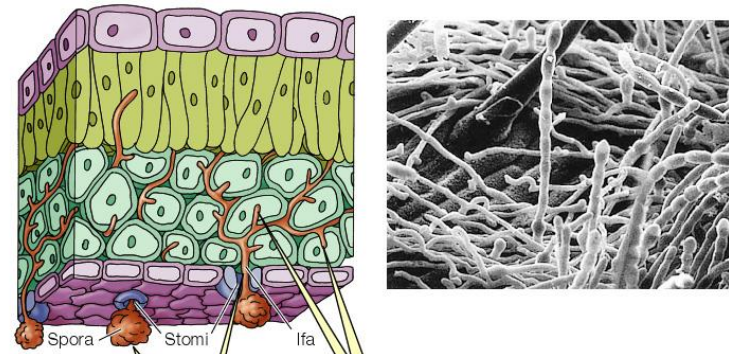


FIGURA 25-18 Meccanismo di parassitismo di un fungo in una pianta.

In questo esempio di parassitismo, l'ifa entra nella foglia attraverso uno stomato, si accresce, emette ampie ramificazioni occupando gli spazi aerei interni e penetra nelle cellule della pianta utilizzando ife specializzate, dette austori.



Le spore fungine germinano sulla superficie della foglia.

Alcune ife penetrano nelle cellule vegetali.

Ife allungate penetrano attraverso gli stomi nei tessuti interni della foglia, continuando ad accrescersi e ramificandosi.



(a) Olmi americani uccisi da un fungo



(b) Ruggine nera del grano



(c) Ergoti sulla segale cornuta

FIGURA 25-19

I funghi che causano malattie nelle piante.

(a) Nelle pesche la zona marcescente di colore marrone è dovuta a *Monilinia fruticola*, un ascomicete. Fotografato in Oregon. (b) Il carbone sull'ato di una pannocchia di mais dolce è causato da *Ustilago maydis*, un basidiomicete. Fotografato in Pennsylvania.



(a)



(b)

e causano gravi danni alle colture...

FIGURA 25-15 Le piantine di cedro rosso (*Thuja plicata*) reagiscono alle micorrize.

(a) Piantine di controllo cresciute con basse concentrazioni di fosfati e in assenza di funghi. (b) Piantine simili cresciute in condizioni identiche

al controllo, eccetto per il fatto che le radici hanno formato relazioni micorriziche.



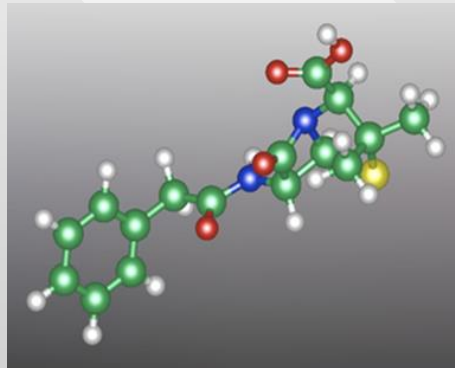
Courtesy of Randy Molina, U.S. Forest Service

Courtesy of Randy Molina, U.S. Forest Service

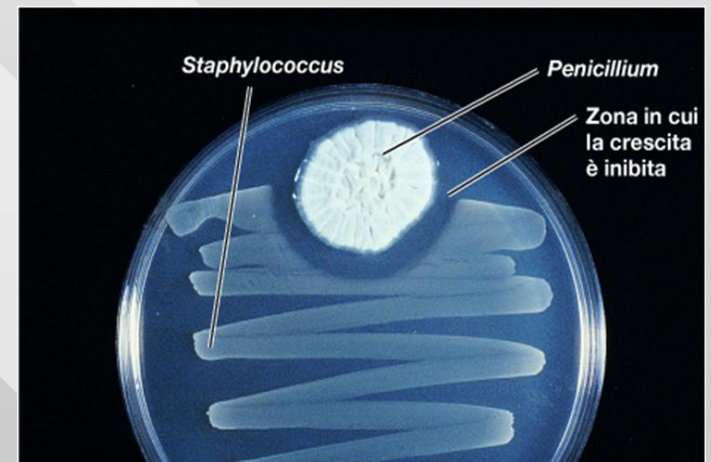
(a)

(b)

...ma altri sono indispensabili e fondamentali per una crescita rigogliosa delle piante (**micorrize**)



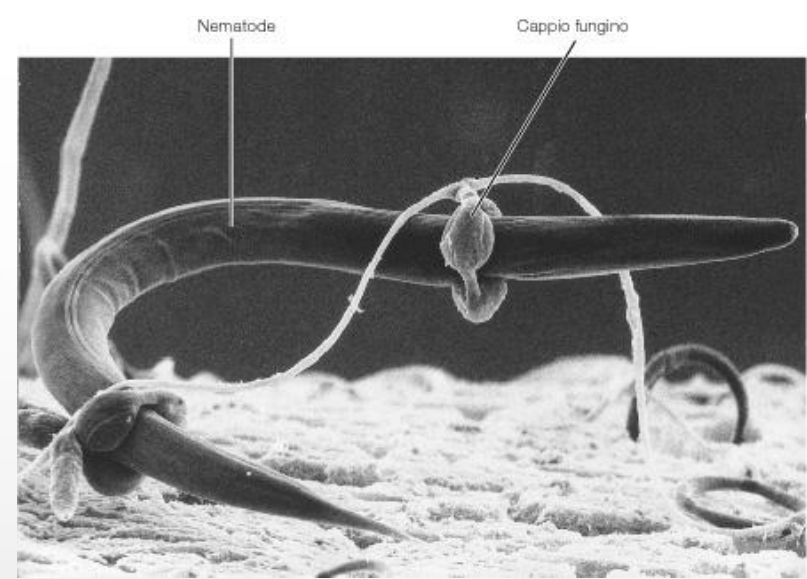
...e altri ancora producono **antibiotici**, molecole che uccidono batteri



La penicillina, prodotta dal fungo ascomicete *Penicillium notatum*, è il primo antibiotico scoperto nel 1928 da Alexander Fleming (1881-1955), Premio Nobel per la Medicina nel 1945

... e altri ancora sono carnivori e **predatori**:
le loro ife formano “cappi” a scatto per
catturare nematodi

...e infine sono a loro volta una **apprezzata
fonte di cibo**, non solo per gli esseri umani..



Harposporium anguillulae, predatore di nematodi

Alcune formiche operaie di *Atta cephalotes*, di Costa Rica, intente ad aggiungere un ritaglio di una foglia al proprio giardino di funghi.



