



5.3 Rinnovamenti Biologici



Rinnovamenti biologici (recovery)

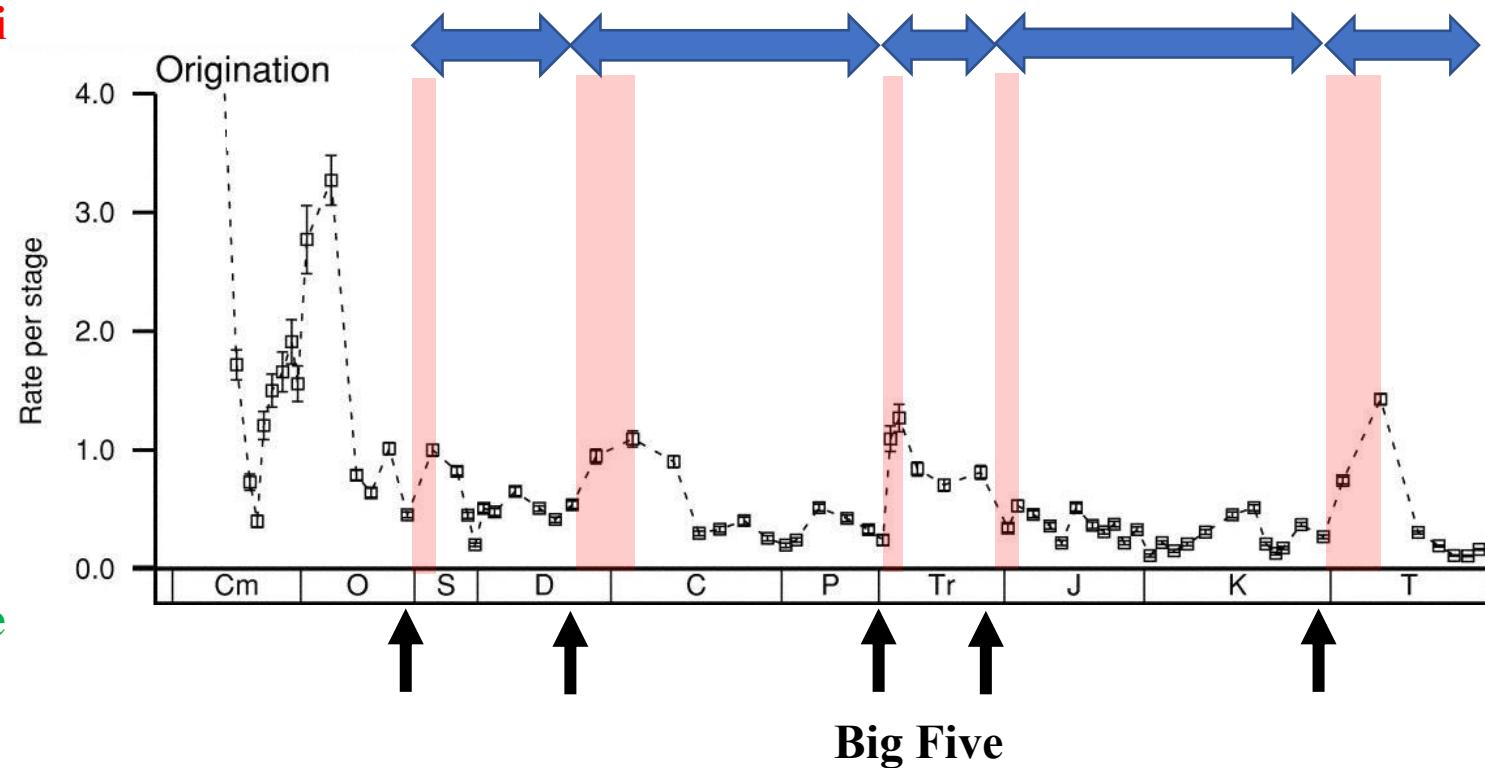
Per rinnovamento biologico si intende la fase di recupero o ripresa della biosfera dopo un evento di estinzione di massa.

Vi è un problema di definizione oggettiva perché vi sono diverse interpretazioni del termine. Tra le più comuni definizioni:

1) Il tempo che intercorre prima che i tassi di origine aumentino in modo significativo.

2) Tempo tra due eventi di estinzioni di massa che include il picco del tasso di origine

3) Ripresa dei normali parametri ambientali e funzionali (stabilito sulla base degli isotopi)



Rinnovamenti biologici (recovery)

Per rinnovamento biologico si intende la fase di recupero o ripresa della biosfera dopo un evento di estinzione di massa.

- **Tasso di origine $Or = O_i / d$**
- **Tasso di estinzione $Er = E_i / d$**

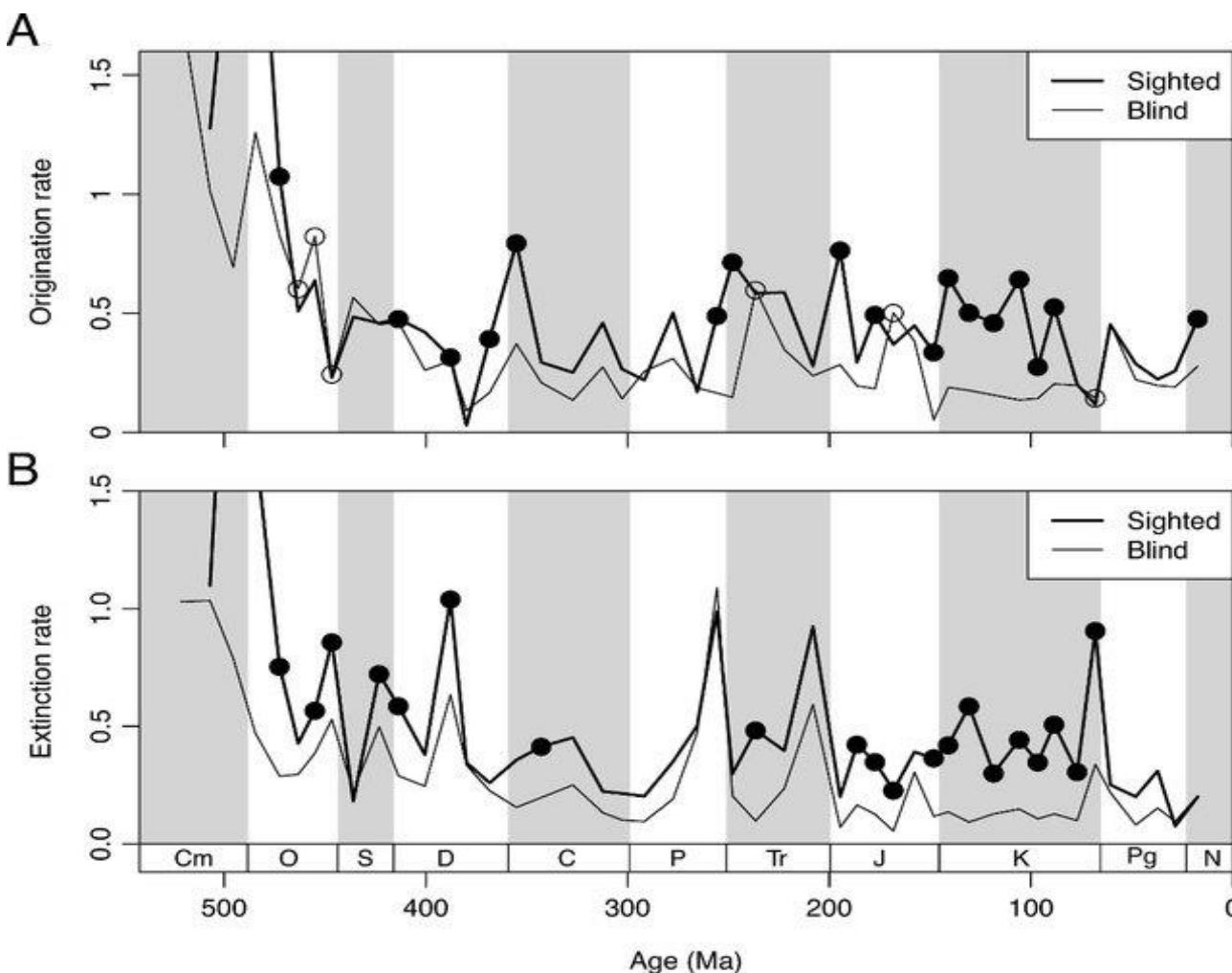
d = durata del tempo in milioni di anni

O_i = numero di specie nuove all'interno del clade i

E_i = numero di specie estinte all'interno del clade i

Il tasso di turnover (ricambio, avvicendamento) delle specie dipende da due fattori: tasso di origine e tasso di estinzione.

- **Tasso di Turnover $T = (Or + Er) / 2$**



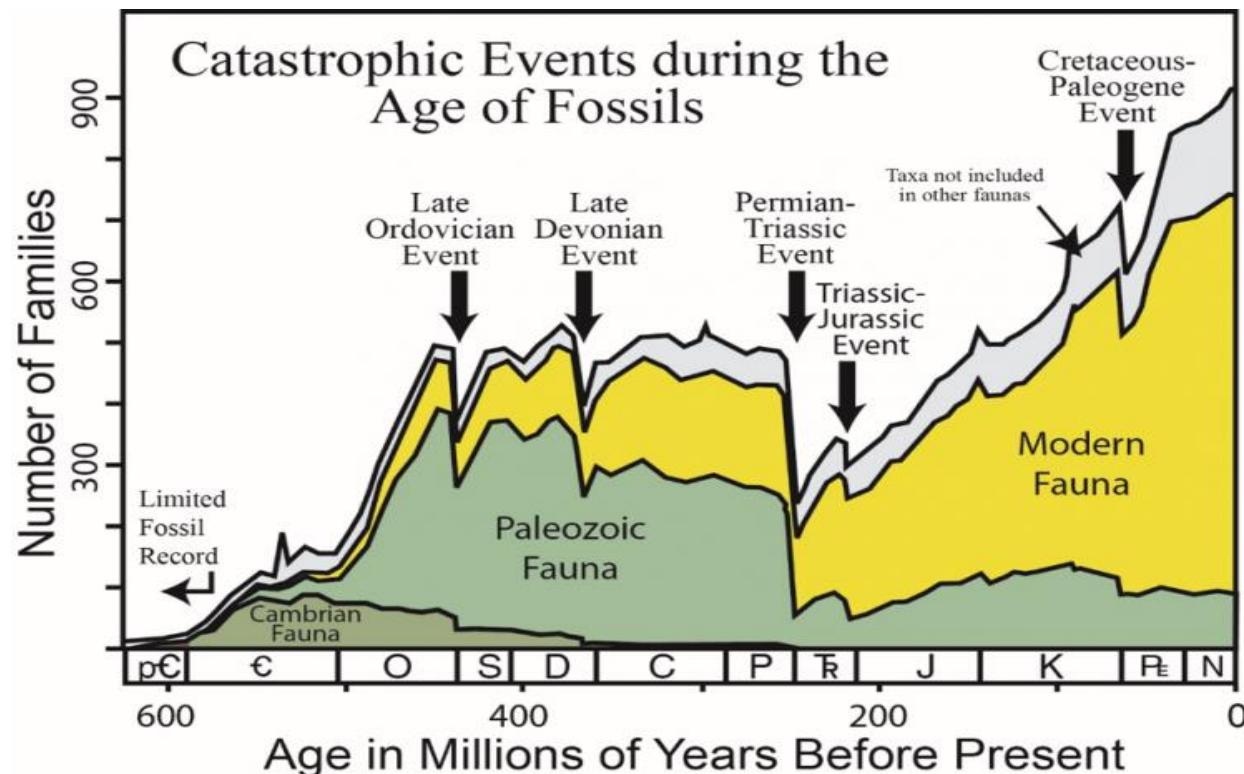
Pattern dei rinnovamenti biologici

1) Tempi di recupero della biodiversità

Dopo le estinzioni di massa, il tempo di recupero della paleobiodiversità (calcolata sul n. di specie) è proporzionale all'entità dell'evento:

- 10 Ma dopo le estinzioni di fine Devoniano, Triassico superiore, e Cretaceo.
- 20-30 Ma dopo l'estinzione Ordoviciana
- 100 Ma dopo l'estinzione di fine Permiano.

Il recupero della paleobiodiversità calcolata su ranghi superiori (n. di generi, famiglie, ordini, ecc) richiede naturalmente più tempo.



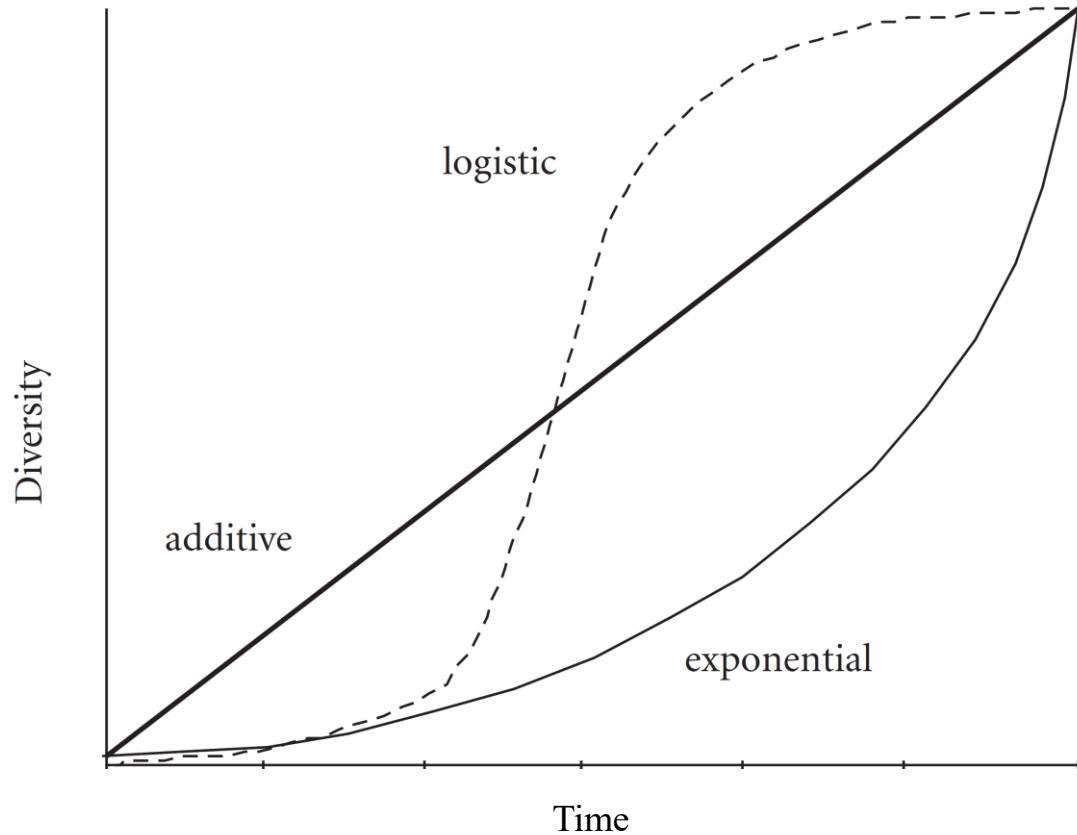
Pattern dei rinnovamenti biologici

2) Modalità di recupero della biodiversità

Le modalità di recupero della paleobiodiversità dopo un'estinzione di massa possono seguire diversi modelli, a seconda dell'intensità dell'estinzione e delle tendenze evolutive dei taxa superstiti (es. braditelici/tachitelici).