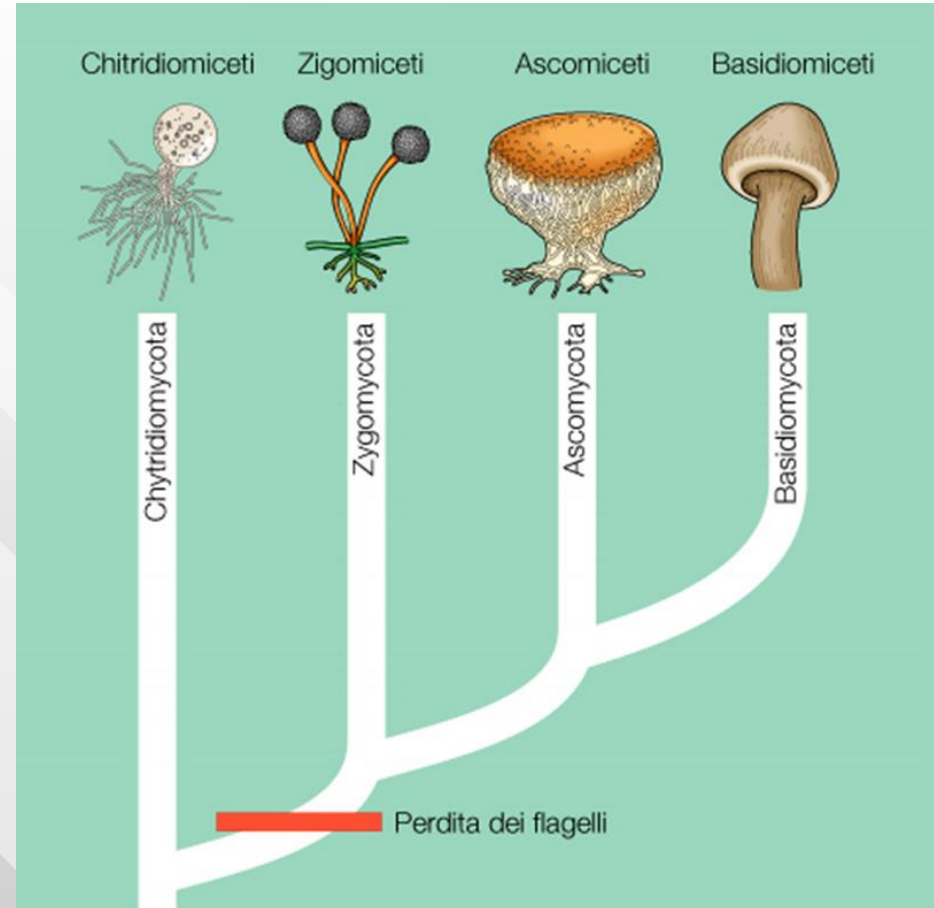
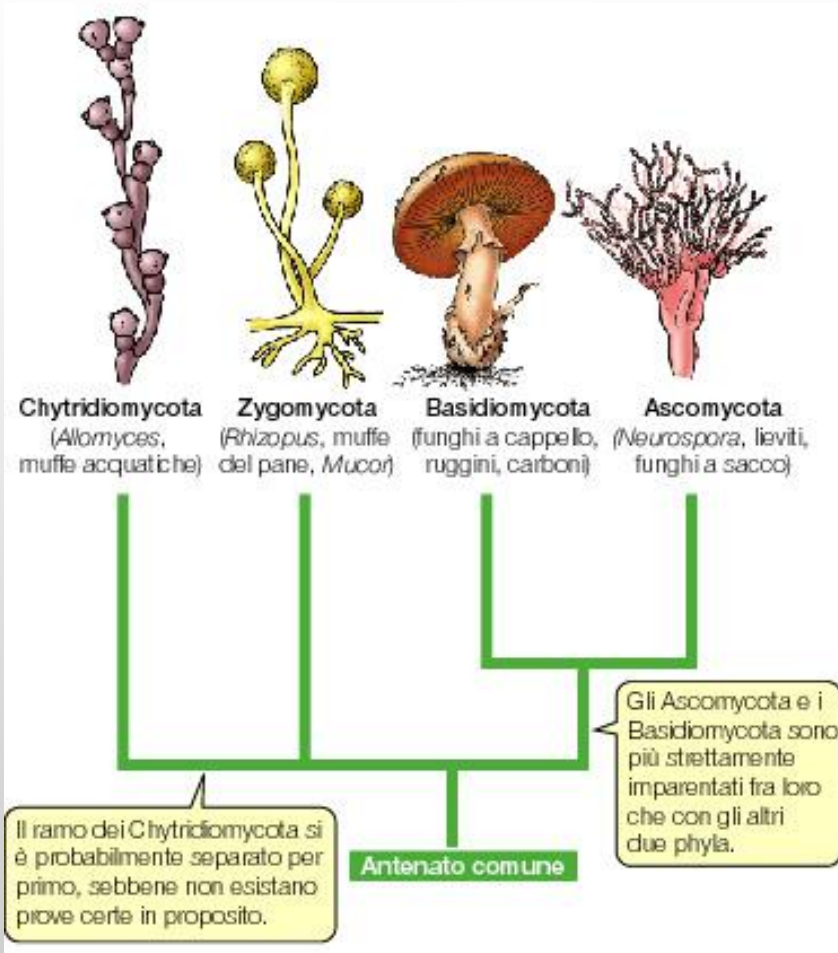
Il fungo corrisponde al materiale bianco. In risposta alle cure delle formiche, il fungo si accresce e serve da fonte di cibo per le formiche.

Oltre ad allevare afidi, alcune specie di formiche **coltivano funghi**

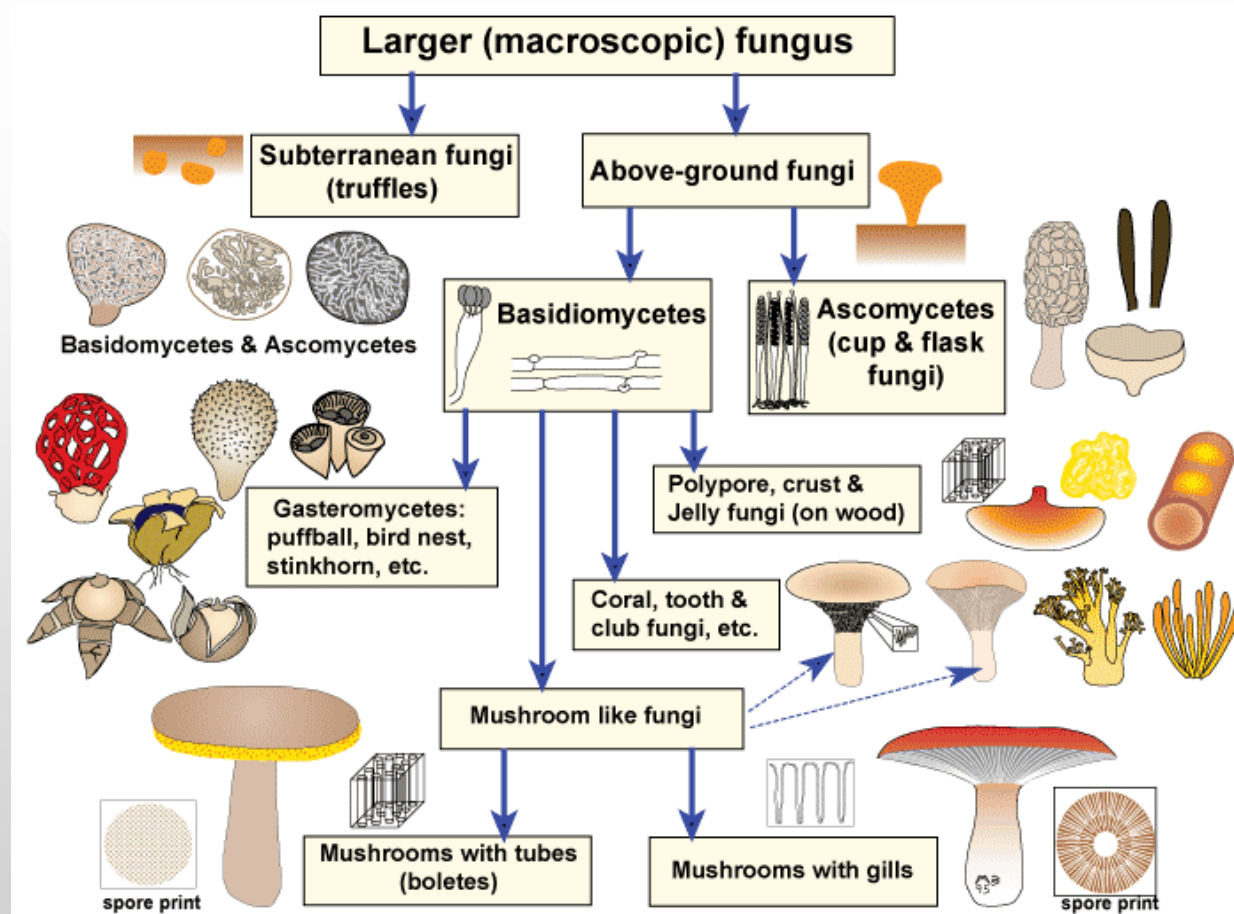


Porcino da 2.7 Kg trovato nel 2018 in Toscana

Evoluzione e classificazione dei Funghi



Organismi modello tra i Funghi



Risorse per il genoma dei Funghi

<http://www.sanger.ac.uk/resources/downloads/fungi/>

Chytridiomycetes

funghi primitivi con stadi flagellati



John Taylor, University of California at Berkeley

FIGURA 25-4 Chitridiomyceti.