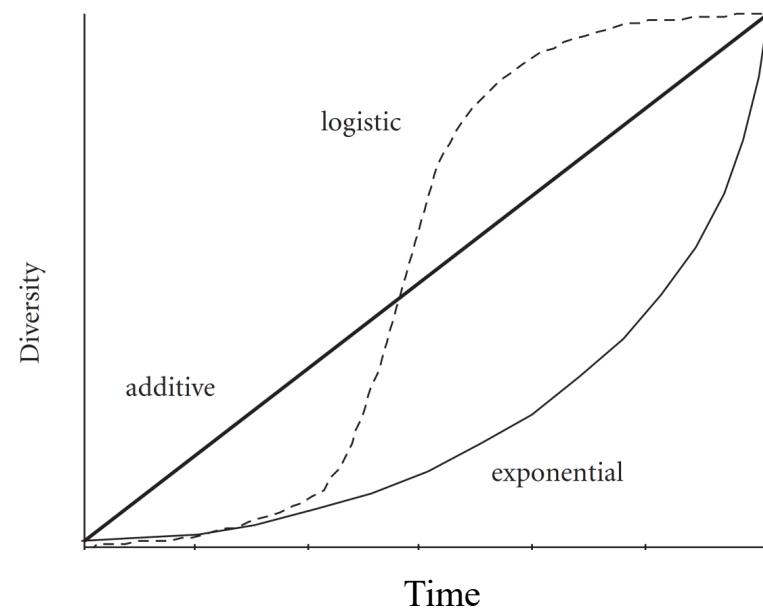
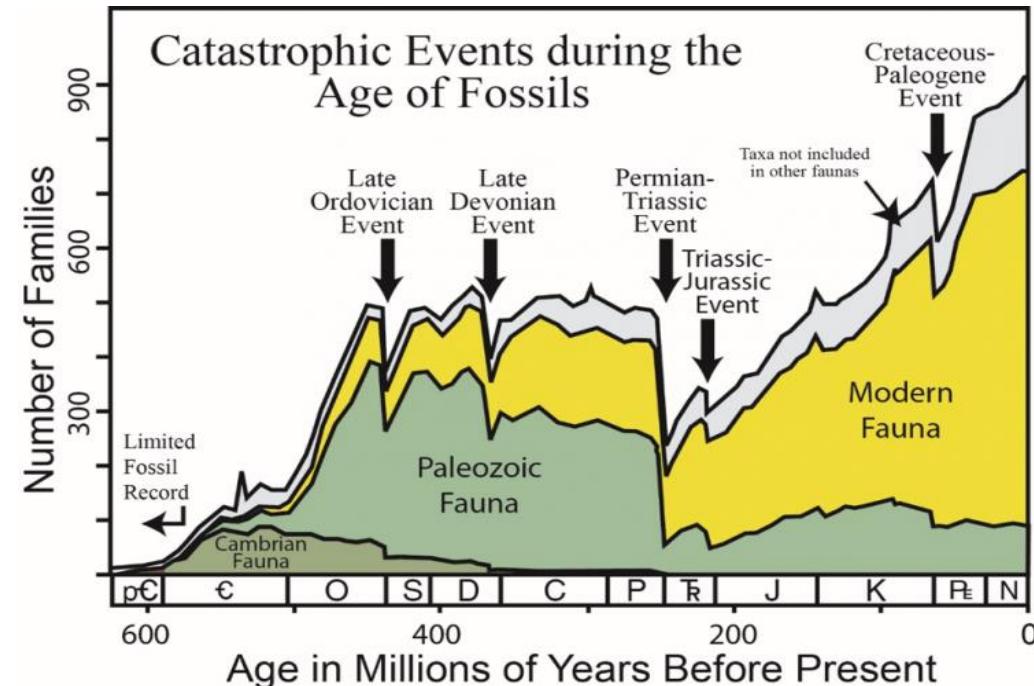
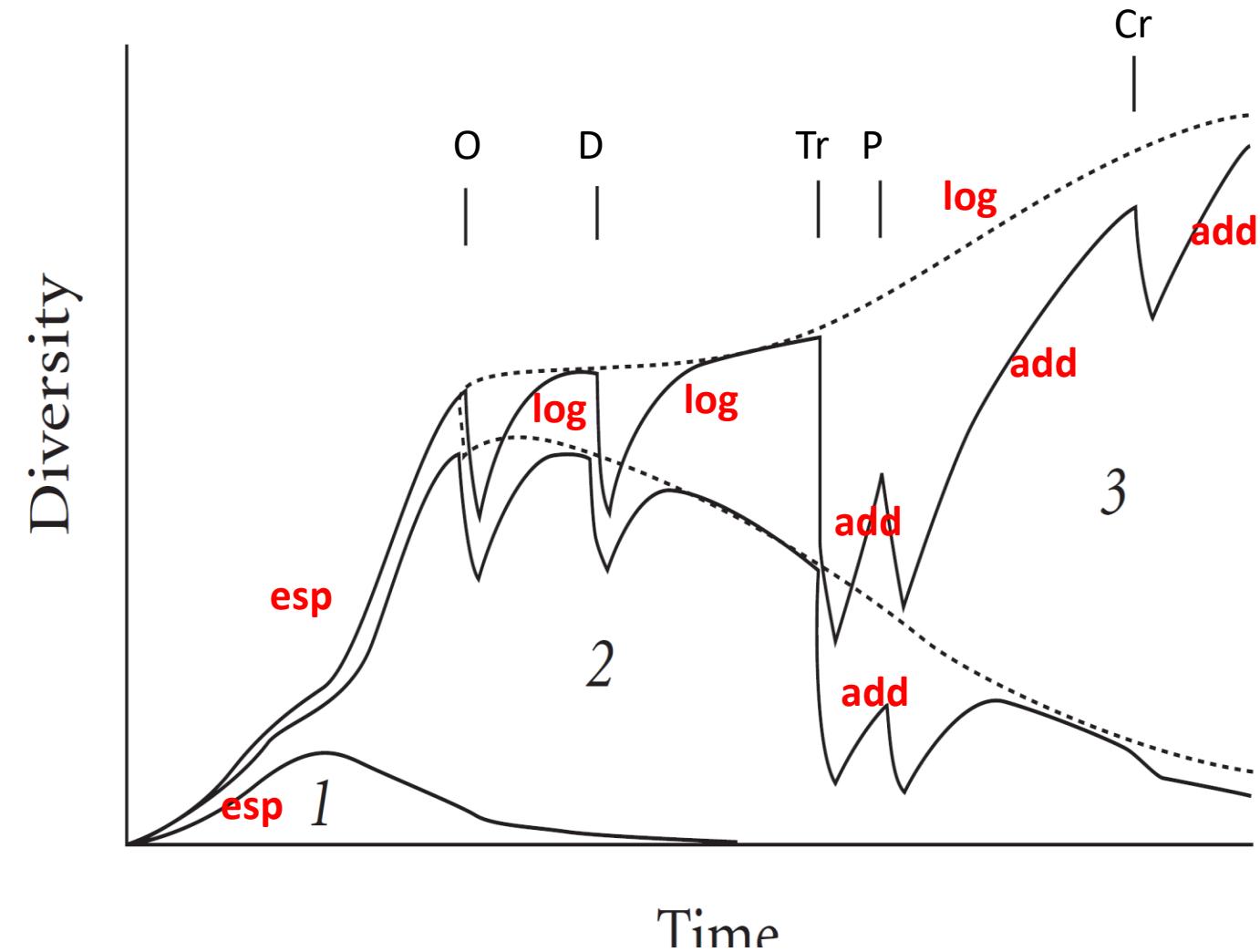
Esistono tre principali modelli di recupero:

- **Additivo:** aumento lineare della diversità subito dopo la fine dell'estinzione di massa.
- **Logistico:** dopo una fase di sopravvivenza, un rapido aumento della diversità, seguito da un appiattimento (*plateau*) che indica il raggiungimento del limite/equilibrio.
- **Esponenziale:** dopo una fase di sopravvivenza, un aumento lento della biodiversità.



Pattern dei rinnovamenti biologici

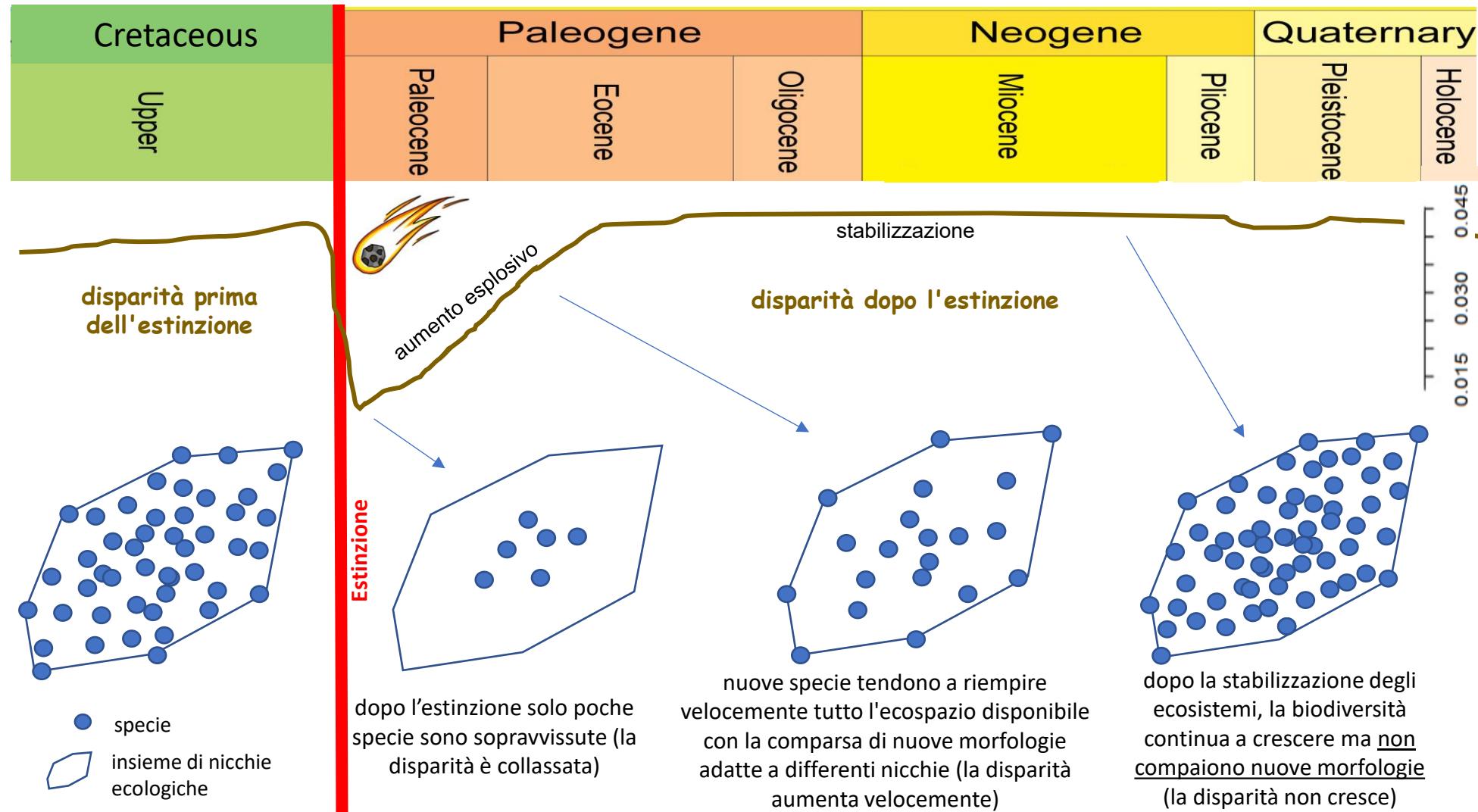
2) Modalità di recupero della biodiversità



Pattern dei rinnovamenti biologici

3) Tempi e modalità di recupero della disparità (= variabilità morfologica)

Il recupero della disparità è solitamente più veloce rispetto al recupero della biodiversità.



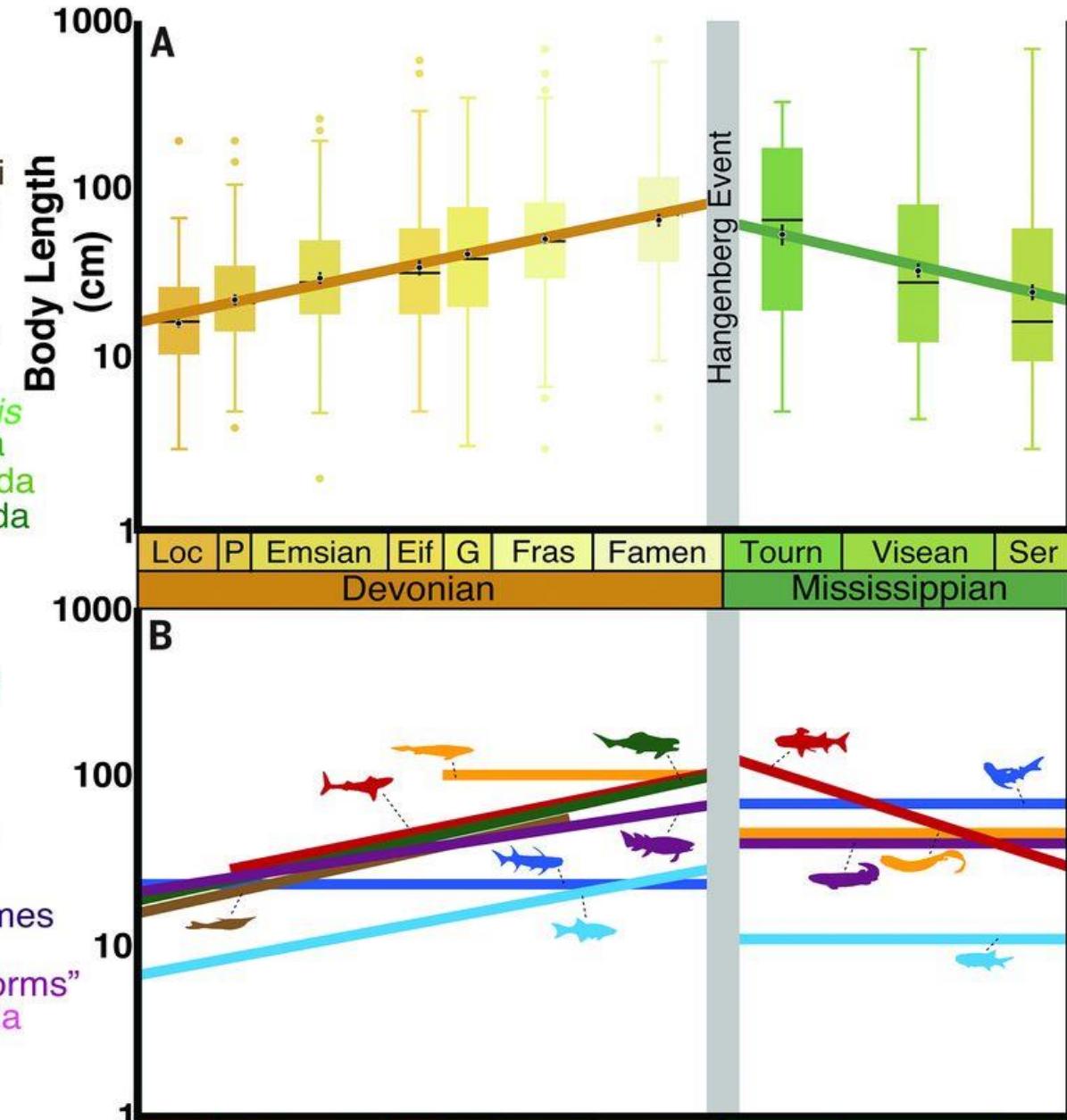
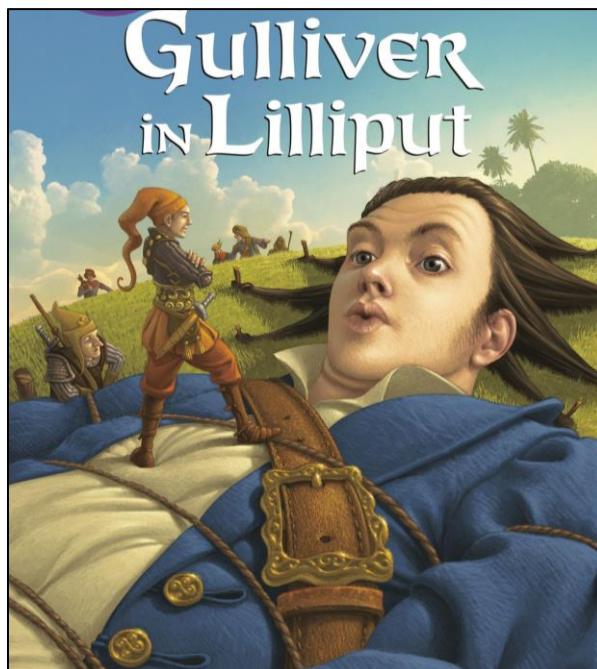
Pattern dei rinnovamenti biologici

Sallan & Galimberti (2015) *Science* 350

4) Effetto Lilliput

Le associazioni faunistiche dopo un'estinzione consistono spesso e per lungo tempo di specie di piccola taglia (sia superstiti che nuove).

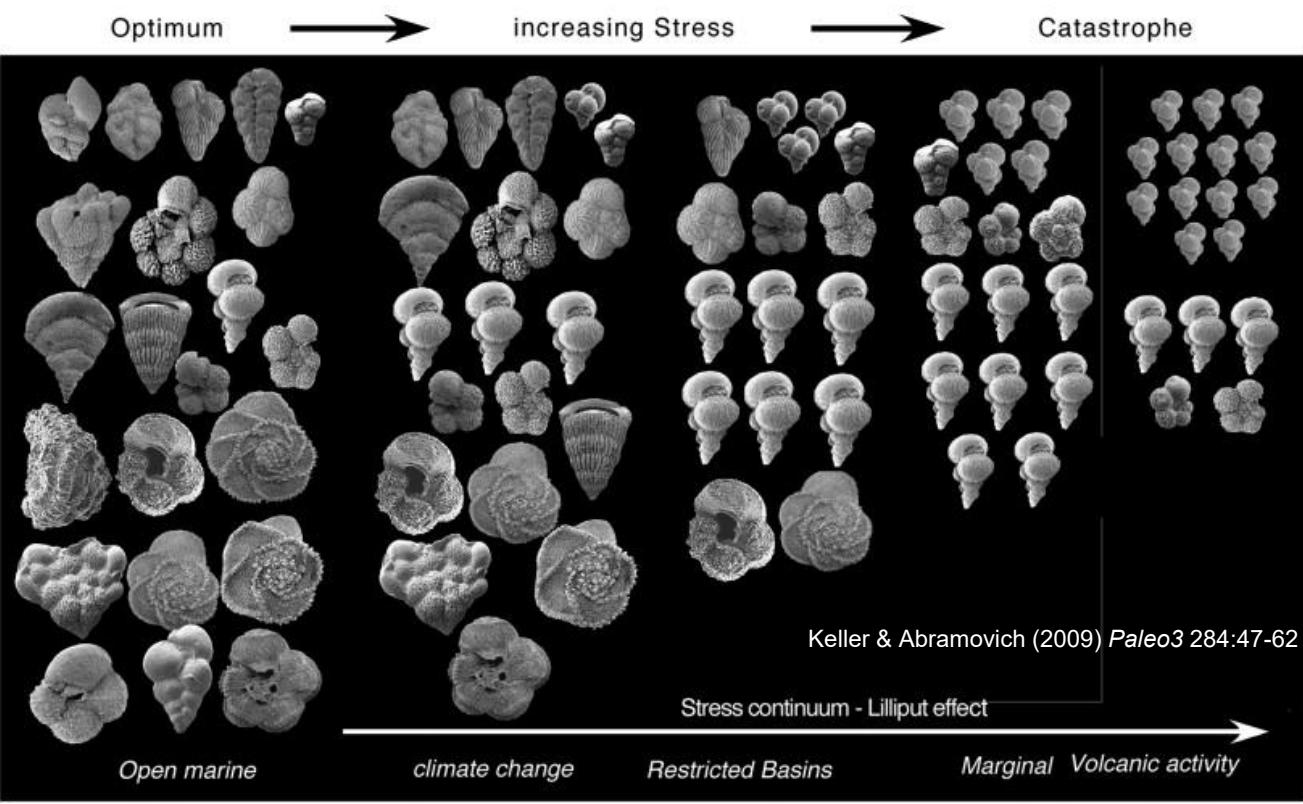
Perché?