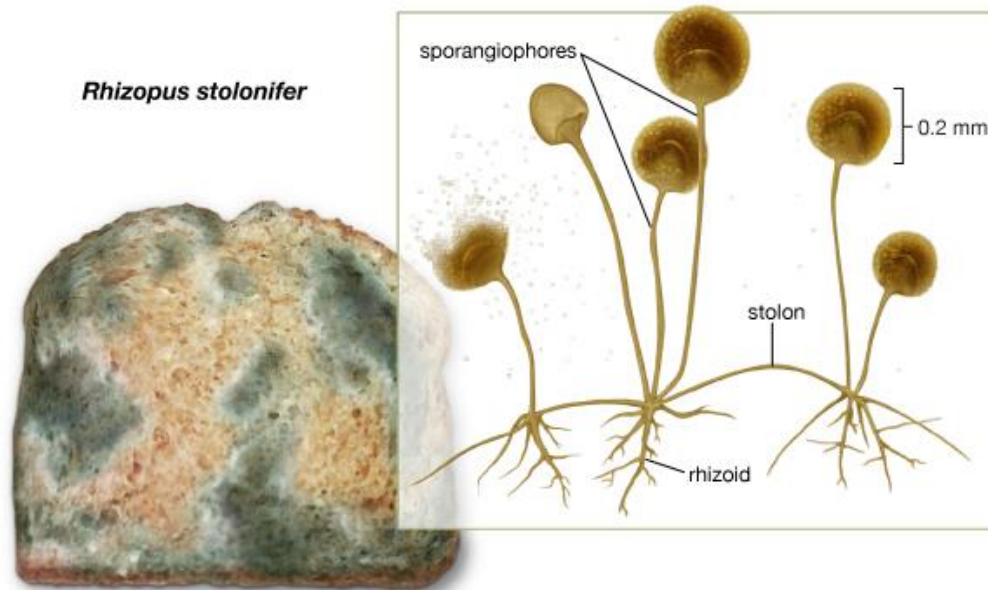
MO (micrografia ad interferenza differenziale di Nomarski) di un normale chitridiomycete (*Chytridium conervae*). Molti di questi funghi hanno una forma microscopica del corpo, che consiste di un tallo cenocitico rotondeggiante e di ramificazioni di rizoidi che assomigliano a radici. I rizoidi possono ancorare il tallo e assorbire il cibo predigerito.

Synchytrium endobioticum
agente della rognà nera della patata

Fonte: Solomon et al., 2014

Zygomycetes:

la “muffa nera” del pane (*Rhizopus* sp.) e il “fungo lanciatore” (*Pilobolus* sp.)



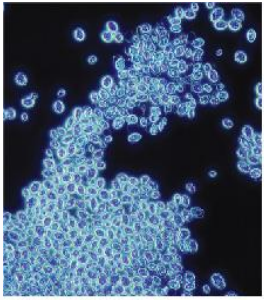
© 2013 Encyclopædia Britannica, Inc.



Calbisno/Visuals Unlimited

FIGURA 25-6 | *Pilobolus*, uno zigomicete che cresce nello sterco animale.

Sono mostrati sporangi pedunculati che protrudono da un mucchio di sterco, che nasconde un micelio molto esteso del fungo. Gli sporangi pedunculati, alti 5–10 mm, esplodono e scaricano gli sporangi (terminale nero) sull'erba adiacente. Quando gli animali (bovini ed equini) mangiano l'erba, le spore passano senza conseguenza attraverso l'apparato digerente e vengono depositate con lo sterco.



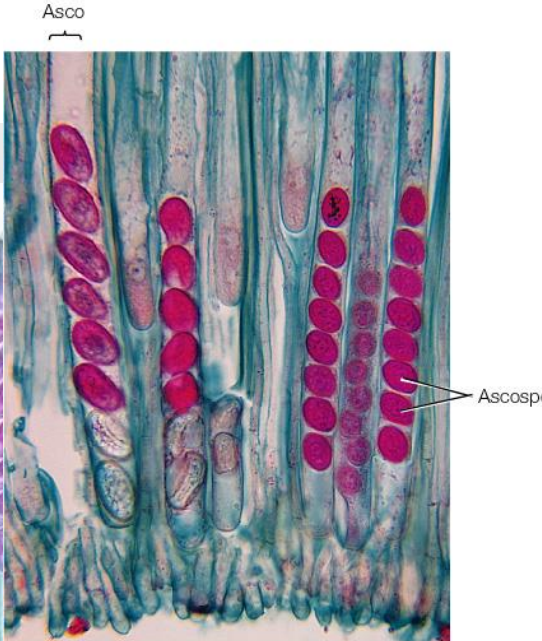
(a) *Saccharomyces cerevisiae*



(c) *Morchella esculenta*

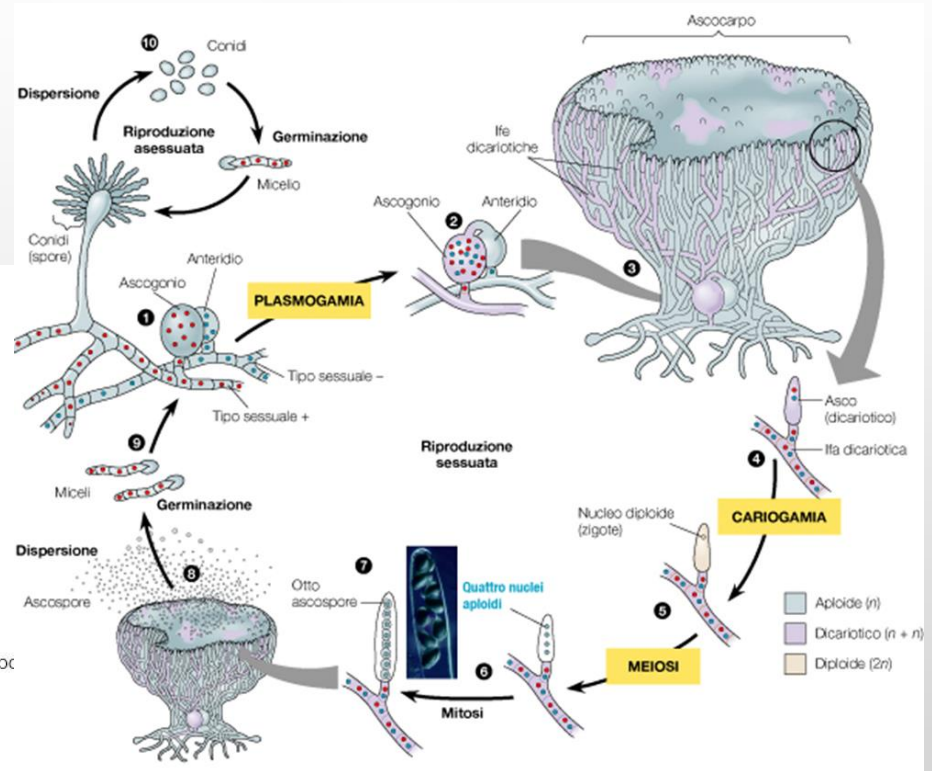


(b) *Aleuria* sp.