Pattern dei rinnovamenti biologici

4) Effetto Lilliput

Causa principale: la **selettività delle estinzioni**



Foraminiferi prima e durante l'estinzione di massa di fine Cretaceo

Maggiori probabilità di sopravvivenza

- specie tachiteliche
- specie R-strateghe (opportuniste)
- taxa che occupano diverse nicchie ecologiche e aree geografiche ampie
- cladi che contengono molte specie
- organismi marini infaunali e/o di acque molto profonde
- **organismi di taglia piccola**
- organismi con metabolismo lento

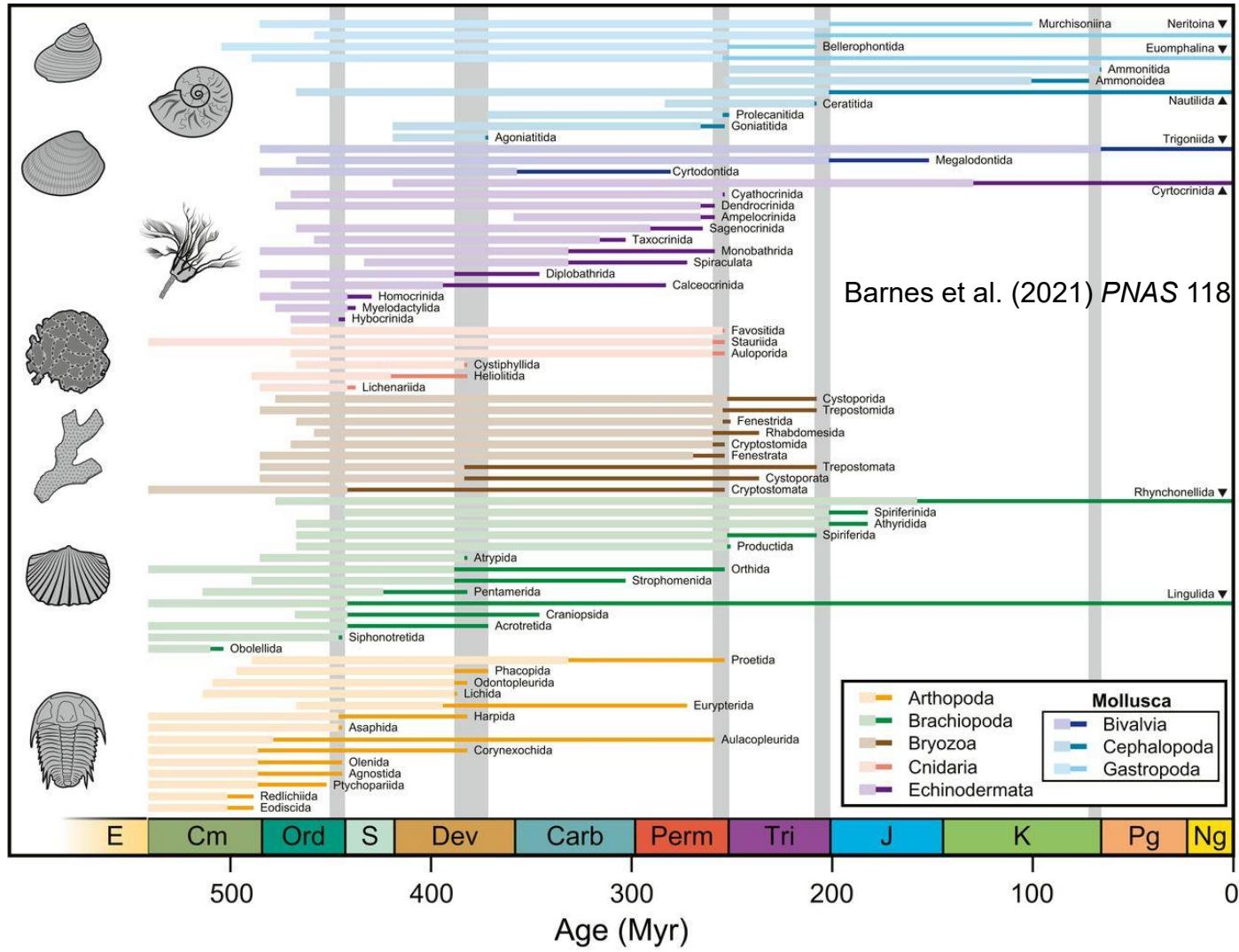
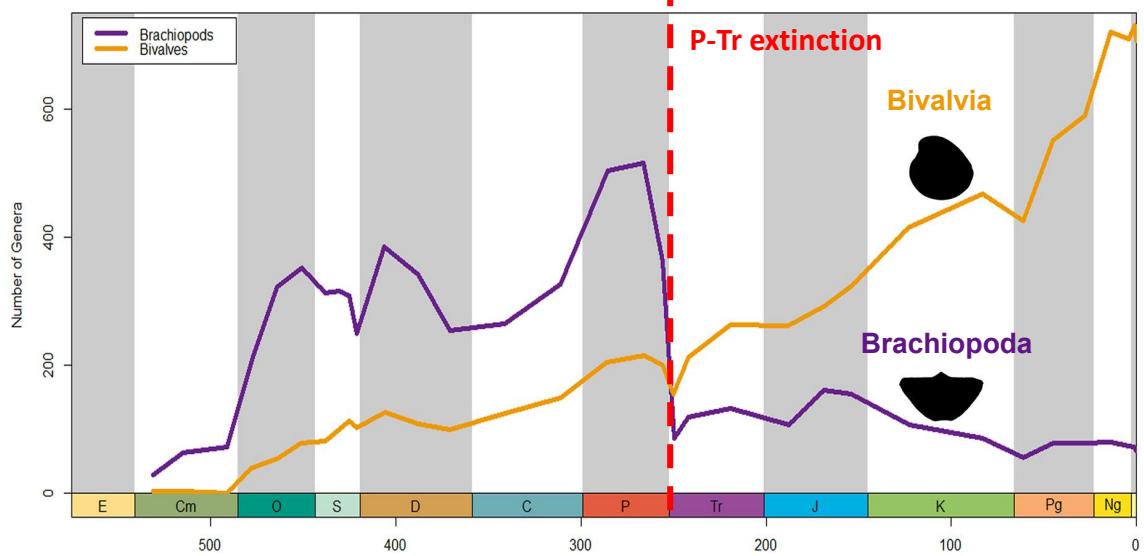
Minori probabilità di sopravvivenza

- specie braditeliche
- specie K-strateghe (specializzate)
- taxa che occupano poche nicchie ecologiche e aree geografiche ristrette
- cladi che contengono poche specie
- organismi marini epifaunali e/o di acque poco profonde
- organismi di taglia grande
- organismi con metabolismo elevato

Pattern dei rinnovamenti biologici

5) Dead Clade Walking (morto che cammina)

- Sono quei cladi le cui specie superstiti sopravvissute ad un'estinzione di massa NON contribuiranno al rinnovamento biologico del clade dopo l'estinzione.



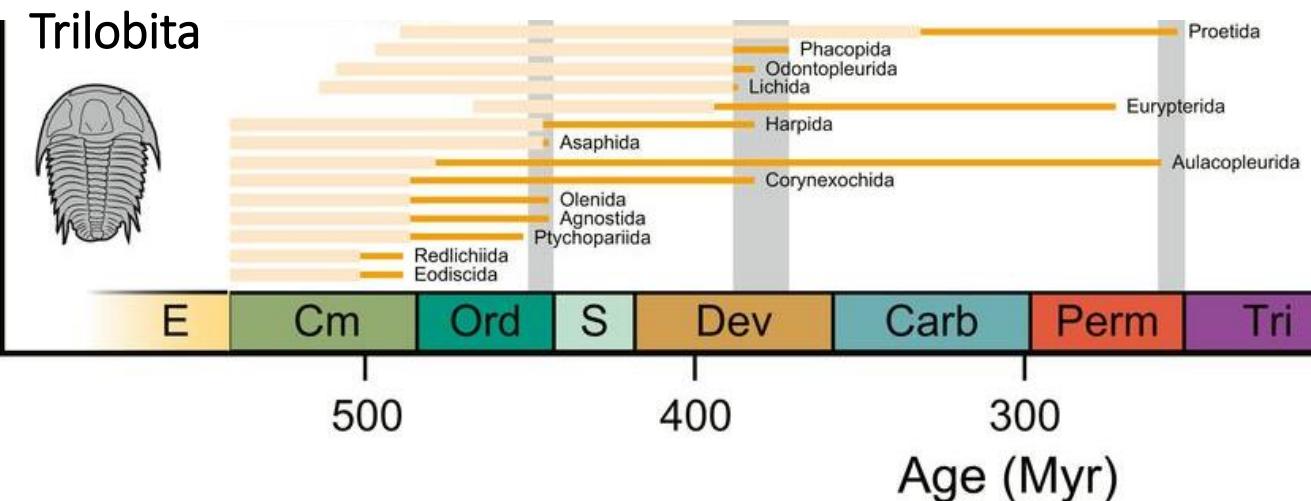
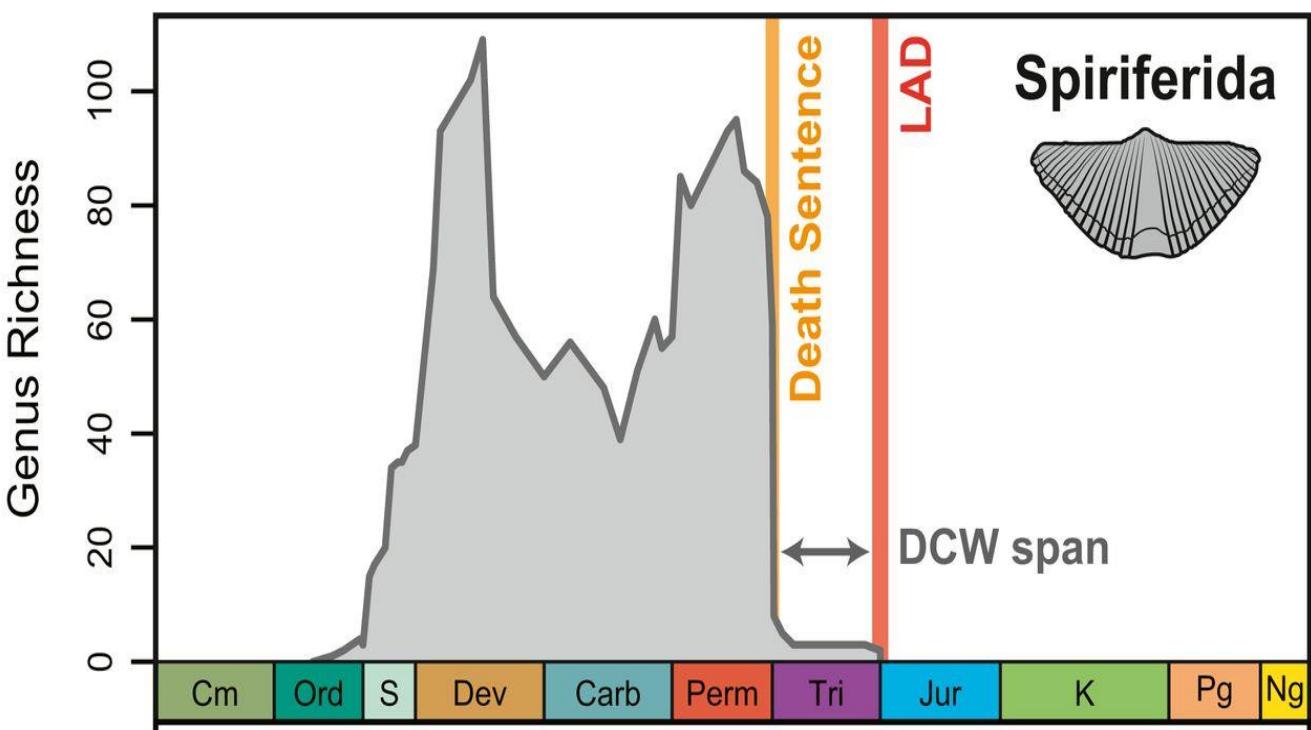
Alcuni esempi di DCW oggi viventi:

- Brachiopoda (380 specie viventi vs. 30.000 specie estinte),
- Nautiloidea (8 specie viventi vs. 2.500 specie estinte)
- Actinistia (celacanti) (2 specie viventi vs. oltre 100 fossili).

Pattern dei rinnovamenti biologici

5) Dead Clade Walking (morto che cammina)

- I DCW spesso si estinguono quando i taxa superstiti vanno incontro ad un secondo evento di estinzione (es. alcuni ordini di brachiopodi, molti ordini di trilobiti, ecc).
- In alternativa, i taxa superstiti possono sopravvivere rimanendo isolati in piccole nicchie ecologiche (es. *Nautilus*, *Latimeria*).



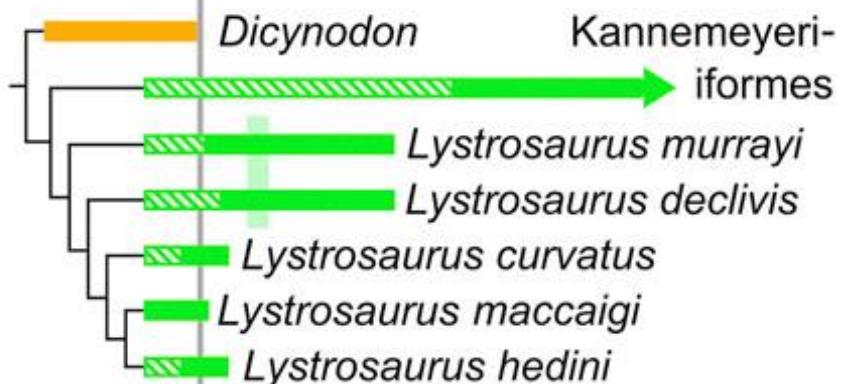
Pattern dei rinnovamenti biologici

6) Disaster taxa (o taxa pionieri)

- Sono quei taxa che riescono a sopravvivere all'estinzione di massa e che, a differenza dei DCW, vanno poi incontro ad un aumento esplosivo del numero di individui contribuendo al rinnovamento del clade a cui appartengono.
- Sono considerati disaster taxa, ad es., i cianobatteri, felci, *Lystrosaurus*, alcuni bivalvi, ecc.)



PERMIAN			TRIASSIC		
Upper			Lower		Middle
Wuc	Chx	Ind	Olen	Anis	SGCS
EAZ	KAZ	DAZ	LAZ	CAZ	KB



Lystrosaurus, un sinapside apparso nel Permiano Superiore. Sopravvissuto all'estinzione Permo-Triassica, diventerà nel Triassico Inferiore il vertebrato terrestre più comune (95% degli individui in alcuni siti fossiliferi, es. Karoo in S. Africa).

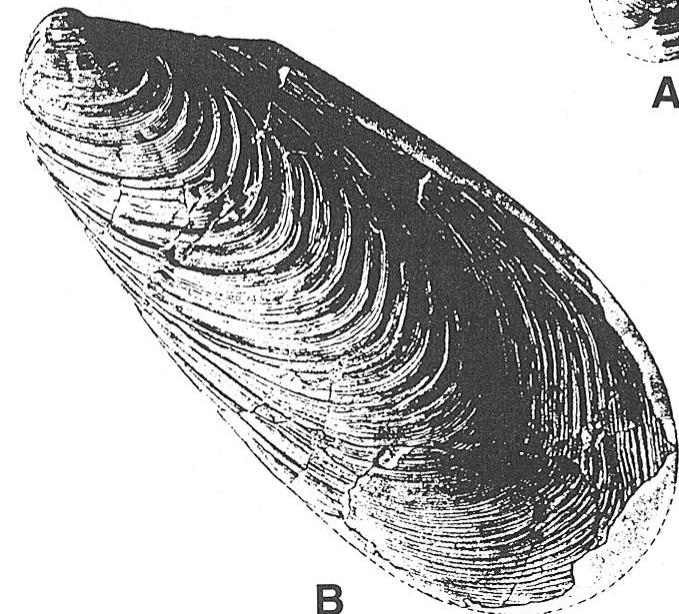
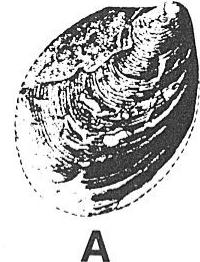
Pattern dei rinnovamenti biologici

6) Disaster taxa (o taxa pionieri)

- Di solito i disaster taxa vengono poi surclassati in abbondanza da altre specie che vivono più a lungo e iniziano a ricostruire i complessi ecosistemi che esistevano prima dell'estinzione di massa.

Le felci sono piante pioniere particolarmente abbondanti in contesti vulcanici e sono tra le prime piante a proliferare dopo la distruzione dell'habitat.





7) Taxa progenitori

Sono quelle specie o lignaggi che compaiono proprio durante un'estinzione di massa, e che poi sopravvivono per seminare l'evoluzione dei cladi dominanti, di solito attraverso il modello degli equilibri punteggiati, durante la conseguente radiazione e il ripristino dell'ecosistema.

- I taxa progenitori caratterizzano quegli ecosistemi che sono più gravemente colpiti dalle estinzioni di massa, ad esempio quelli delle zone a clima tropicale.
- Sono invece più rari in quegli ecosistemi con una risposta relativamente migliore alle perturbazioni ambientali o non gravemente colpiti.