Asco

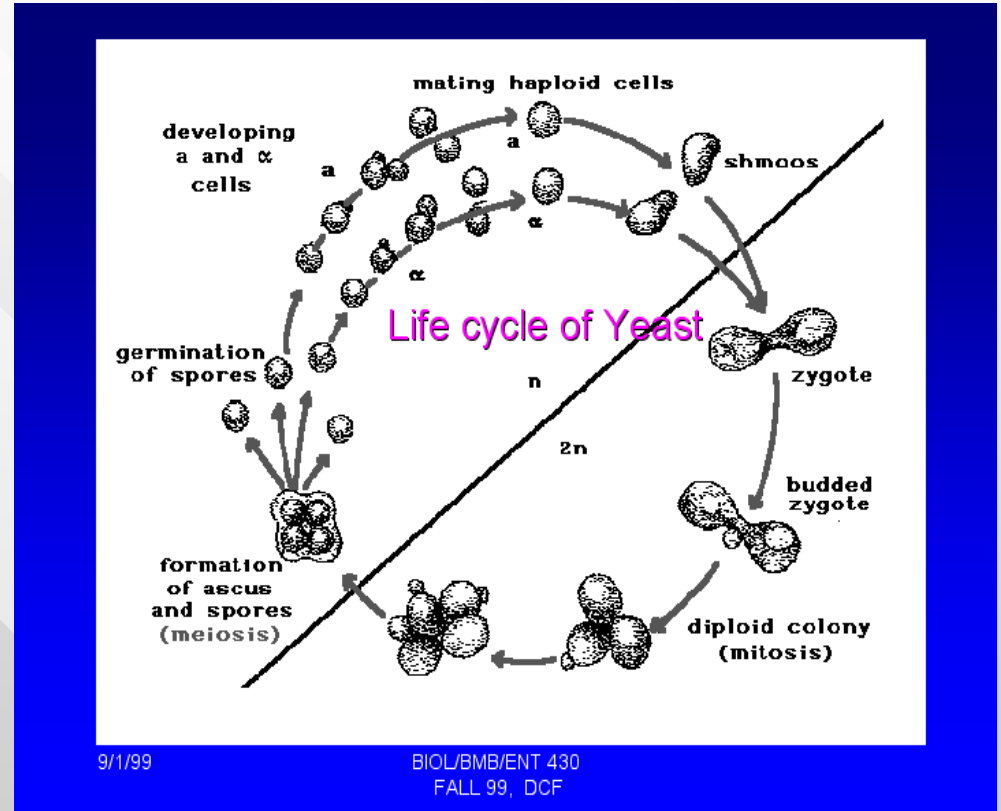
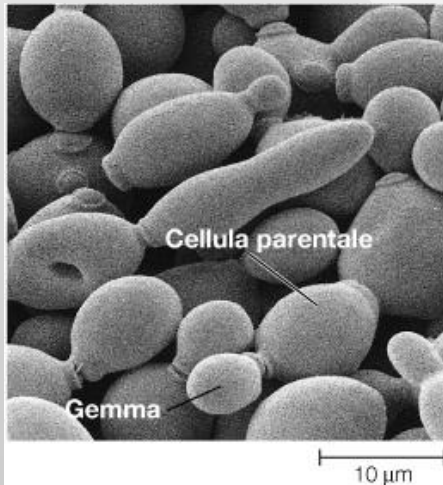
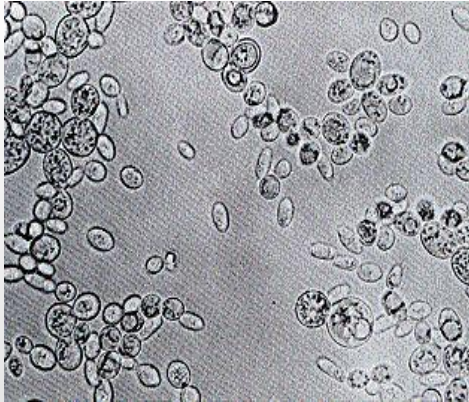
Gli Ascomiceti (**Ascomycetes**): funghi con **spore** in un “**astuccio**” (**asco**)



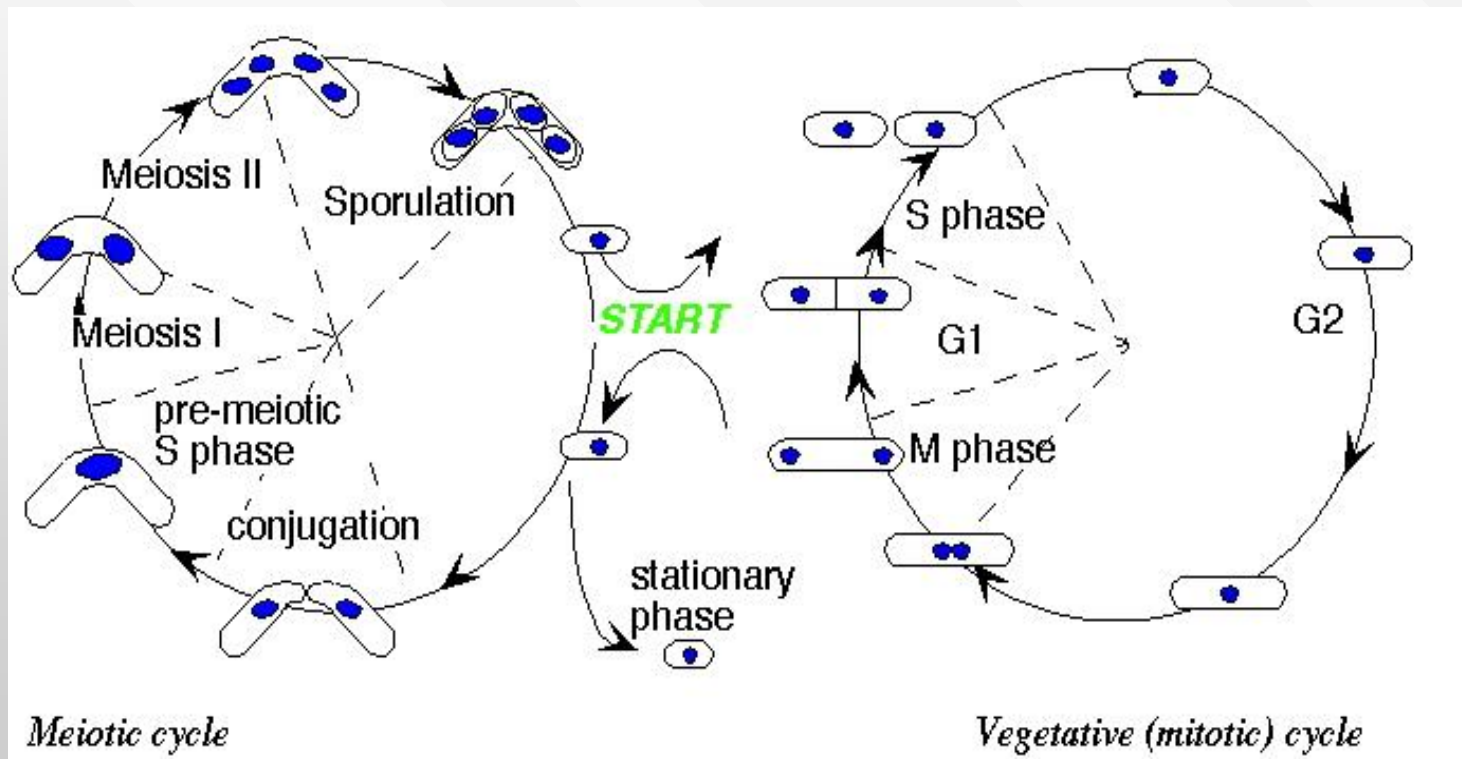
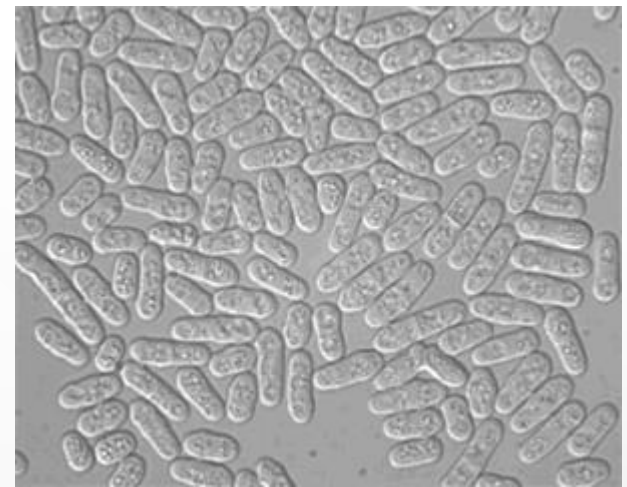
Ciclo di un Ascomicete

Fonti: Sadava et al., 2014, 2019; Solomon et al., 2012

Due fondamentali “organismi modello” sono Ascomiceti:
Saccharomyces cerevisiae
 (“lievito di birra”, o “lievito a gemmazione”) ...