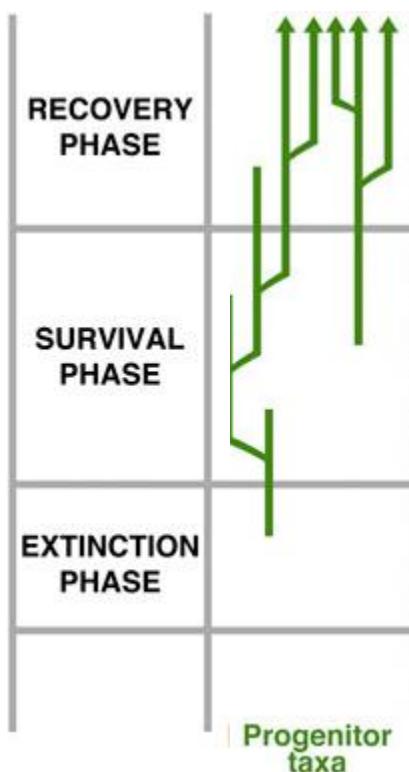


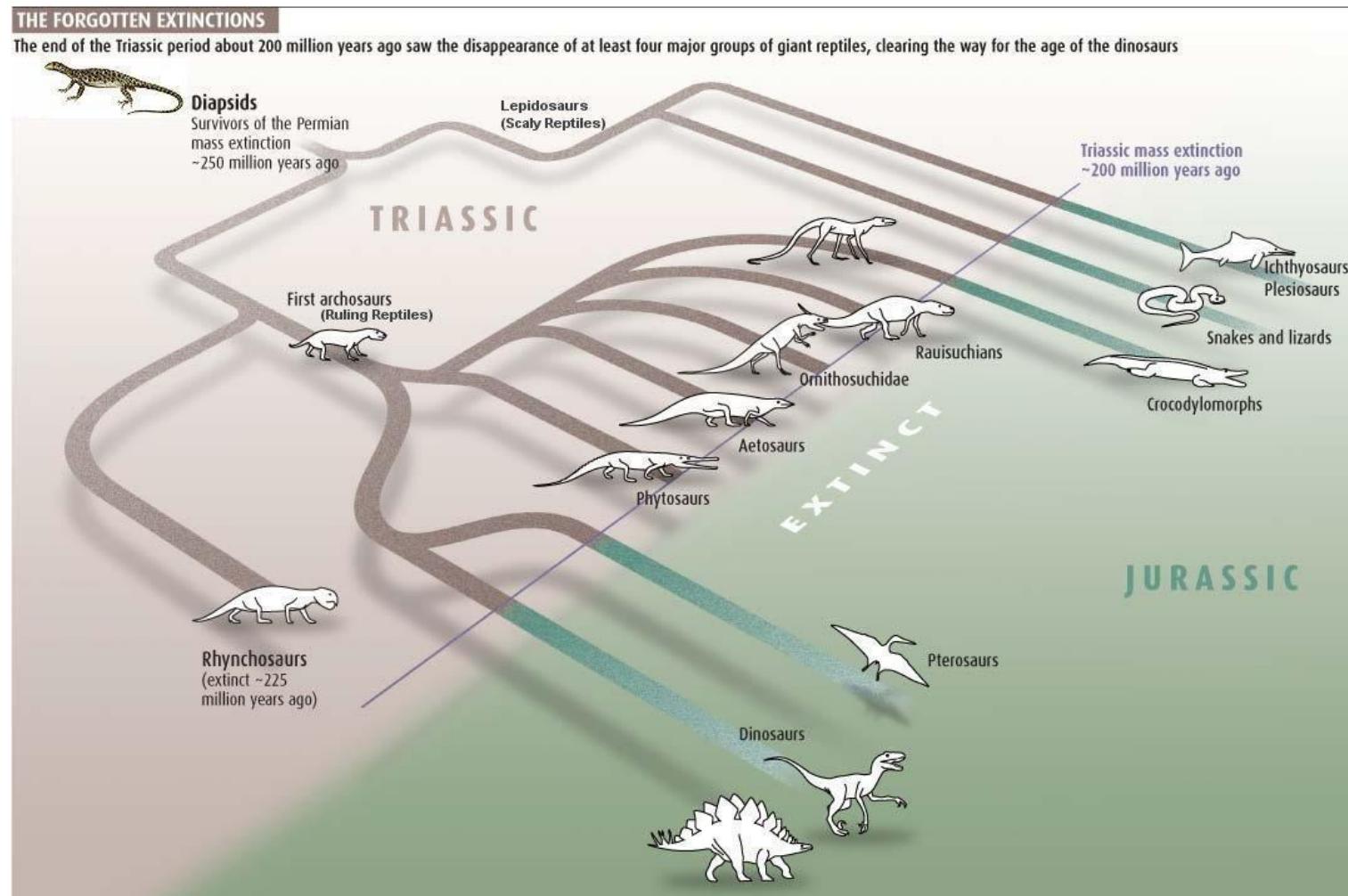
Fig. 3. Typical examples ($\times 0.5$) of the crisis progenitor bivalve *Mytiloides*. (A) A specimen of *Mytiloides* sp. showing small size and fine ornamentation characteristic of earliest known North American *Mytiloides*, e.g. *Mytiloides* sp. cf. *M. 'latus'* of Sageman (1993), from the highest part of the middle Hartland Shale Member of Sageman (1993), Late Cenomanian *Metoicoceras mosbyense* biozone, and *M. sp. cf. M. kattini* of Elder (1991). These earliest forms (n. sp.) of the crisis progenitor genus *Mytiloides* characteristically have very small, subovate, thin mytiliform shells with weak growth lines, but lacking rugae. (B) A typical Early Turonian *Mytiloides* (*M. 'labiatus'* sensu Woods, 1911, pl. L, fig. 1: non Schlotheim, 1813), which evolved during the peak of the radiation of the most successful lineage (*M. hattini*—*M. mytiloides*—*M. 'labiatus'* sensu Woods, 1911, lineage), following the Cenomanian-Turonian mass extinction. Note moderate size, thin, strongly mytiliform shells with regularly alternating rugae and raised growth lines, features which characterize most Turonian *Mytiloides*.

Le sostituzioni biotiche

- I rinnovamenti biologici dopo un'estinzione di massa prevedono quasi sempre la **sostituzione biotica (biotic replacement)**, una sorta di "staffetta" ecologica o evolutiva, che consiste nella **sostituzione di una fauna pre-estinzione con una nuova fauna post-estinzione**.

Attenzione!

- Se è vero che dopo un'estinzione avviene quasi sempre una sostituzione biotica, non è sempre vero il contrario, ovvero può esserci sostituzione biotica anche in assenza di estinzione di massa.



Le sostituzioni biotiche

- Infatti Benton (1991), a seconda della presenza o meno di estinzione, divide le sostituzioni biotiche in due grandi categorie, che a loro volta possono essere suddivise in base al fatto che le specie coinvolte vivono nella stessa area o in aree diverse:

Radiazione di espansione (senza estinzione)

Radiazione *in situ*

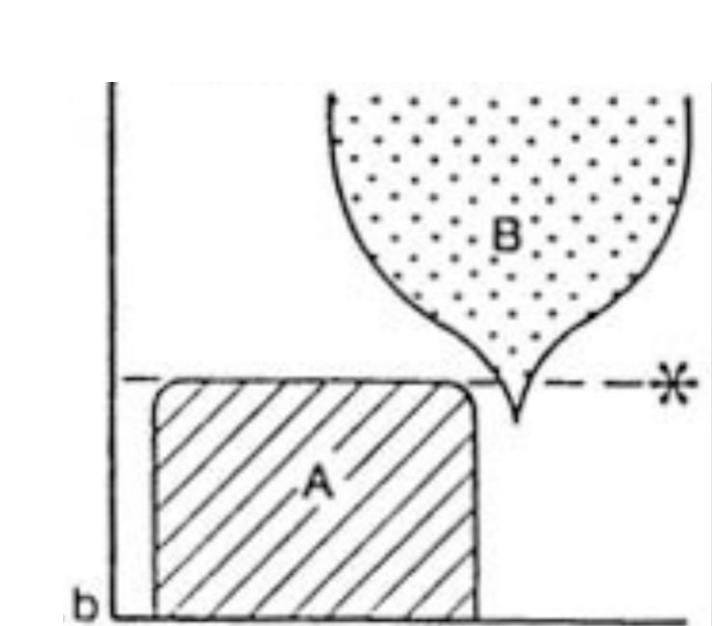
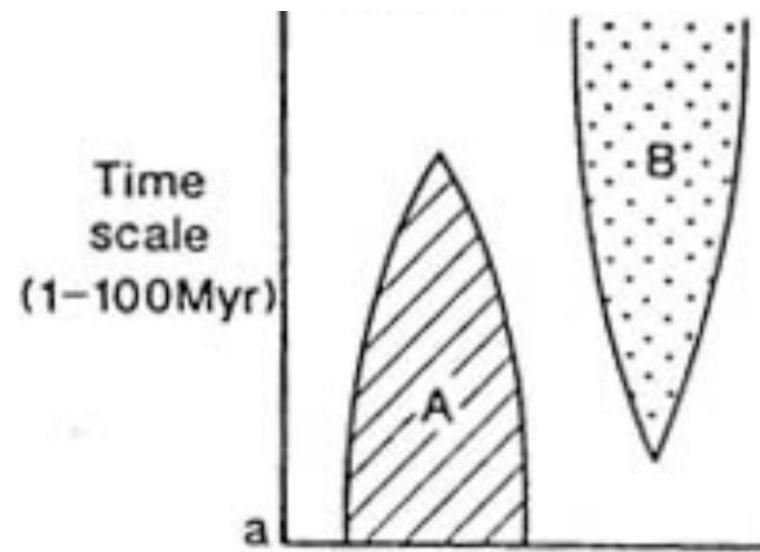
La specie B, che vive nella stessa area di A, prende il sopravvento su A perché più "adatta"

Radiazione sostitutiva (con estinzione)

La specie B che vive nella stessa area di A, prende il sopravvento a causa dell'estinzione di A.

Radiazione di invasione

La specie B, che vive in area diversa da A, invade l'area di A a causa della rimozione di una barriera geografica o perché trasportata. La specie B prende il sopravvento perché più "adatta"



EXTINCTION AND EVOLUTION-SYMPORIUM

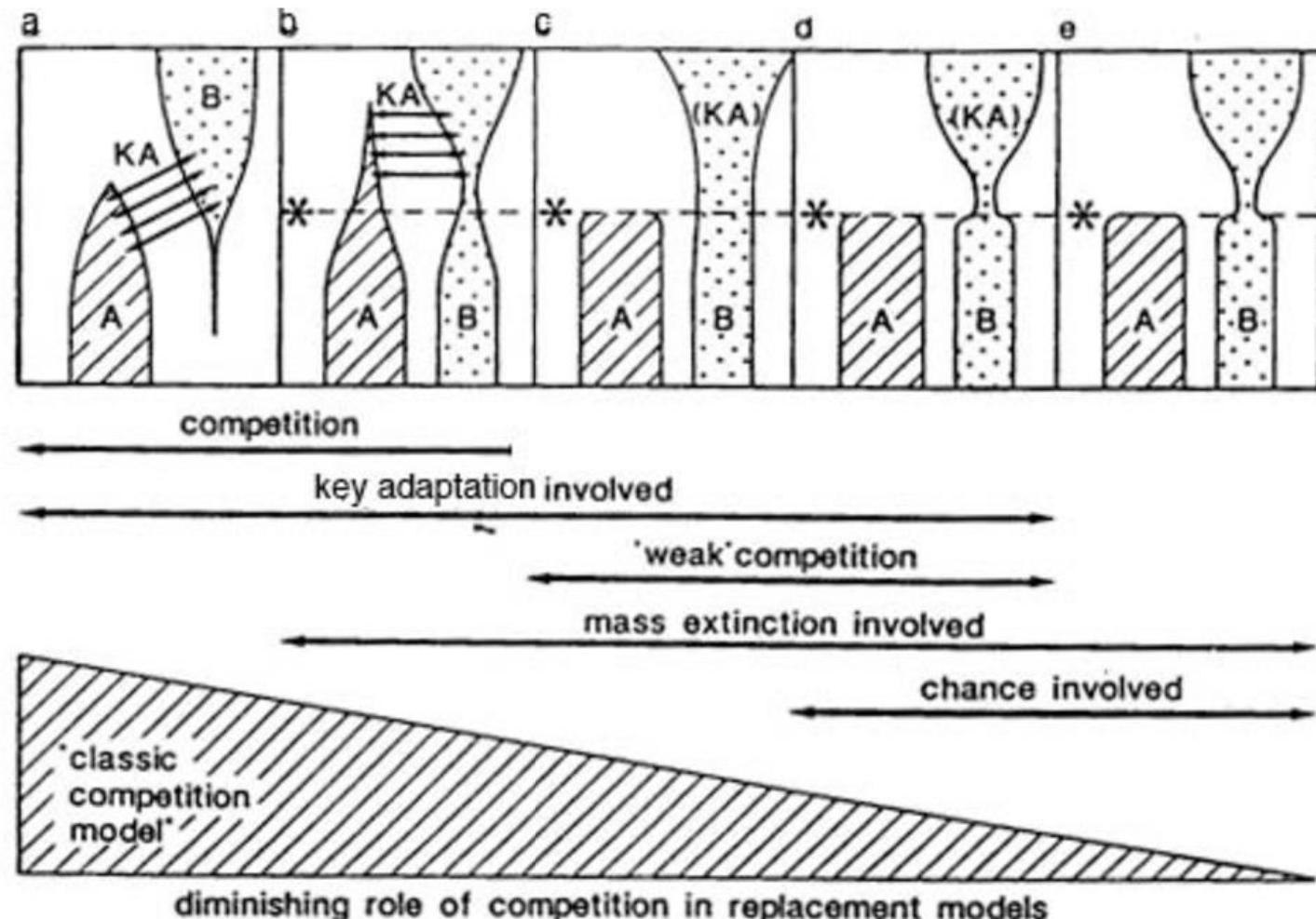
(1991)

Extinction, Biotic Replacements, and Clade
Interactions

Michael J. Benton

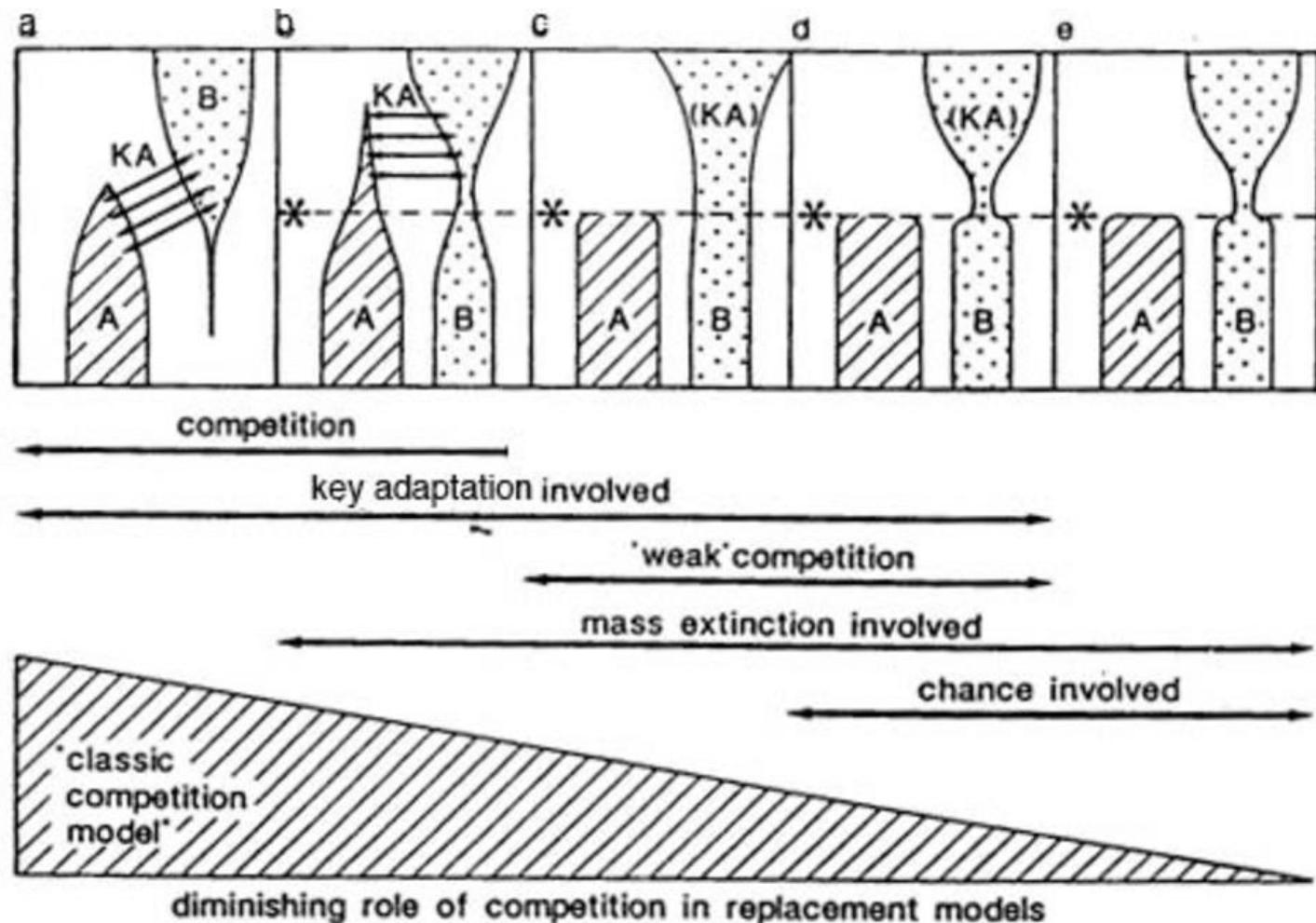
Le sostituzioni biotiche

- Un caso particolare di sostituzioni biotiche sono le **radiazioni adattative**, intese come la rapida espansione e differenziazione di un taxon ancestrale, caratterizzato da un piano strutturale di base, in una grande varietà di taxa adattati a differenti ambienti (NB: non tutte le sostituzioni biotiche sono radiazioni adattative).
- Spesso in passato si riteneva che la causa principale delle radiazioni adattative fosse la competizione.
- Benton (1991) critica l'assunzione secondo cui la competizione sia sempre il fattore dominante delle sostituzioni biotiche o delle radiazioni adattative.
- Infatti, sebbene le radiazioni adattative possano verificarsi anche in contesti competitivi, esse possono essere innescate anche da altri fattori, come cambiamenti ambientali, dinamiche predatore-presa o persino il caso.



Le sostituzioni biotiche

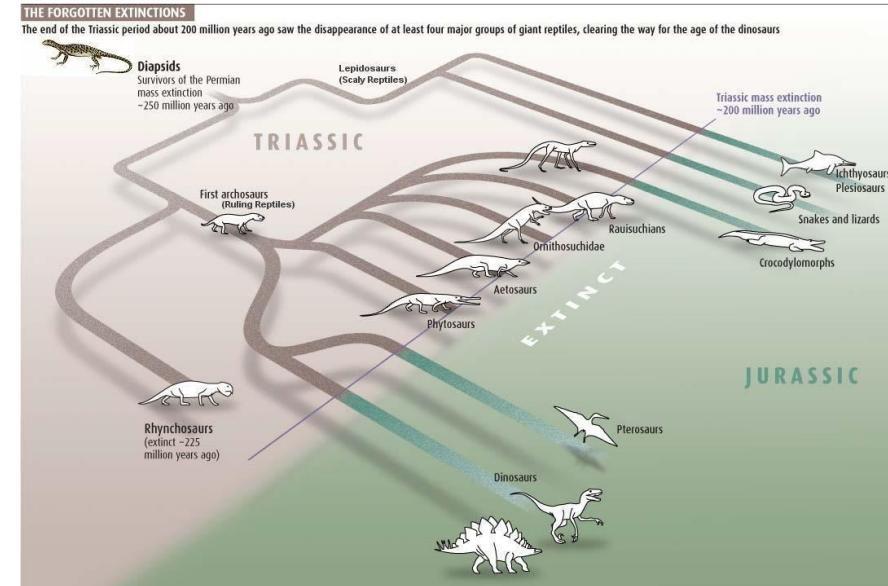
- Secondo Benton, la tendenza a ritenere la competizione la causa di ogni forma di radiazione è riduttivo e semplicistico, ed è dovuto a:
 - Confusione tra pattern (la radiazione) e processi (l'ipotesi che la spiega).
 - Over-semplificazione (ridurre tutto a competizione)
 - Mancanza di prove



Riconoscere le sostituzioni biotiche

Requisiti

- Devono essere coinvolti due o più taxa
- Accurata stratigrafia dell'intervallo da studiare
- Fossili abbondanti
- Fossili facilmente identificabili, in modo da distinguere i taxa "prima" e "dopo" estinzione
- Fossili e sedimenti devono dare dettagliate informazioni sulla loro ecologia e adattamenti
- Se un'invasione è sospetta, abbiamo bisogno di chiare prove geologiche del cambiamento geografico
- Filogenesi robusta dei taxa interessati (devono essere monofiletici)
- I taxa devono occupare le stesse nicchie ecologiche
- Il declino di un clade deve essere contemporaneo alla radiazione dell'altro
- Attenzione ai bias!