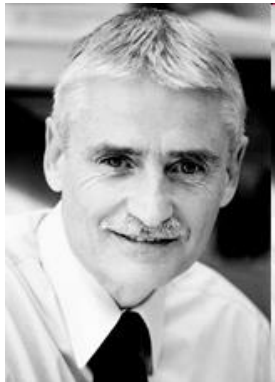
...e *Schizosaccharomyces pombe*
("lievito a scissione")



Saccharomyces cerevisiae, lievito a gemmazione

- **Primo Eucariota interamente sequenziato (1997)**
- **Organismo modello fondamentale** per moltissimi studi: ciclo cellulare, mutagenesi, espressione genica, differenziamento, farmacologia, genomica comparata e altri

Premio Nobel 2001 per la Medicina e la Fisiologia
"for their discoveries of key regulators of the cell cycle"

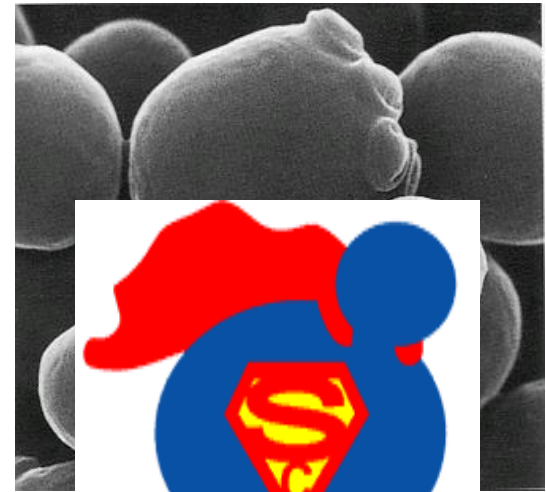


Leland Hartwell

Tim Hunt

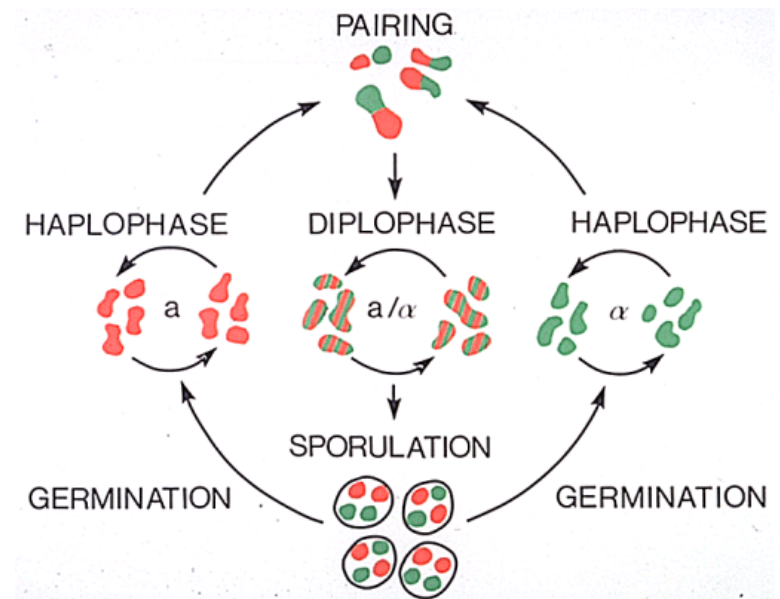
Paul Nurse

Fonte: <https://microbewiki.kenyon.edu>



...*Saccharomyces cerevisiae*!

Behold the Awesome Power of Yeast. 



Genoma, proteoma e trascrittoma di *S. cerevisiae*

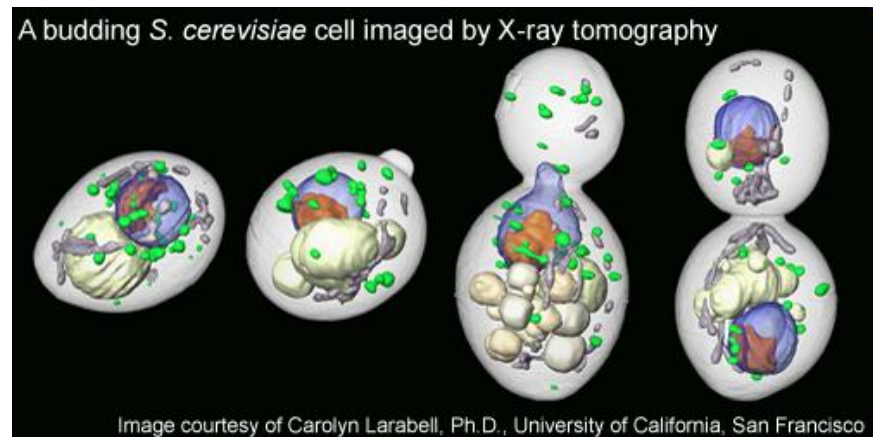
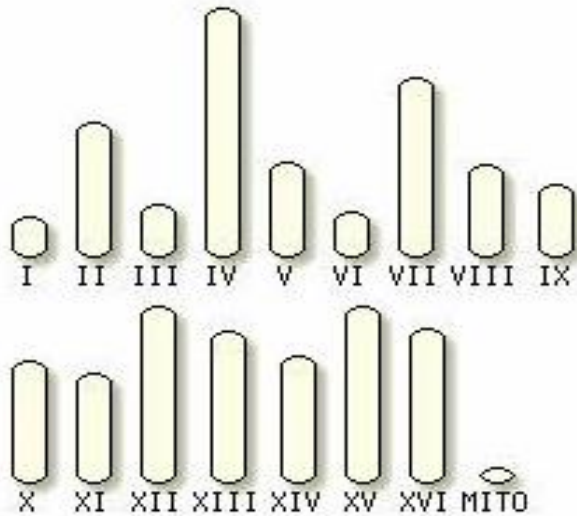


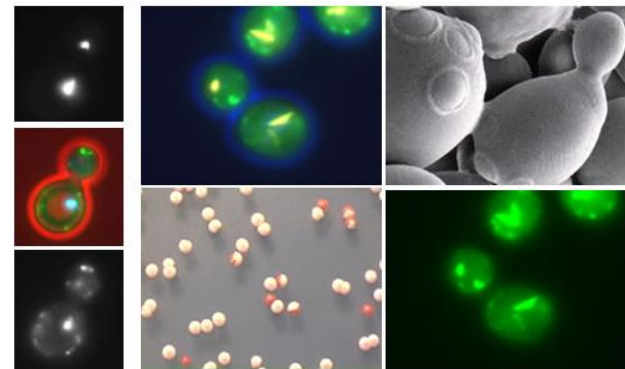
Image courtesy of Carolyn Larabell, Ph.D., University of California, San Francisco

- 16 cromosomi
- 12 Mb, 6275 geni, 5800 codificanti
- Omologia del 23% con il genoma umano e mutanti disponibili sul 90% del genoma

Banca dati principale di *S. cerevisiae*:

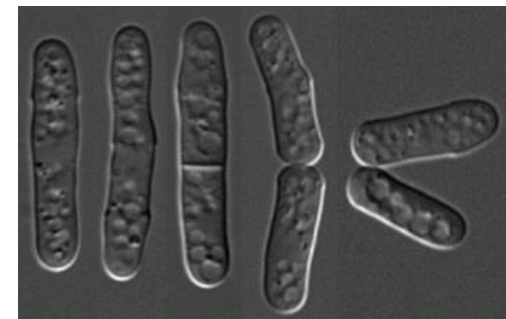
Saccharomyces Genome Database – SGD

<https://www.yeastgenome.org/>

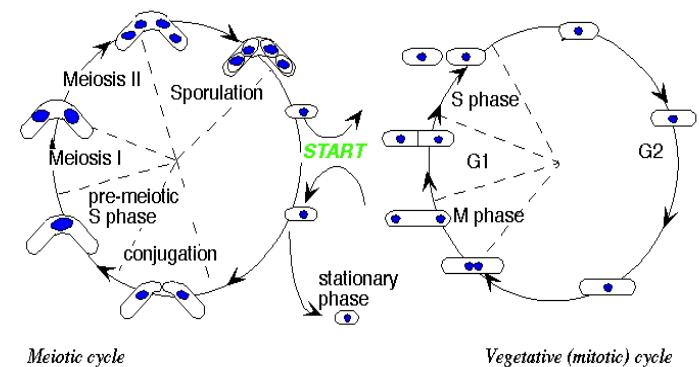
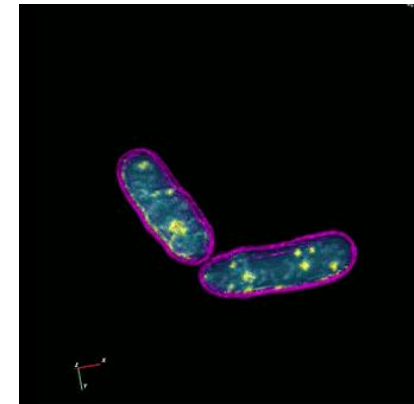


Fonti: <https://www.yeastgenome.org/>
<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>

Schizosaccharomyces pombe,
lievito a scissione
("pombe": "birra" in Swahili)



- Progetto Genoma iniziato nel 1995 al Sanger Institute
- Sequenziamento completato nel 2002 (Wood et al., 2002)
- Genoma e proteoma comparato con *S. cerevisiae*
- Importante per studi sul ciclo cellulare, replicazione e riparo del DNA, stabilità del genoma



Ascomiceti eduli:
Morchella sp. (spugnola) e *Tuber* sp. (tartufo)



(a) Gli ascocarpi di *Hygrophorus coccineus*.



(b) I tartufi sono ascocarpi che formano corpi fruttiferi sotterranei ed emettono un profumo penetrante che attrae animali che si nutrono di questi funghi disperdendone le ascospore. *Tuber melanosporum*, che è estremamente apprezzato dai gourmet per il suo aroma, ha un valore commerciale di oltre 600 euro all'etto.



(c) Il corpo fruttifero di *Morchella esculenta* è edule e si trova spesso sotto gli alberi da frutta.

Tuber melanosporum (Ascomycota Pezizales)
(tartufo nero del Périgord)

- Il pregiatissimo **tartufo nero europeo** (concorrente principale dell'altrettanto pregiatissimo **tartufo bianco del Piemonte, *T. magnatum***) ha il genoma più grande e complesso finora riscontrato in un fungo (125 Mb)
- Il suo genoma a 8 cromosomi è stato interamente sequenziato nel 2010 da un consorzio italo-francese (Tuber Genome Consortium)
- Il 58% del genoma è costituito da elementi trasponibili (trasposoni) e vi sono solo 7500 geni codificanti