Radiazione di espansione

- Le radiazioni di espansione sono quelle che normalmente avvengono in periodi di "background", non caratterizzati da sconvolgimenti. Sono dunque le più frequenti.
- La radiazione di espansione prevede che uno dei due taxa (B) ottiene un vantaggio sull'altro (A) perché possiede casualmente un carattere che gli conferisce un vantaggio competitivo diretto o in risposta a fattori esterni.
- Sia che avvengano *in situ* che per invasione, le cause per cui un taxon prende il sopravvento su di un altro possono essere molteplici:
 - 1) Competizione
 - 2) Adattamenti chiave
 - 3) Differente risposta alla predazione o all'ambiente
 - 4) Dovuta al caso/fortuna

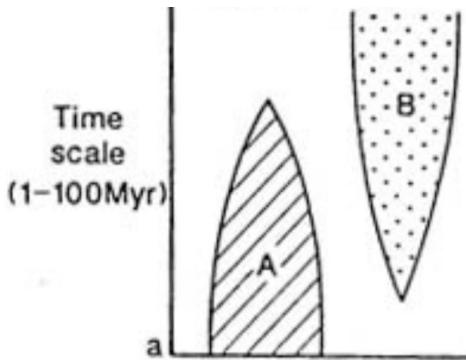
Radiazione di espansione (senza estinzione)

La specie B, che vive nella stessa area di A, prende il sopravvento su A perché più "adatta"

Radiazione *in situ*

Radiazione di invasione

La specie B, che vive in area diversa da A, invade l'area di A a causa della rimozione di una barriera geografica o perché trasportata. La specie B prende il sopravvento perché più "adatta"

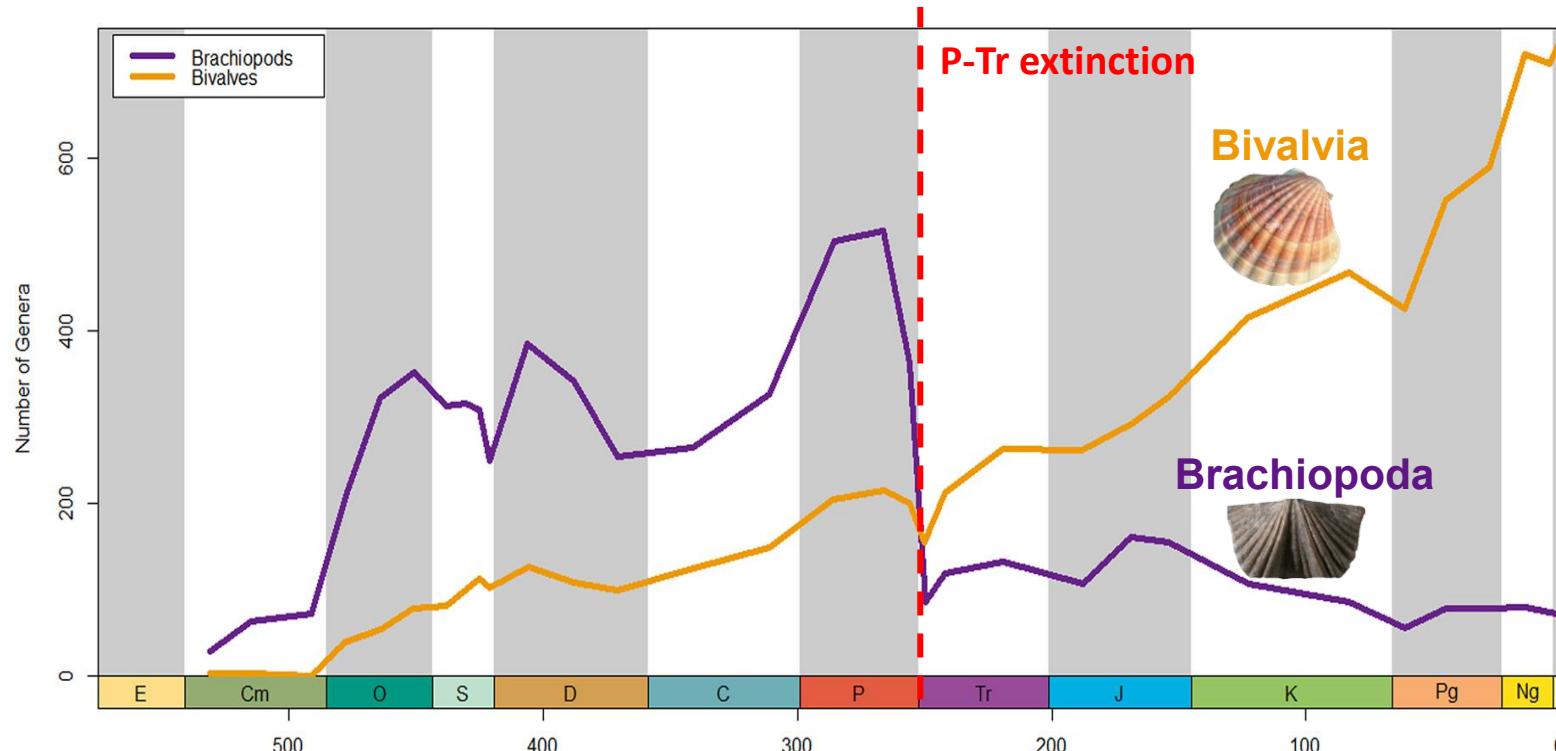


Radiazione di espansione: casi studio

Radiazione di espansione (in situ)

1) La radiazione post-Paleozoica dei bivalvi

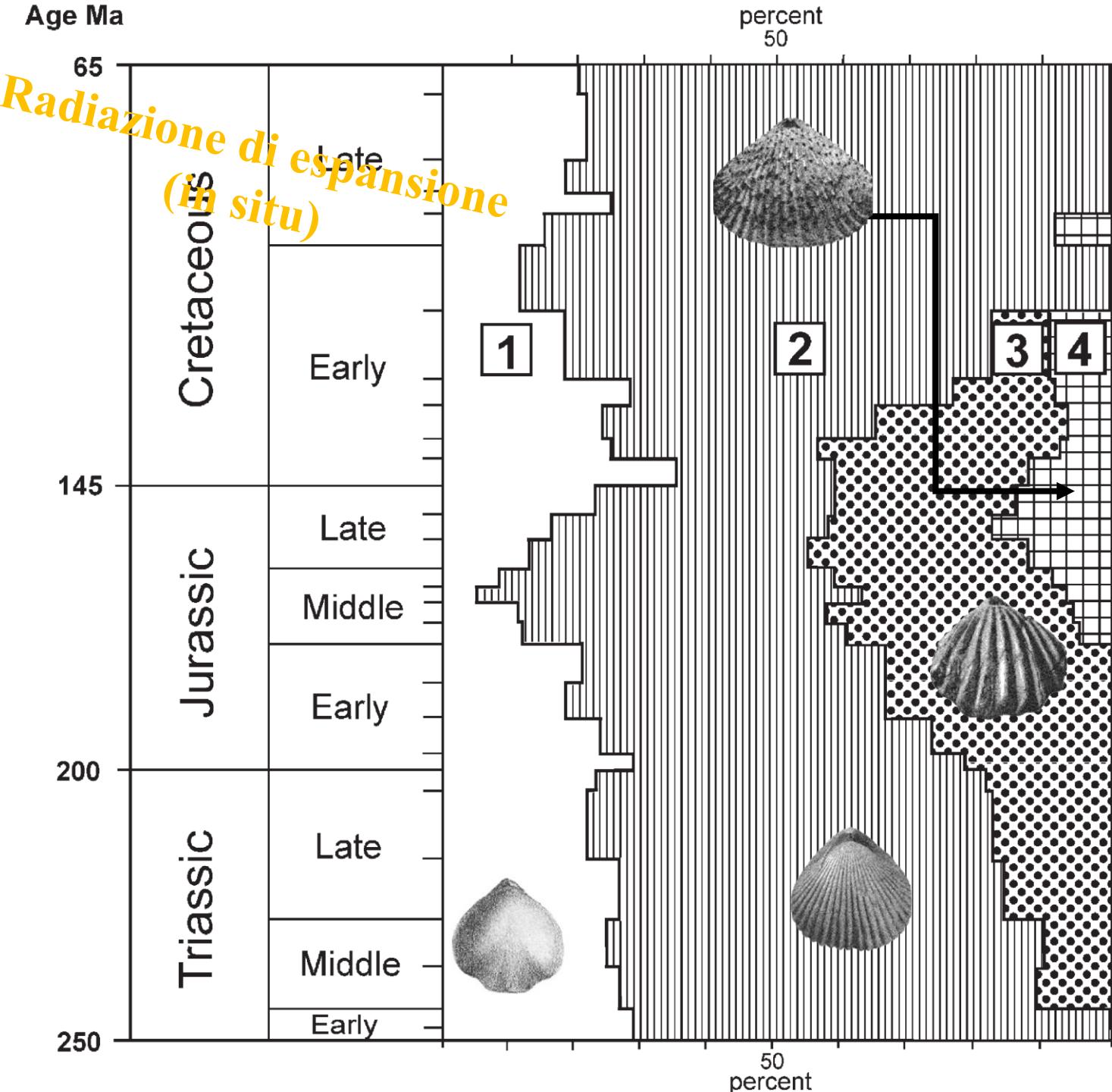
- Per tutto il Paleozoico bivalvi e brachiopodi, organismi epifaunali e sospensivori con guscio, che condividevano la stessa nicchia ecologica, mantenne costanti nel tempo le rispettive biodiversità, sebbene i brachiopodi fossero più diversificati.
- L'estinzione di massa Permo-Triassica comportò il declino di entrambi.
- Le nuove condizioni ambientali favorirono però i bivalvi che si ripresero ed ebbero una radiazione, mentre i brachiopodi, seppur sopravvissuti, mantenne lo stesso livello di diversità post-estinzione, senza riprendersi.
- Secondo Benton (1991) la radiazione adattativa dei bivalvi non sarebbe stata causata da competizione.
- Infatti, i nuovi studi suggeriscono uno scenario più complesso e **la causa principale sarebbe stata la migliore risposta dei bivalvi alle nuove condizioni ambientali.**



Radiazione di espansione: casi studio

2) La radiazione dei brachiopodi durante la MMR

- A partire dal Triassico, si assiste alla radiazione di brachiopodi che possiedono aumentata robustezza della conchiglia (3 e 4), ornamentazione e spine, in risposta all'escalation predatoria da parte di nuovi predatori (es. rettili marini, pesci, ecc). Questo tipo di radiazione coinvolge diversi gruppi di invertebrati bentonici in quella che è chiamata **Mesozoic Marine Revolution (MMR)**.
- Le faune dalle conchiglie meno robuste e ornamentate (1 e 2) diminuiscono in diversità.
- La **differente risposta alla predazione** (non la competizione) è stata quindi la causa della radiazione dei brachiopodi più robusti.

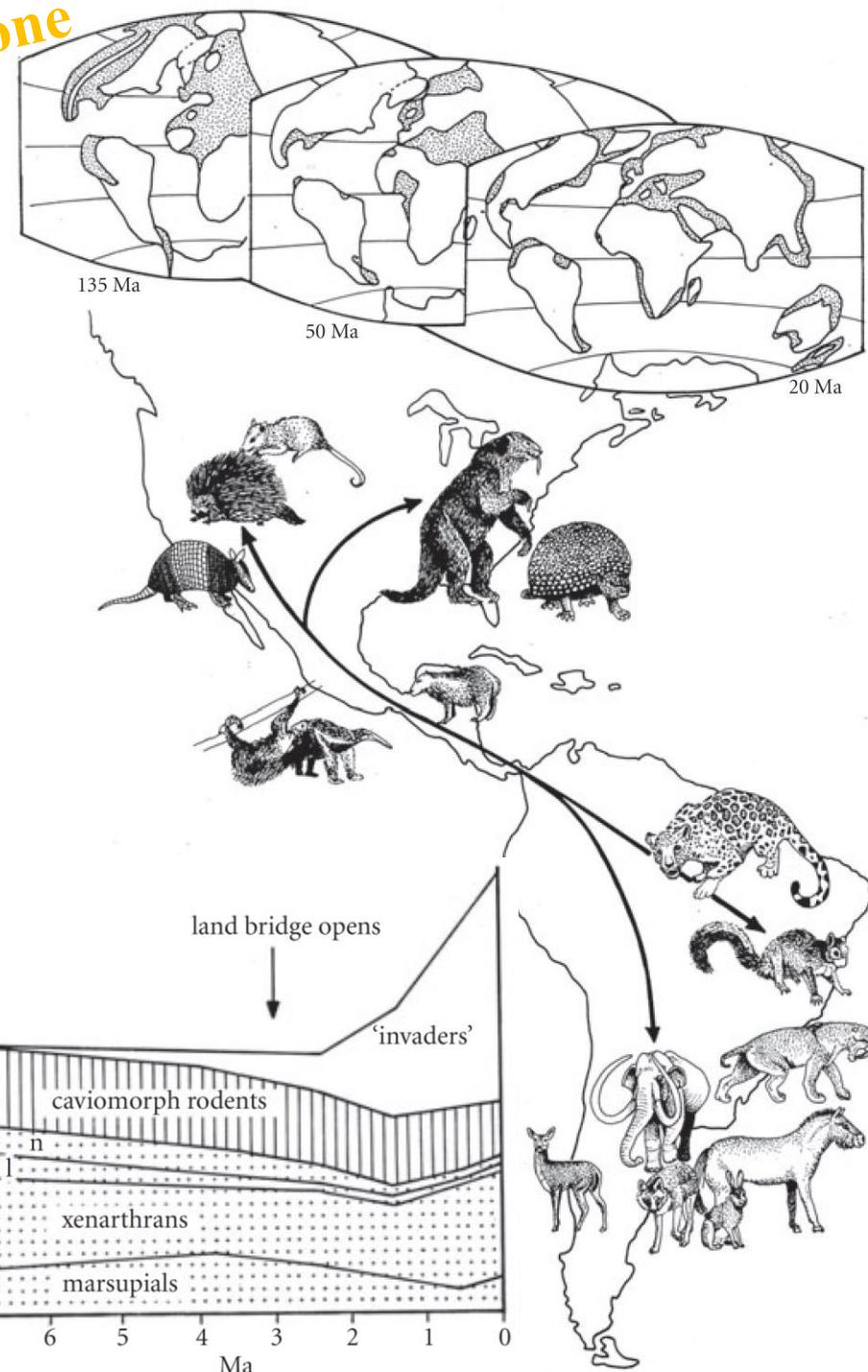


Radiazione di espansione: casi studio

Radiazione di espansione (di invasione)

3) Il Grande Interscambio Americano

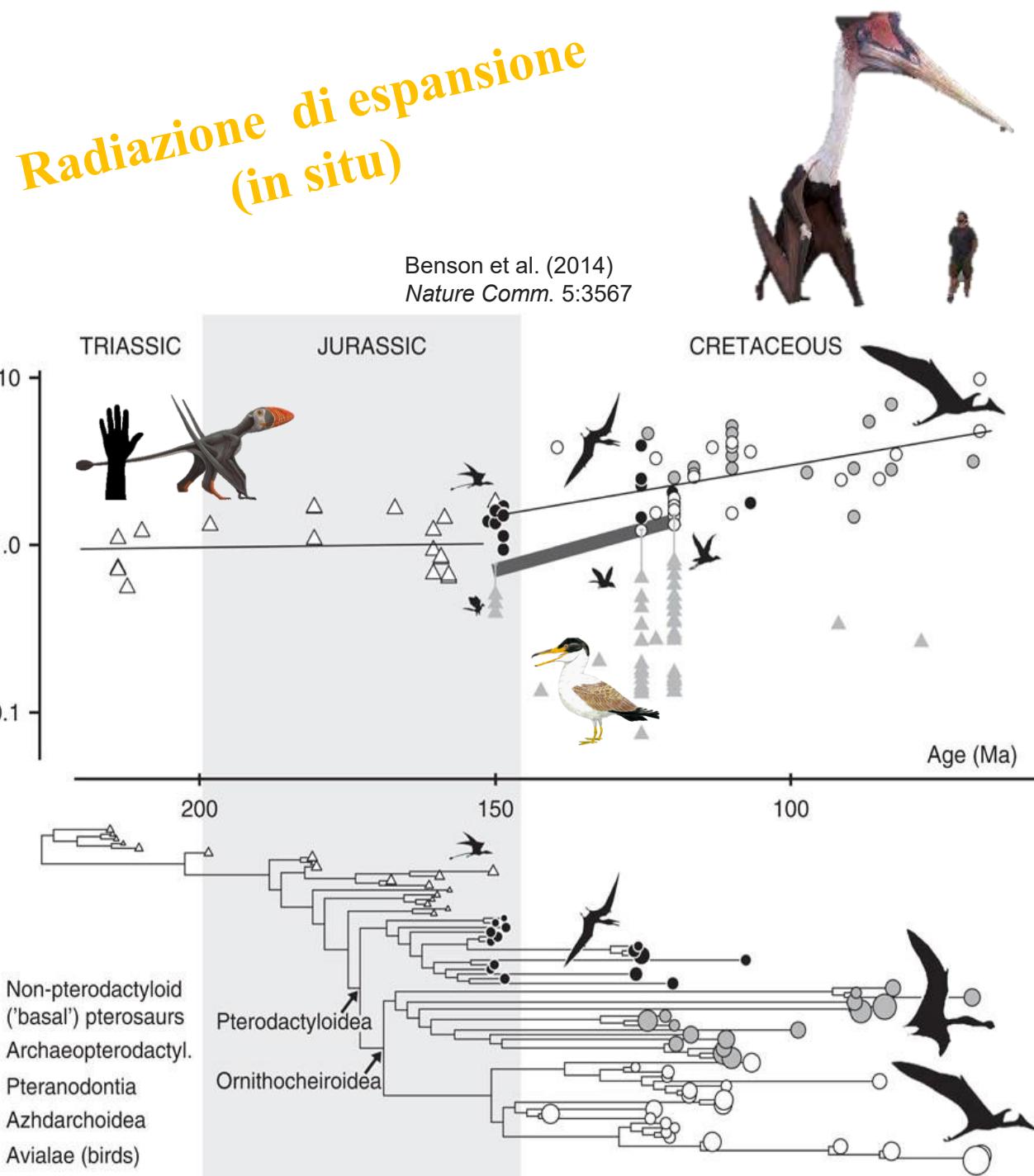
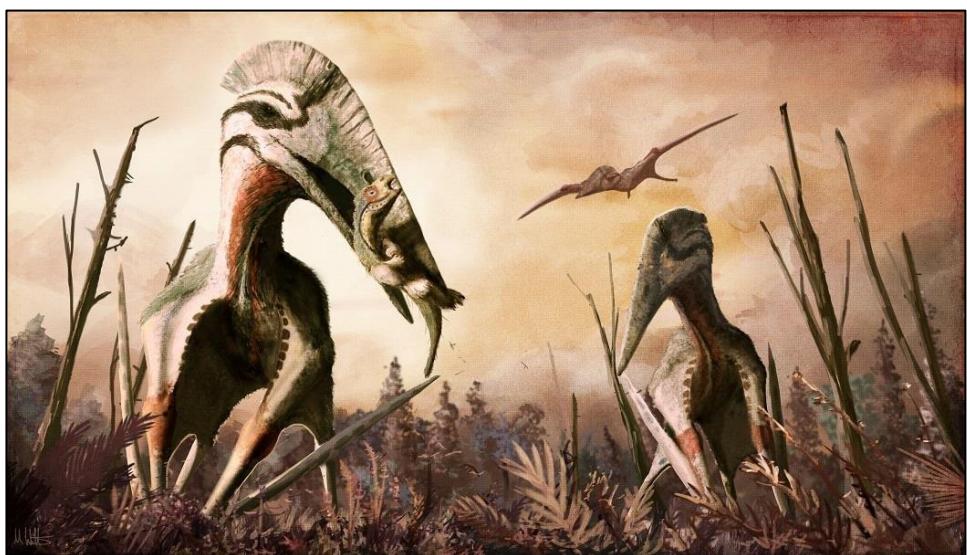
- Per gran parte del Cenozoico il Sud America era isolato dal Nord America dall'Istmo di Panama, per cui le due faune a mammiferi si erano evolute in modo indipendente nelle due regioni.
- Con la chiusura dell'istmo 3 Ma fa, ci fu un doppio interscambio delle faune, con **invasione** di faune in entrambe le direzioni.
- Un tempo si riteneva che i mammiferi del Nord avessero provocato l'estinzione di quelli del Sud a causa della maggiore competizione.
- Recenti studi dimostrano invece che l'interscambio fu bilanciato e che **i mammiferi nordamericani trovarono in Sudamerica nuove nicchie ecologiche senza entrare in competizione con le faune endemiche**.
- L'estinzione di alcuni gruppi sudamericani fu dovuta ad altri fattori, in quanto si evince che le faune endemiche sudamericane erano già in declino ancora prima dell'invasione.