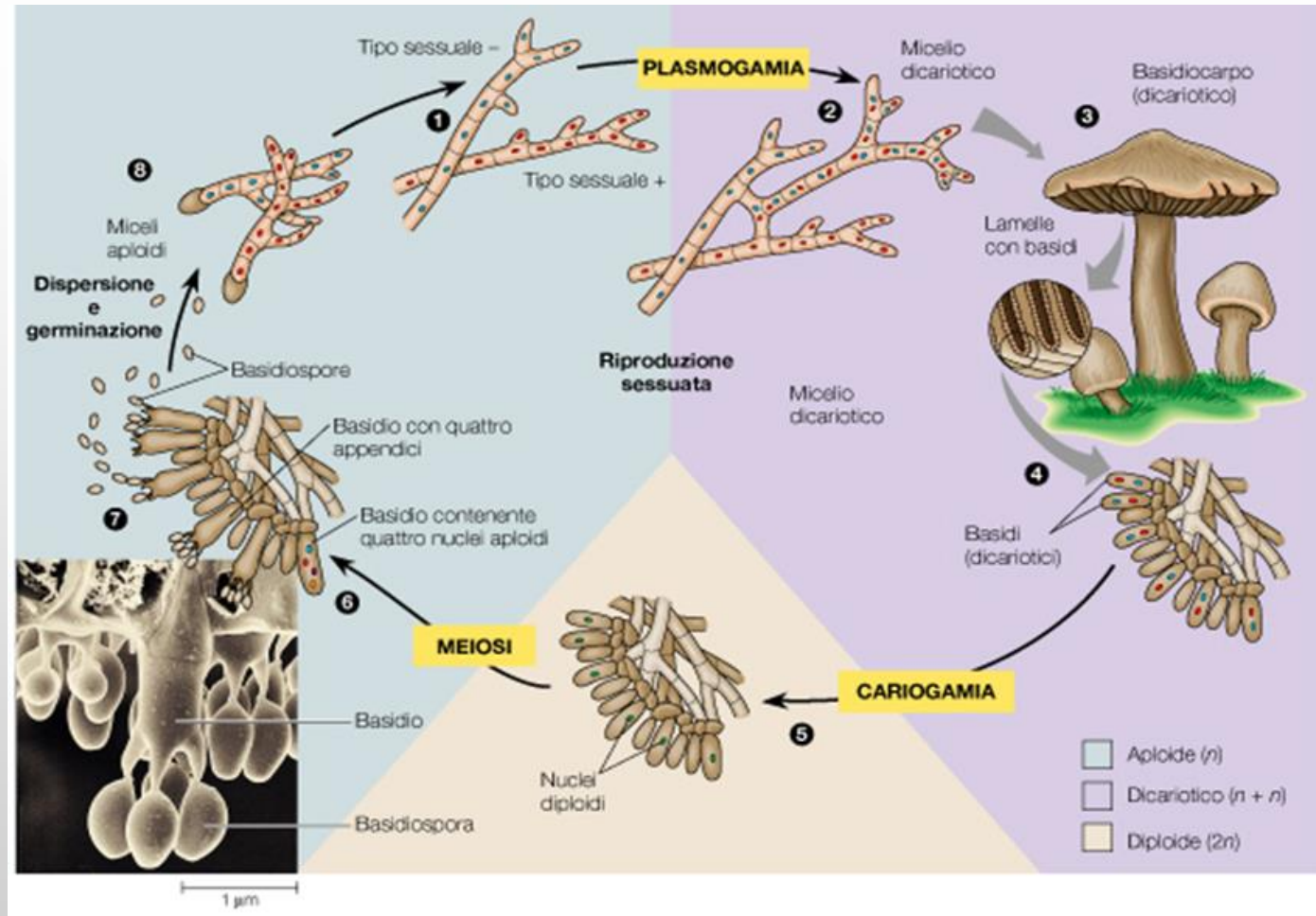
Banca dati di riferimento

TuberDB

<http://mycor.nancy.inra.fr/IMGC/TuberGenome/>

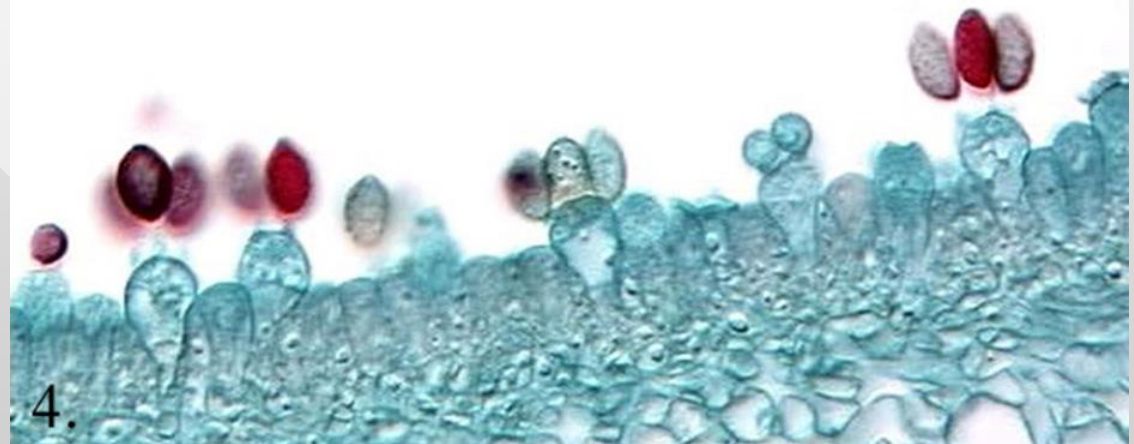
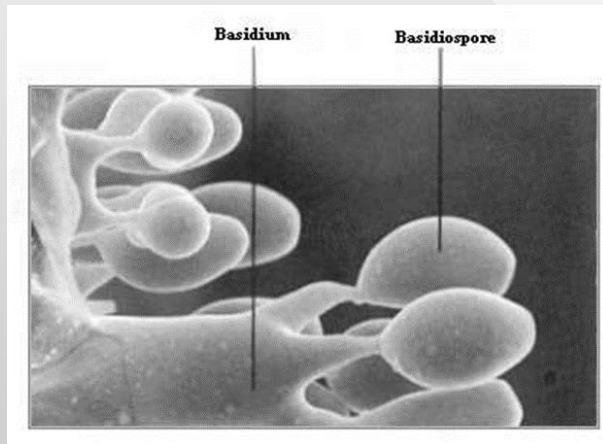
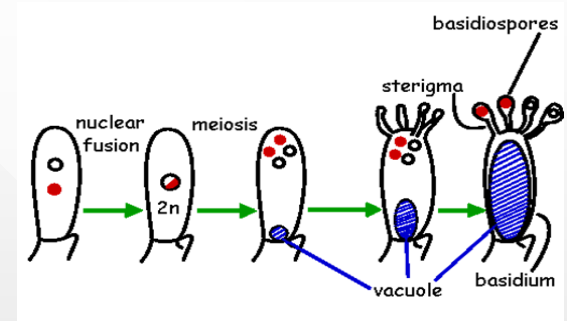
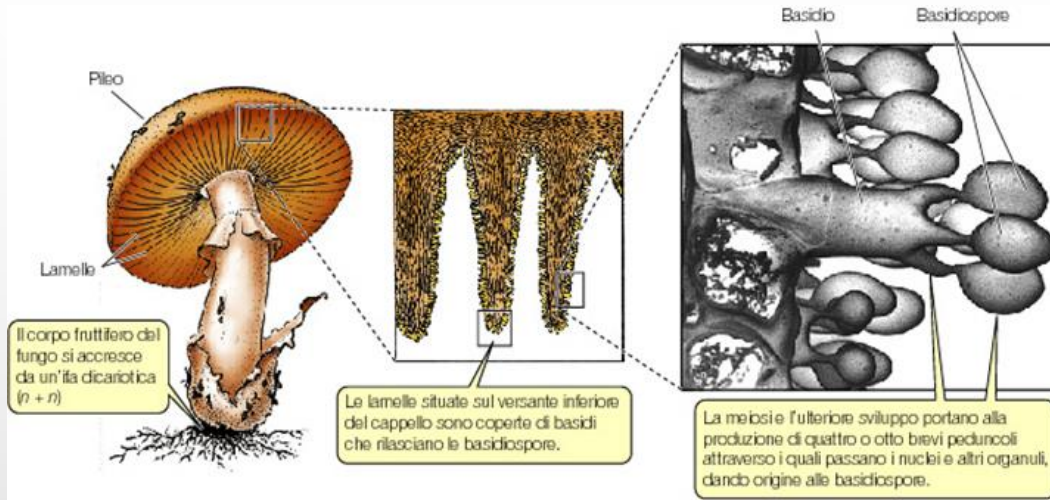


I Basidiomiceti (Basidiomycetes) portano le spore (**basidiospore**) su protuberanze (“**basidi**”)



Nel ciclo di un Basidiomicete le basidiospore sono prodotte dopo la formazione del corpo fruttifero e la cariogamia

Ciascun basidio porta **4 basidiospore**,
 prodotto della cariogamia e poi della meiosi



Basidiospore al SEM e al microscopio ottico

Agaricaceae e Boletaceae, le principali famiglie di Basidiomiceti



Agaricus arvensis (prataiolo)



Armillaria mellea
(chiodino)



Cantharellus cibarius (gallinaccio o finferlo)



Boletus edulis (il pregiatissimo “porcino”)

Funghi eduli e funghi velenosi

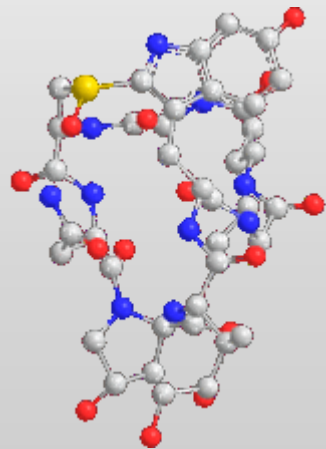


Le tossine mortali del fungo *Amanita phalloides* (Agaricaceae)

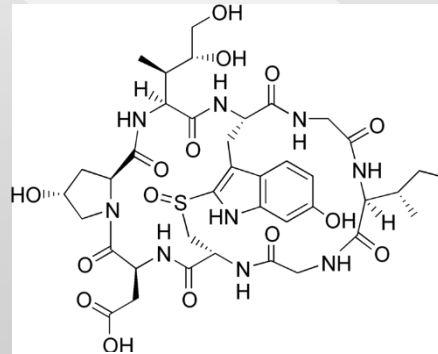
- ***Amanita phalloides*** (“ovolo malefico”, “coppa della morte”) è un fungo **estremamente velenoso** con aspetto molto simile a specie eduli pregiate
- Due delle sue tossine (gli octapeptidi ciclici **α -amanitina** e **β -amanitina**, insolubili e stabili al calore) sono **potenti inibitori della RNA polimerasi II**, l'enzima che trascrive mRNA e snRNA
- L'avvelenamento da amatossine (ingestione di 0.1 mg/kg, pari a 7 mg in un adulto) **blocca l'RNA polimerasi II e quindi la sintesi proteica**, provocando la **necrosi** delle cellule del fegato, dei reni e del cuore
- I sintomi compaiono con un ritardo di 6-15 ore, generalmente quando è ormai **troppo tardi** per salvare la persona avvelenata