Radiazione di espansione: casi studio

4) La radiazione cretacea di pterosauri e uccelli

- Dopo la loro comparsa nel Giurassico Superiore (~150 Ma), gli uccelli entrarono in competizione con gli pterosauri (già presenti a fin dal Triassico Sup. 220 Ma) per le stesse nicchie ecologiche.
- A partire dal Cretaceo Inferiore, essendo gli uccelli più "adattati", iniziarono una radiazione adattativa a discapito degli pterosauri che, a loro volta, andarono incontro ad una radiazione adattativa (grazie all'aumento delle dimensioni) occupando altre nicchie ecologiche.



Le sostituzioni biotiche

Radiazione *in situ*

Radiazione di espansione (senza estinzione)

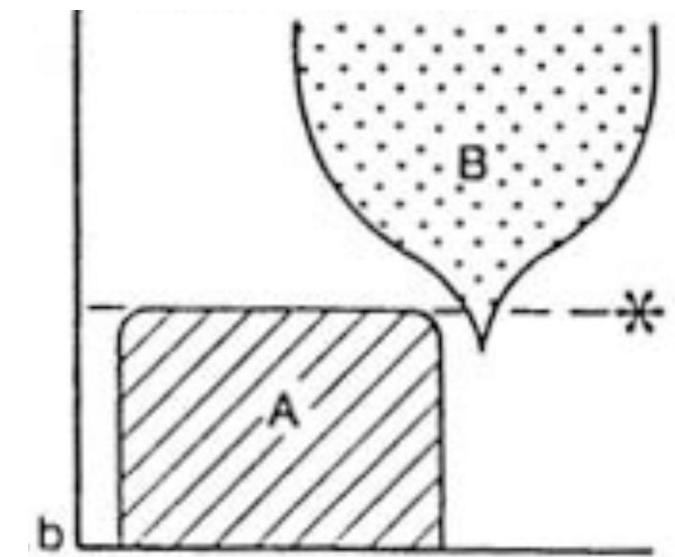
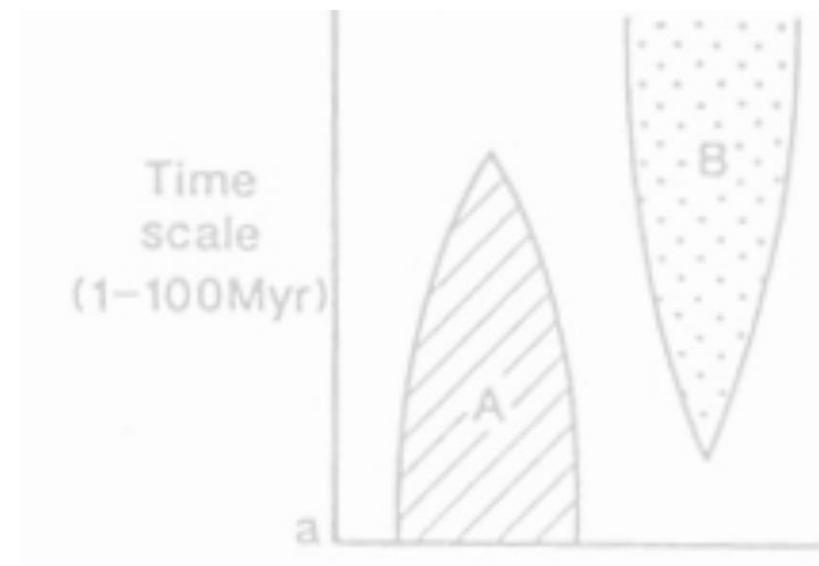
La specie B, che vive nella stessa area di A, prende il sopravvento su A perché più "adatta"

Radiazione sostitutiva (con estinzione)

La specie B che vive nella stessa area di A, prende il sopravvento a causa dell'estinzione di A.

Radiazione di invasione

La specie B, che vive in area diversa da A, invade l'area di A a causa della rimozione di una barriera geografica o perché trasportata. La specie B prende il sopravvento perché più "adatta"



Radiazione sostitutiva

- Le radiazioni sostitutive sono quelle che implicano l'estinzione di un taxon, e avvengono soprattutto durante le estinzioni di massa (durante le quali sono più frequenti rispetto alle radiazioni di espansione).
- Essa prevede che uno dei due taxa (B) diventi dominante sull'altro (A) non a causa della competizione (che non ci può essere), ma **a causa dell'estinzione** del taxon precedentemente dominante (A) dovuta ad altri fattori.



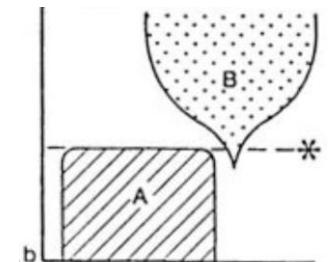
Radiazione sostitutiva (con estinzione)

Radiazione *in situ*

La specie B che vive nella stessa area di A, prende il sopravvento a causa dell'estinzione di A.

Radiazione di invasione

La specie B che vive in area diversa da A, invade l'area di A dopo la sua estinzione.



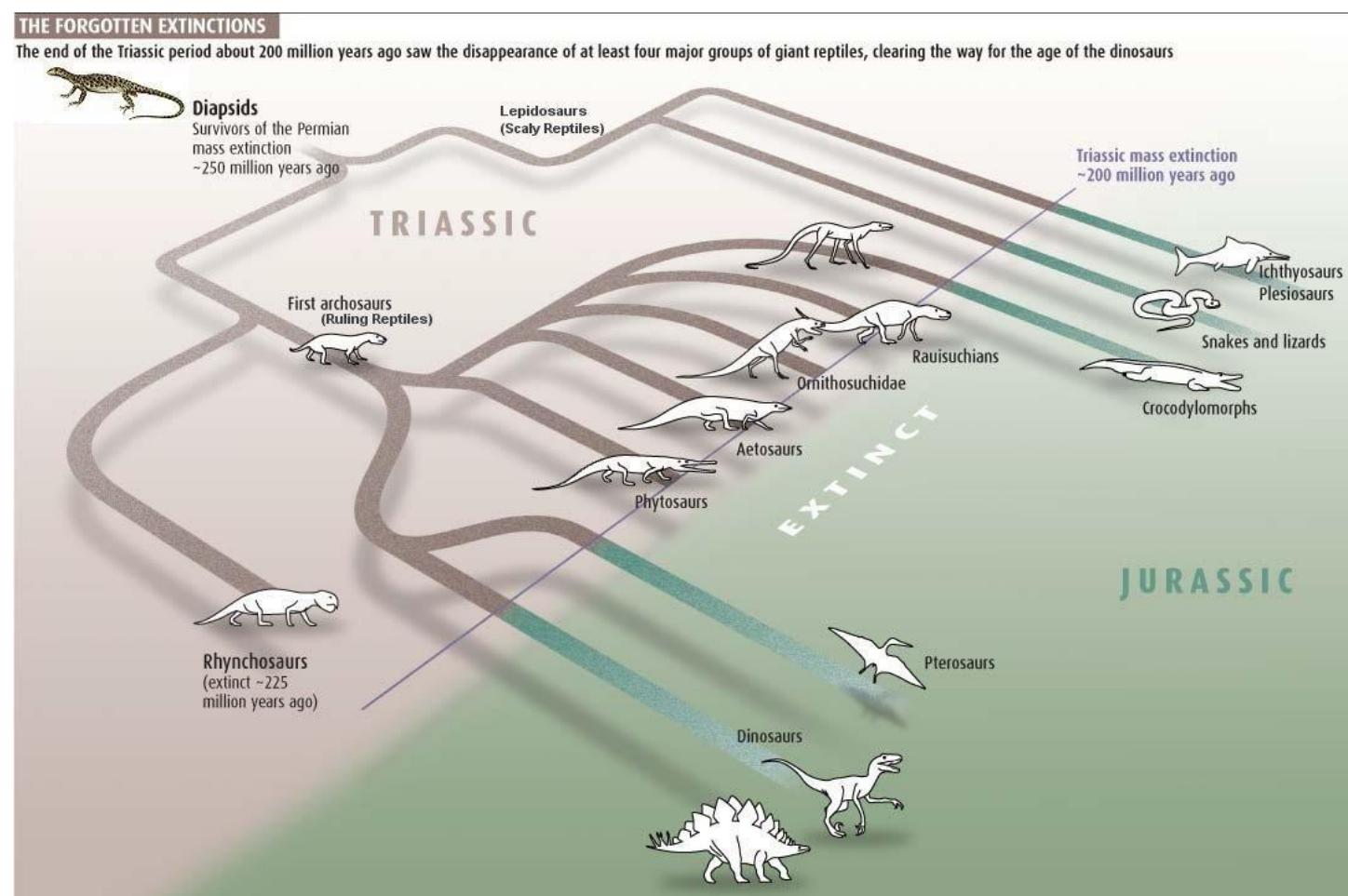
- Secondo Benton (1991) quindi, nel caso di radiazioni sostitutive non può essere la competizione la causa dell'eventuale radiazione adattativa del taxon B.

Radiazione sostitutiva: casi studio

1) La radiazione dei dinosauri

- Un tempo si riteneva che i dinosauri presero il sopravvento sui crurotarsi triassici a causa della competizione.
- In realtà i dinosauri occupavano le stesse nicchie o nicchie diverse senza competere.
- L'estinzione dei crurotarsi e altri grandi rettili marini (es. placodonti) a fine Triassico avvenne a causa di cambiamenti climatici e rese vacanti numerose nicchie ecologiche.
- L'estinzione dei crurotarsi consentì ai dinosauri di occuparle, diversificarsi, e assumere ruoli chiave nel successivo periodo Giurassico.

*Radiazione sostitutiva
(in situ / di invasione)*

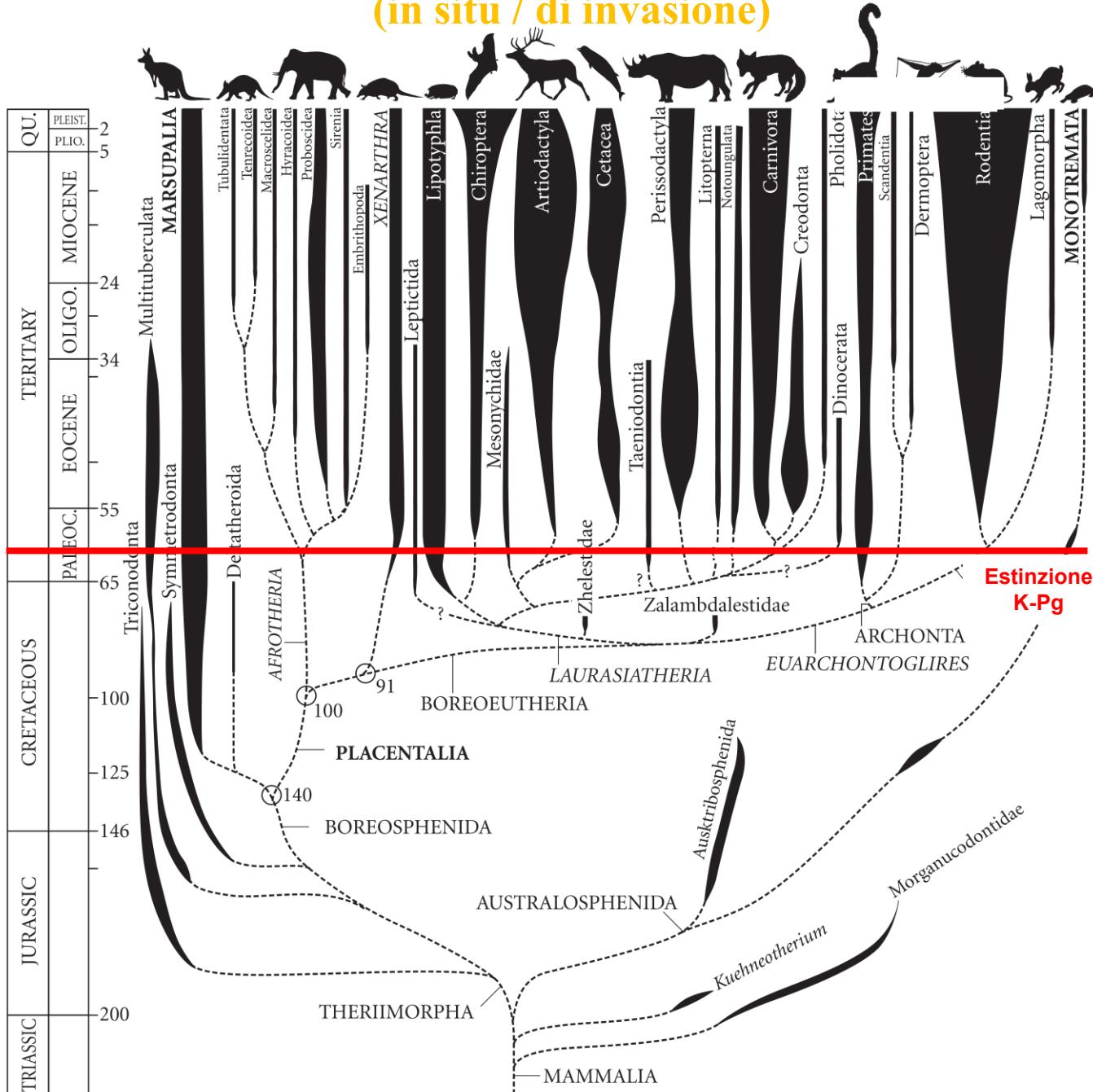


Radiazione sostitutiva: casi studio

2) La radiazione dei mammiferi placentali

- Per tutto il Mesozoico i mammiferi placentali occuparono gli stessi habitat dei dinosauri ma rimasero relegati in piccole nicchie ecologiche.
- Dopo l'estinzione dei dinosauri non aviani a fine Cretaceo, i mammiferi subirono una radiazione adattativa nell'arco di 10 Ma.
- Molti ritengono che i mammiferi furono vincenti perché più competitivi per via dei loro caratteri vincenti (sangue caldo, denti differenziati, cure parentali, intelligenza, ecc).
- In realtà **non ci fu competizione**, né prima né dopo l'estinzione, come si evince anche dal fatto che i mammiferi possedevano già prima dell'estinzione quei caratteri che vengono ritenuti "adattativi".