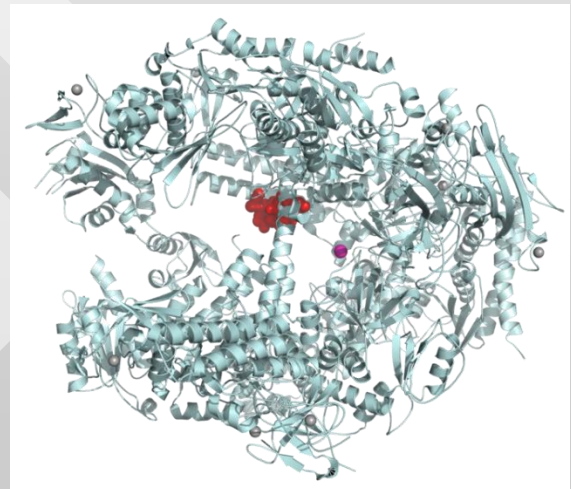
α -amanitina legata
alla RNA polimerasi



α -amanitina

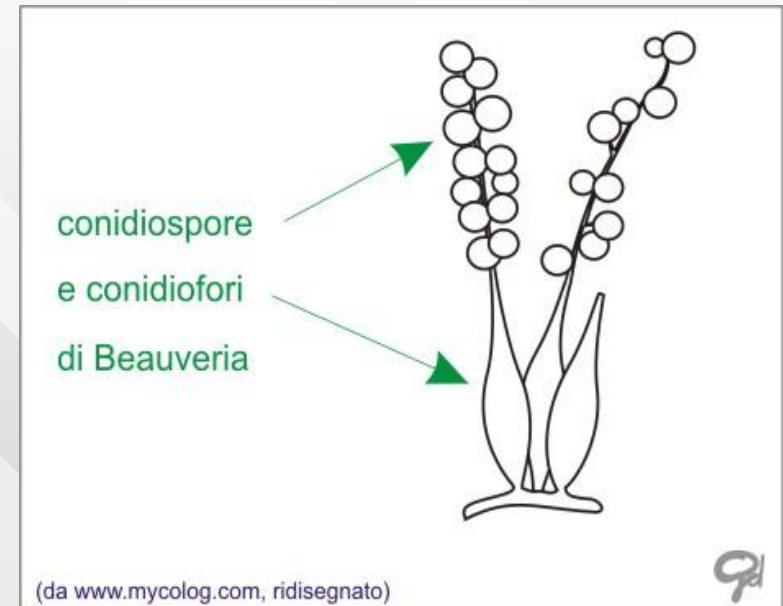


β -amanitina



Funghi Imperfecti (Deuteromycetes o Funghi mitosporici)

funghi dei quali non è nota la riproduzione sessuata e quindi difficilmente classificabili

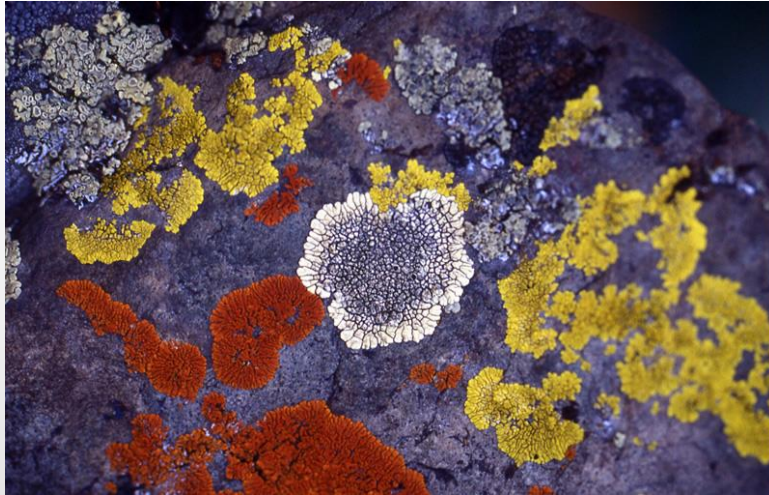


Beauveria bassiana

un interessante fungo mitosporico parassita di termiti (Insecta Isoptera), cavallette (Orthoptera) e zanzare (Diptera)

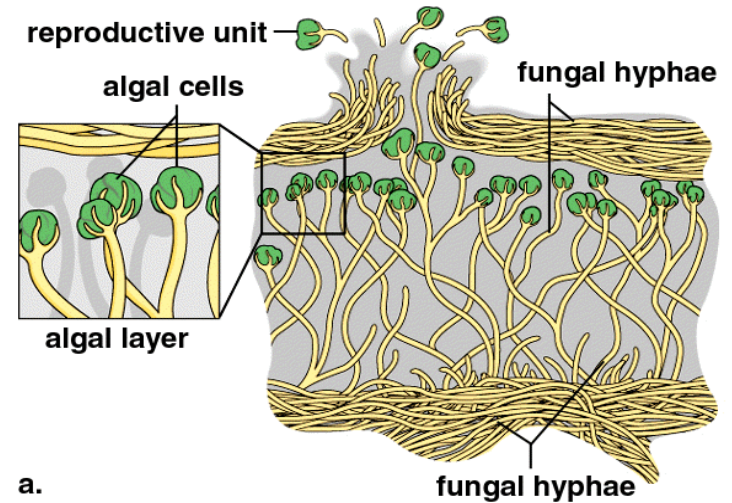
Licheni:

organismi simbiotici costituiti da un'alga e da un fungo



Copyright © The McGraw-Hill Companies, Inc. Permission required for reproduction or display.

Lichen morphology



I licheni sono organismi “pionieri” e importantissimi indicatori ambientali



Usnea barbata, “barba di bosco”



Cladonia rangiferina, il “lichene delle renne”



Cetraria islandica



Physcia leptalea

Il genoma del lichene *Cladonia macilenta* (Ascomycota Lecanorales) produttore di un farmaco contro la malattia di Alzheimer

Il fungo componente del lichene *Cladonia macilenta* (ceppo KoLRI003786, originario dello Yunnan) produce **birulochinone**, un **inibitore dell'acetilcolinesterasi e neuroprotettivo**, usato contro la neurodegenerazione caratteristica della malattia di Alzheimer

Il genoma di *C. macilenta* (37.11 Mb, 7322 geni) è stato completato nel 2013 dal Korean Lichen Research Institute, con lo scopo di identificare i geni coinvolti nella biosintesi del birulochinone

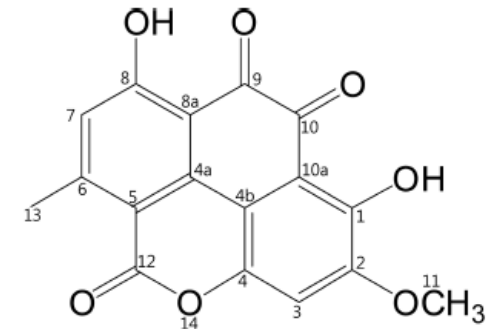



Fig. 1. Chemical structure of biruloquinone from *Cladonia macilenta*.




Journals.ASM.org

Draft Genome Sequence of *Cladonia macilenta* KoLRI003786, a Lichen-Forming Fungus Producing Biruloquinone

Sook-Young Park,^a Jaeyoung Choi,^b Jung A Kim,^a Min-Hye Jeong,^a Soonok Kim,^c Yong-Hwan Lee,^b Jae-Seoun Hur^a

Korean Lichen Research Institute, Suncheon National University, Suncheon, South Korea^a; Department of Agricultural Biotechnology, Fungal Bioinformatics Laboratory, Center for Fungal Genetic Resources, and Center for Fungal Pathogenesis, Seoul National University, Seoul, South Korea^b; Wildlife Genetic Resources Center, National Institute of Biological Resources, Incheon, South Korea^c

S.-Y.P. and J.C. contributed equally to this work.

The lichen-forming fungus *Cladonia macilenta* strain KoLRI003786 is capable of producing an acetylcholinesterase inhibitor, biruloquinone, which effectively prevents neurodegeneration in Alzheimer's disease. Laying the foundation to unravel the biruloquinone biosynthetic pathway, we present the 37.11-Mb draft genome sequence of strain KoLRI003786.

Il birulochinone è prodotto anche da un altro lichene, *Parmelia birulae*, ma solo *C. macilenta* è coltivato per la sua produzione