Radiazione sostitutiva (in situ / di invasione)



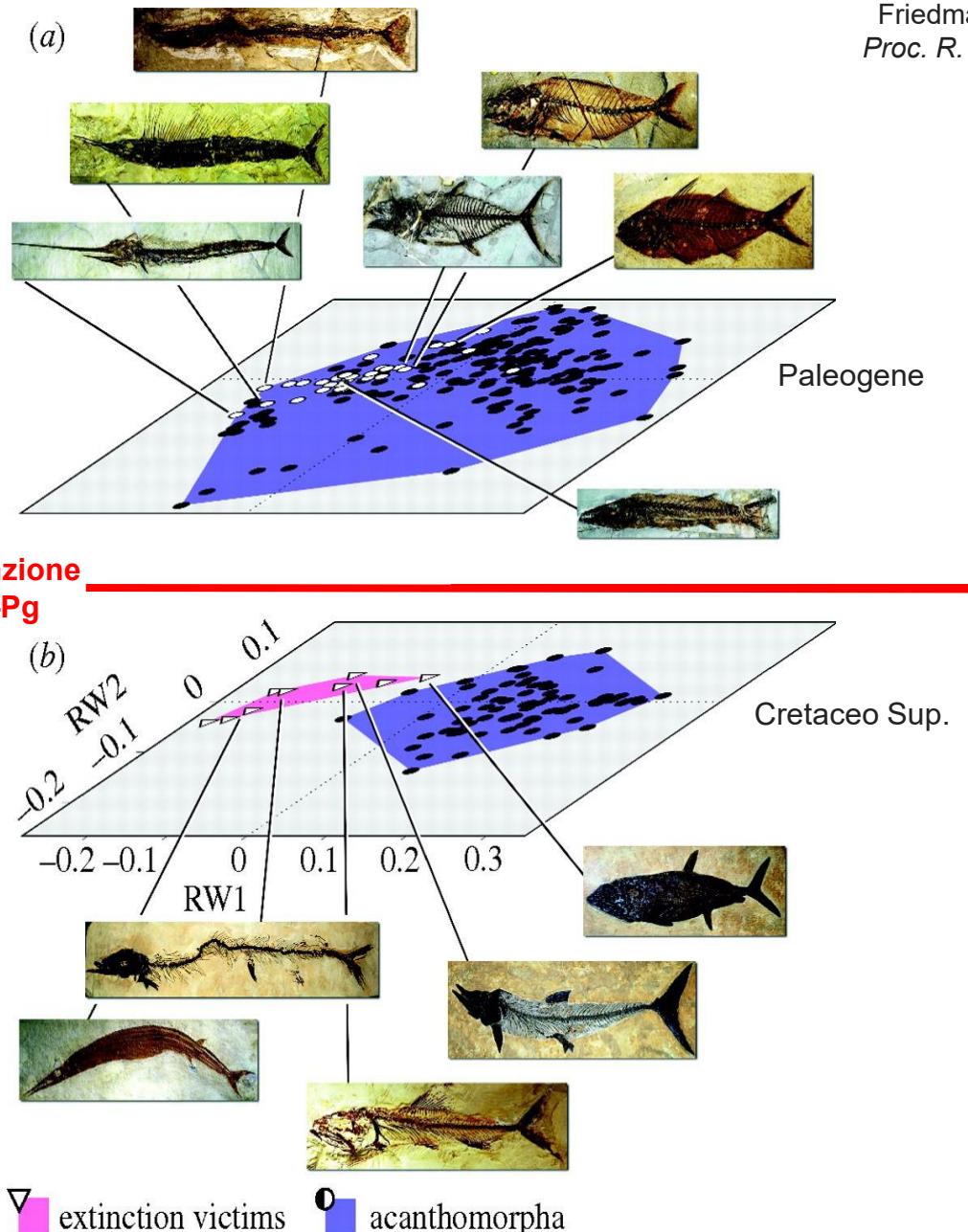
Radiazione sostitutiva: casi studio

Friedman (2010)
Proc. R. Soc. B 277

3) La radiazione degli acantomorfi

- Già presenti nel Cretaceo Superiore, i pesci acantomorfi (pesci ossei con raggi delle pinne spinosi) occuparono le nicchie ecologiche lasciate vuote da altri pesci non-acantomorfi che furono vittime dell'estinzione di fine Cretaceo, come dimostra l'espansione del morfospazio degli acantomorfi a partire dal Paleogene.

*Radiazione sostitutiva
(in situ / di invasione)*





6. STORIA DELLA VITA SULLA TERRA

qualche minuto
di pausa...





1. INTRODUZIONE ALLA PALEOBIOLOGIA

2. LA QUALITÀ DEL RECORD FOSSILE

- Cenni generali di tafonomia
 - Incompletezza, bias e affidabilità

3. FOSSILI ED EVOLUZIONE

- La teoria dell'evoluzione
 - Evoluzione e record fossile
 - Le cause dell'evoluzione

4. FORMA E FUNZIONE

- Morfologia e ambiente
 - Crescita e forma: variazione intraspecifica, interspecifica, allometria
 - Evoluzione e sviluppo: ontogenesi e filogenesi
 - Lo studio della forma: la morfometria geometrica

5. ESTINZIONI E RINNOVAMENTI BIOLOGICI

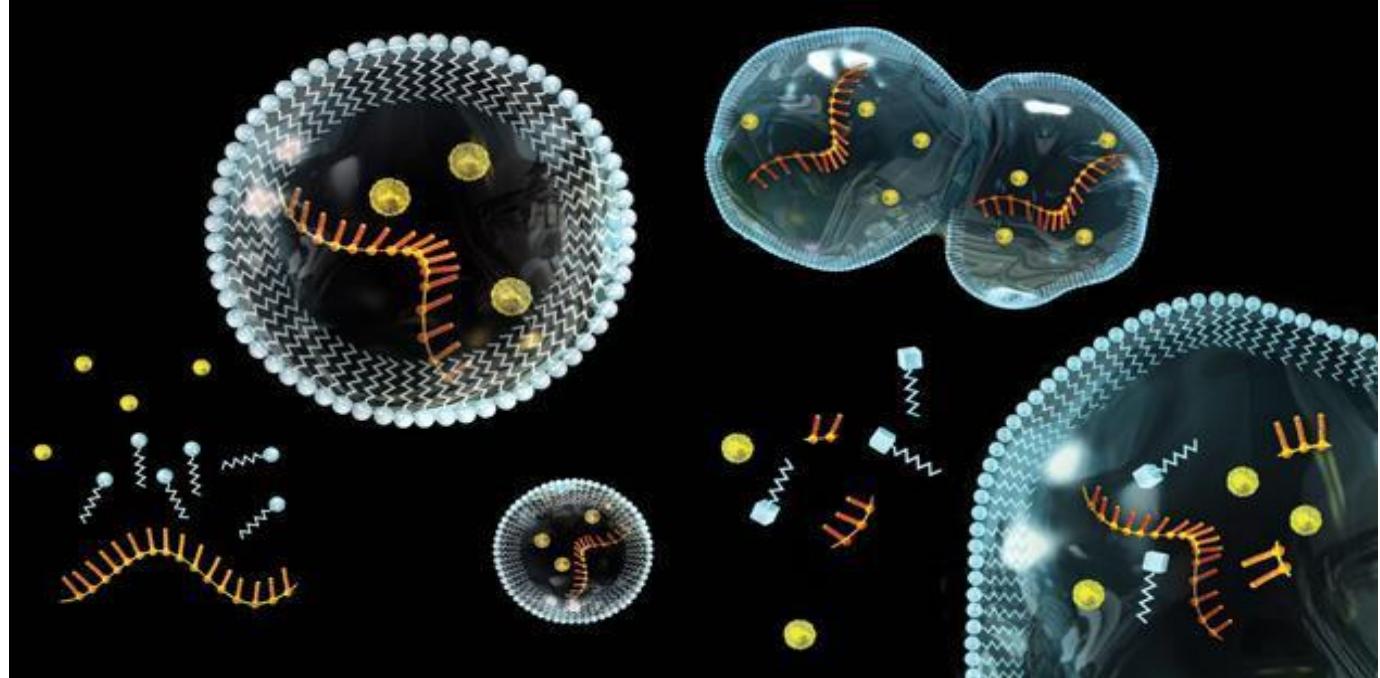
- Definizioni, tipologie e patterns
 - The Big Five
 - Rinnovamenti biologici

6. STORIA DELLA VITA SULLA TERRA

- **Origine della vita**
 - Gli eucarioti
 - Origine ed evoluzione dei metazoi
 - L'esplosione cambriana
 - Il record fossile degli invertebrati
 - L'origine dei vertebrati
 - I pesci e l'evoluzione delle mascelle
 - La conquista delle terre emerse
 - L'età dei rettili
 - Origine degli uccelli
 - L'evoluzione dei mammiferi

6.1 Origine della Vita

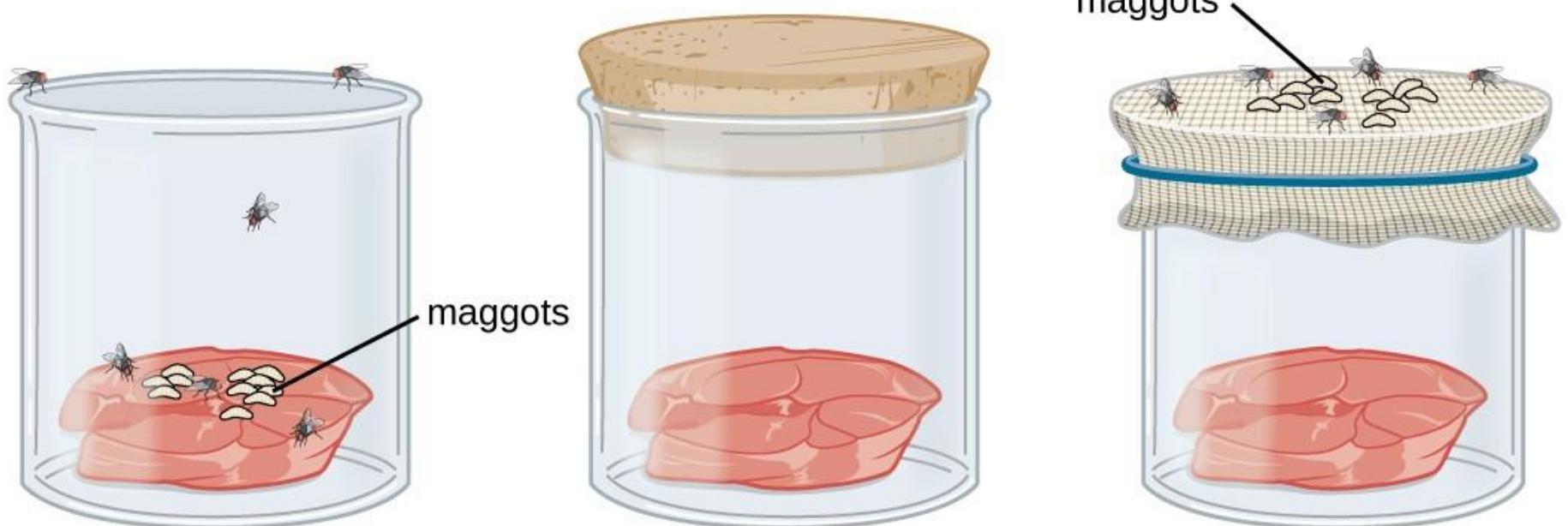
- La questione su **dove e come** è iniziata la vita sulla Terra è una delle principali domande ancora non completamente risolte della Scienza.
- Esistono diverse ipotesi che cercano di spiegare come e dove ha avuto luogo l'origine della vita:
 1. Generazione spontanea
 2. Modello inorganico
 3. Origine extraterrestre (panspermia)
 4. Teoria organica (modello biochimico)
 5. Modello idrotermale



Where ? How ? When ?

1. Generazione spontanea

- Teoria di origini medievali perdurata fino alla metà del XIX secolo, è la teoria (ormai superata) che la vita possa generarsi spontaneamente direttamente dalla materia inorganica.
- **Louis Pasteur** nel 1861 provò definitivamente che questa ipotesi è falsa.

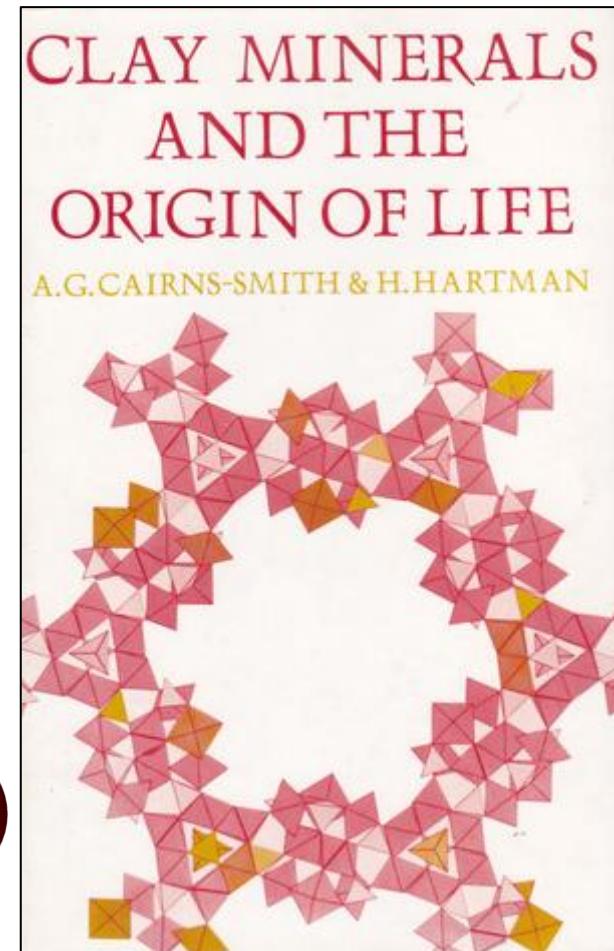
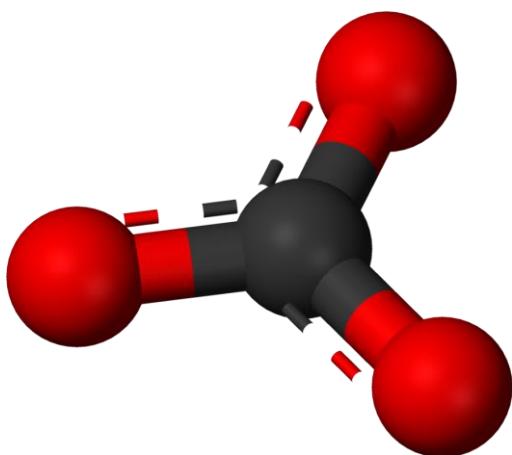
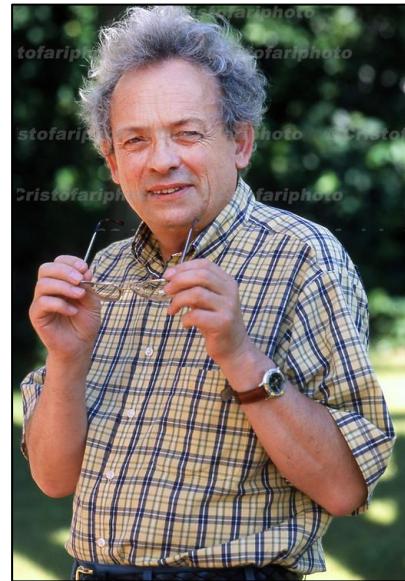


Al contrario di quanto si pensava fino ad allora, Pasteur provò che le larve delle mosche non si originano dalla carne in decomposizione ma da uova deposte su di essa da altre mosche.

2. Modello inorganico

Secondo la teoria, **molecole organiche complesse potrebbero originarsi da materia inorganica pre-esistente (argilla)**.

- Le argille contenenti carbonati (minerali costituiti da ioni carbonato CO_3^{2-}) soggette ad elevate temperature e pressioni sugli antichi fondali marini potrebbero andare incontro a trasformazione da inorganica a organica.
- Questa ipotesi è stata sostenuta vigorosamente da **Graham Cairns-Smith** (Università di Glasgow), ma non ha ottenuto un ampio sostegno.
- Esperimenti condotti nel 2007 per testare il modello non sono stati conclusivi.



3. Origine extraterrestre (panspermia)

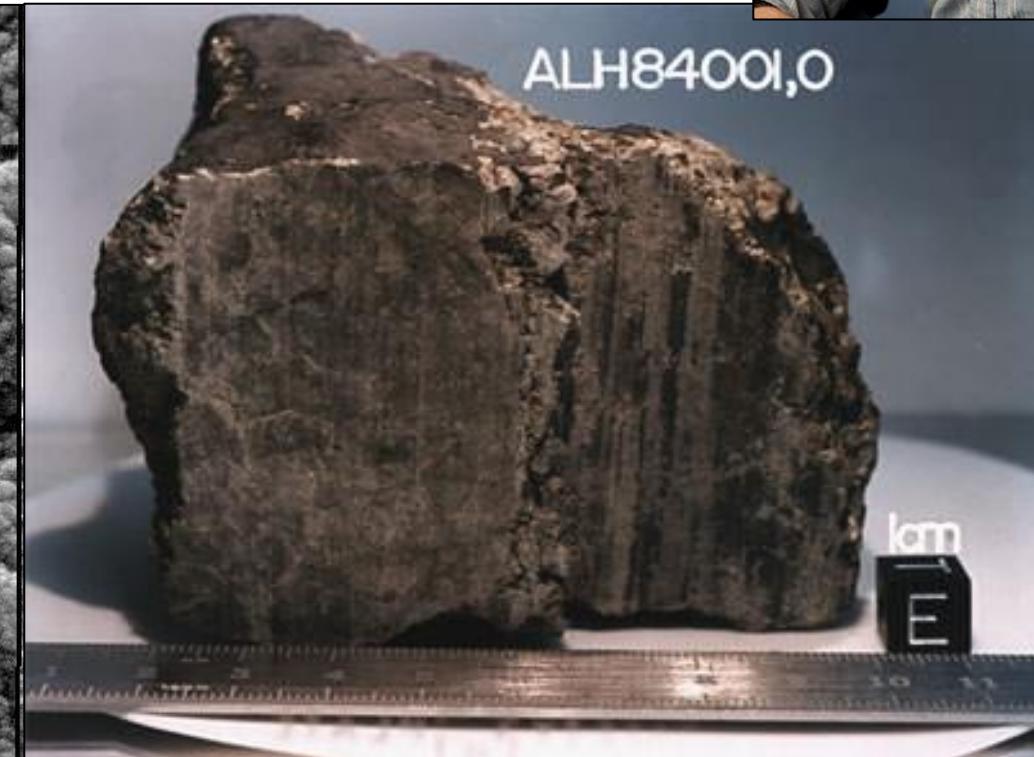
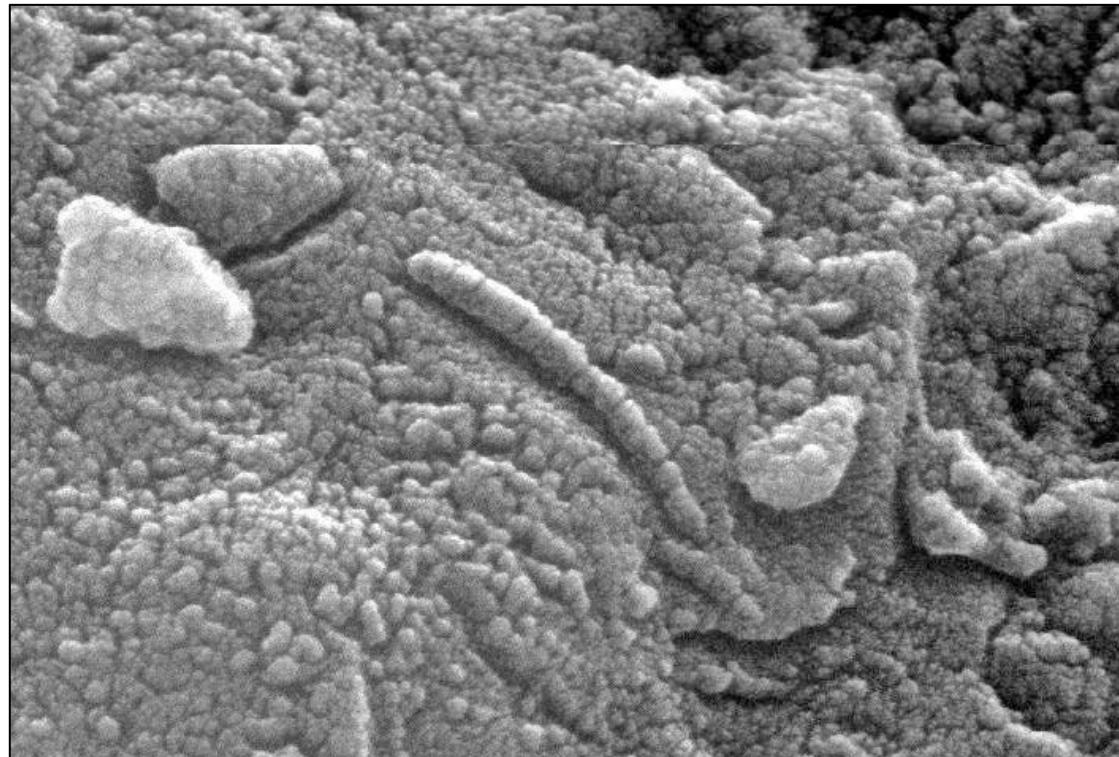
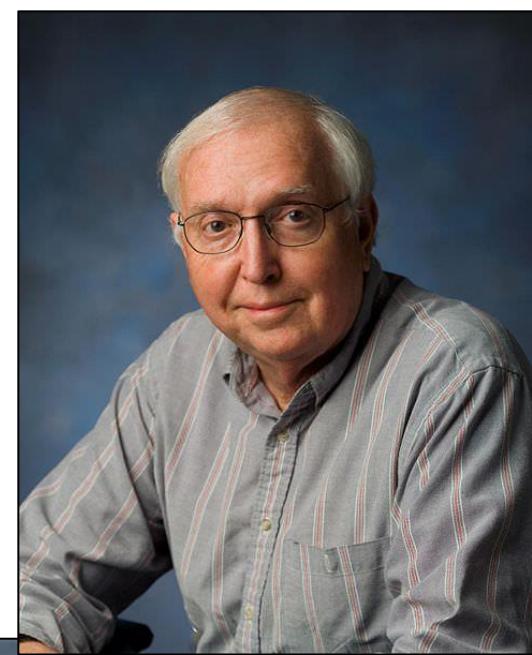
Secondo il modello della panspermia, i mattoni per la vita sarebbero stati "seminati" sulla Terra dallo spazio.

- Molecole semplici (acido cianidrico, acido formico, aldeidi e acetileni) si trovano in effetti in alcuni tipi di meteoriti e comete. Queste sostanze chimiche potrebbero essere state trasportate sulla Terra durante una fase di massiccio bombardamento di meteoriti avvenuto circa 3,8 miliardi di anni fa.
- Secondo un'ipotesi alternativa, il DNA potrebbe anche esistere già nello spazio, o la vita nella sua interezza potrebbe essersi evoluta altrove nell'Universo, per poi essere finita sulla Terra durante il Precambriano.



3. Origine extraterrestre (panspermia)

- Il modello extraterrestre ha preso un nuovo impulso quando nel 1996 il **Dr. David McKay** (NASA) annunciò di aver trovato batteri fossili e sostanze chimiche organiche in un meteorite marziano.
- Questi risultati sono stati tuttavia successivamente confutati.



4. Teoria organica (modello biochimico)

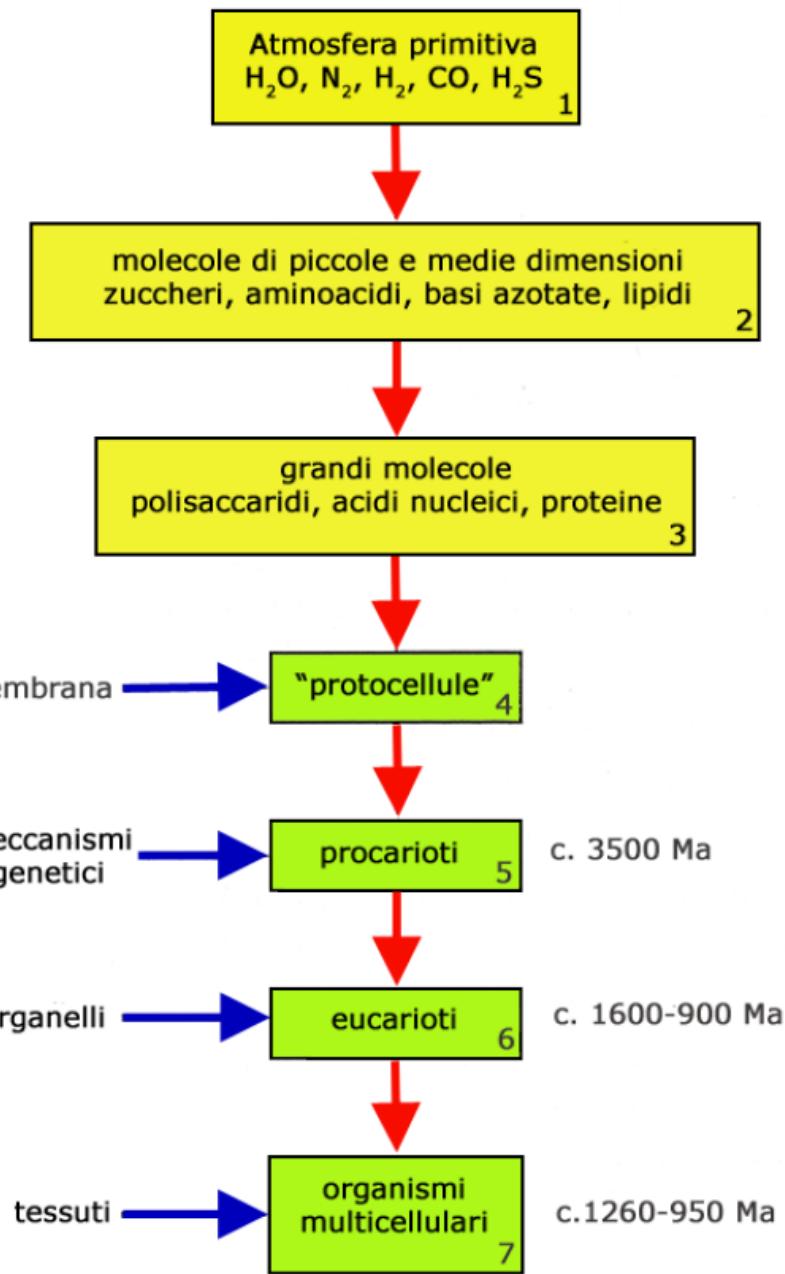
- Sviluppato negli anni '20 in modo indipendente da un biochimico russo, A. I. **Oparin**, e da un biologo evoluzionista britannico, J.B.S. **Haldane**, il modello biochimico (detto anche di Oparin-Haldane) sostiene che la vita potrebbe aver avuto origine sulla Terra da una serie di reazioni chimiche organiche a partire da semplici molecole inorganiche comuni nell'atmosfera terrestre primitiva (acqua, idrogeno, azoto, monossido di carbonio, acido solforico) che avrebbero prodotto strutture biochimiche sempre più complesse.
- Sebbene alcuni step iniziali sono stati riprodotti con successo in laboratorio, non è ancora stato possibile riprodurre efficacemente gli altri step.



Step riprodotti in laboratorio

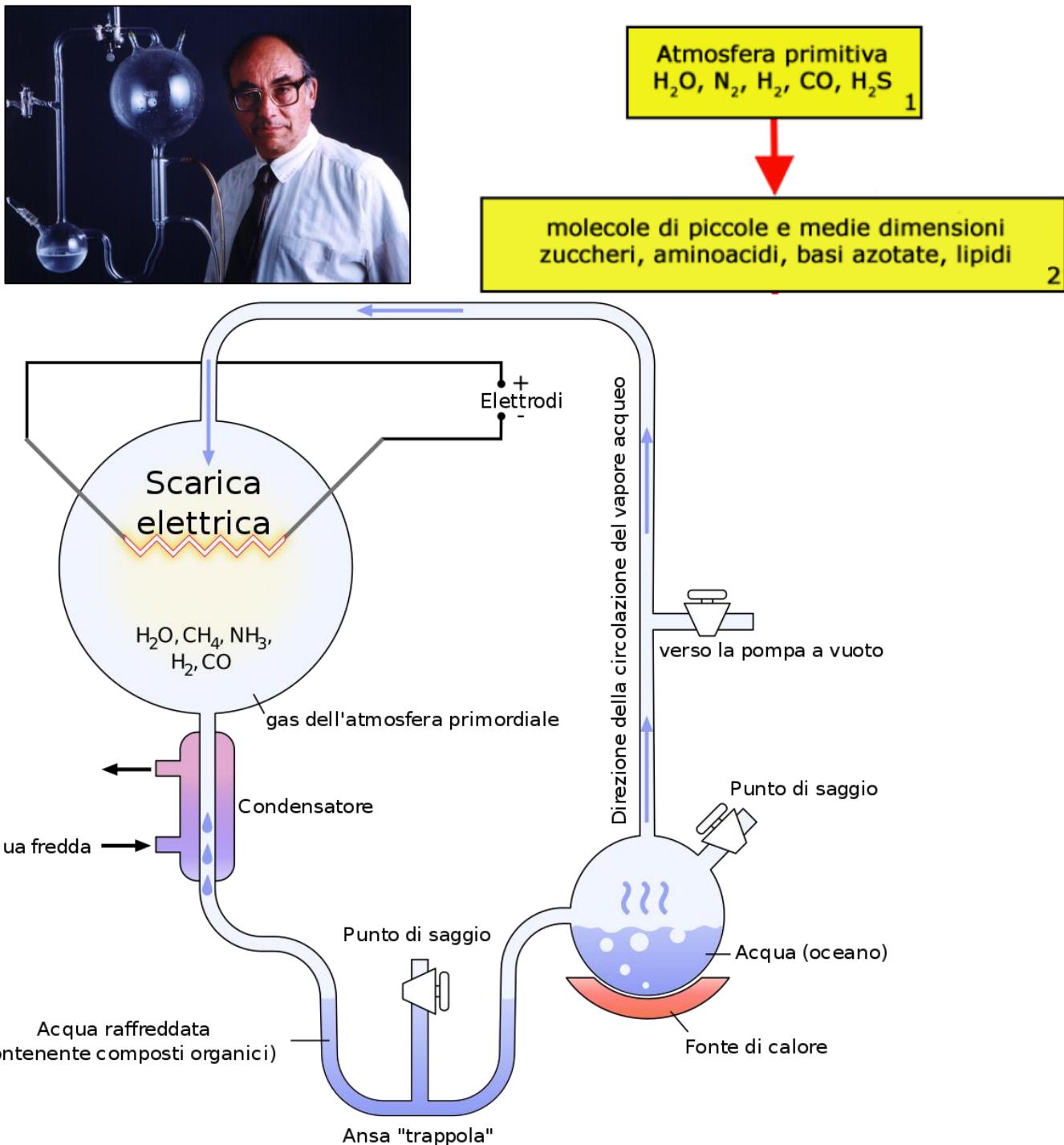


Step non ancora raggiunti in laboratorio



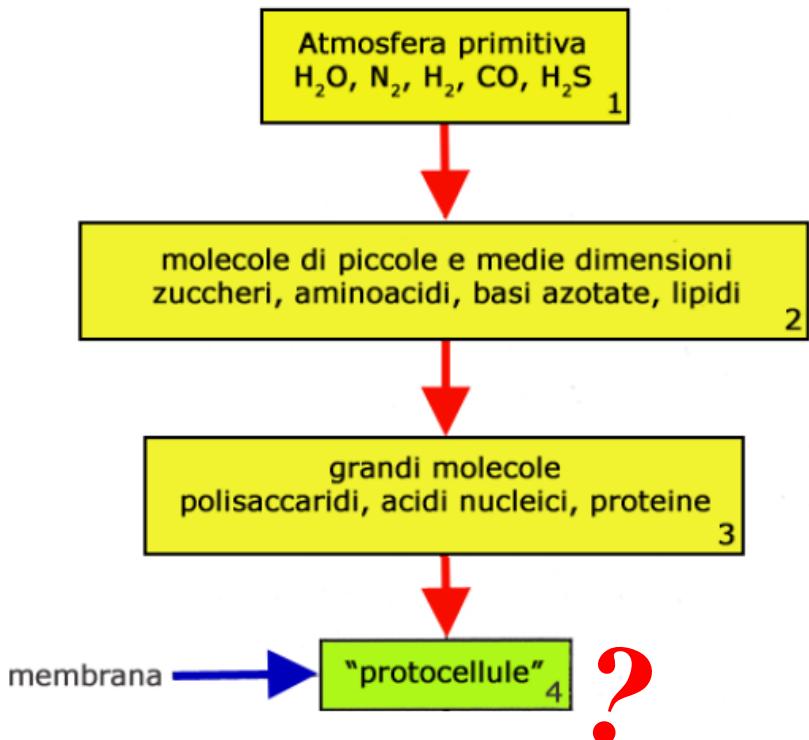
4. Teoria organica (modello biochimico)

- Il modello fu testato e confermato nel 1953 da **Stanley Miller**, allora studente presso l'Università di Chicago. Egli ricreò in laboratorio le condizioni ambientali (il famoso *brodo primordiale*) che in teoria erano presenti nell'atmosfera e oceano precambriani, simulando con scariche elettriche una fonte di energia (fulmini o radiazione solare).
- Dopo circa una settimana ininterrotta in cui le condizioni erano mantenute costanti, Miller osservò che parte di queste molecole erano andate a formare **composti organici**, tra cui alcuni amminoacidi, zuccheri, lipidi, e altri potenziali costituenti biologici.
- Critiche: la miscela di gas di Miller è rappresentativa di ciò che era l'atmosfera primordiale?



4. Teoria organica (modello biochimico)

- Ulteriori esperimenti condotti negli anni '50 e '60, ad es. quelli di **Joan Oró** (1923-2004) portarono alla produzione di polipeptidi, polisaccaridi e altre molecole organiche più grandi e complesse.
- Addirittura si svilupparono strutture racchiuse da una membrana, dunque simili a cellule, che sembravano nutrirsi e dividersi, anche se non sopravvivevano a lungo.

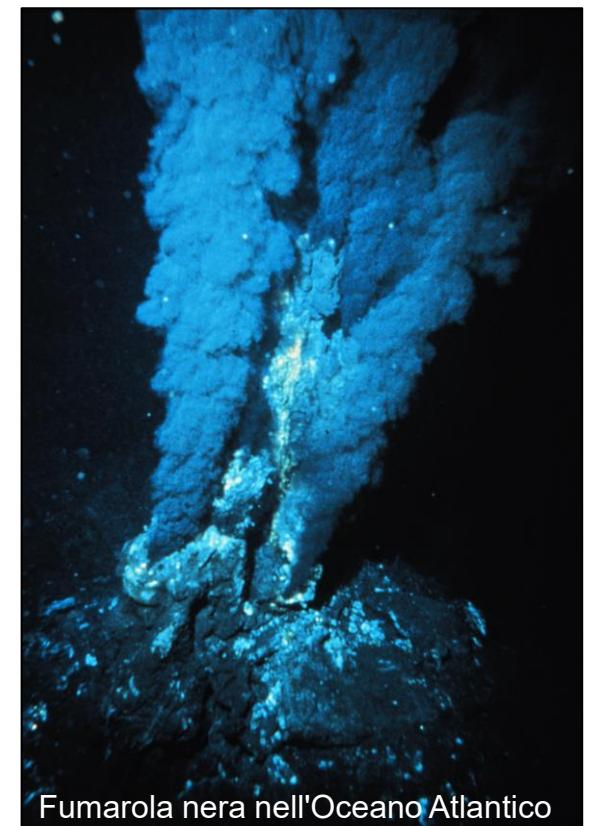
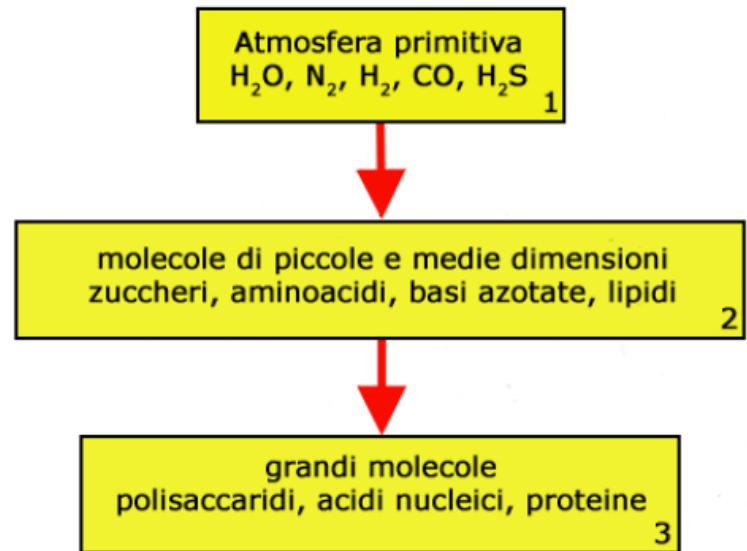


5. Modello idrotermale

Formulato da Nisbet & Sleep nel 2001, è un'evoluzione del modello biochimico di Oparin-Haldane. Secondo questa teoria, la transizione da amminoacidi isolati, a proteine, ed infine agli acidi nucleici, potrebbe essere avvenuta in un **sistema di acque calde associate a vulcani attivi**, ad esempio sorgenti idrotermali marine (fumarole) o più probabilmente in quelle terrestri dove le condizioni sono più instabili e in costante disequilibrio chimico, che avrebbe facilitato processi fondamentali come la **polimerizzazione**, portando alla formazione di RNA e DNA.



Sorgente termale
nel Parco di
Yellowstone, USA.



Fumarola nera nell'Oceano Atlantico

5. Modello idrotermale

E' in effetti ampiamente accettato che la struttura che precedette di poco la comparsa della Vita fu un acido ribonucleico, l'RNA, il cui ruolo principale è la sintesi delle proteine, e pertanto, il periodo che precede di poco la Vita è anche chiamato **Mondo a RNA (RNA World)**.

Synthesizing life

Jack W. Szostak, David P. Bartel & P. Luigi Luisi

nature
International journal of science

Advances in directed evolution and membrane biophysics make the synthesis of simple living cells, if not yet foreseeable reality, an imaginable goal. Overcoming the many scientific challenges along the way will deepen our understanding of the essence of cellular life and its origin on Earth.

The first challenge on the path to a synthetic life form is to imagine a collection of molecules that is simple enough to form by self-assembly, yet sufficiently complex to take on the essential properties of a living organism. Any 'stripping-down' of a present-day bacterium to its minimum essential components still leaves hundreds of genes and thousands of different proteins and other molecules¹. We must look to simpler systems if we hope either to synthesize a cell *de novo* or understand the origin of life on Earth. The search for simpler forms of life led to the 'RNA world' hypothesis² in which primordial cells lacking protein synthesis use RNA both as the repository of 'genetic' information and as enzymes that catalyse metabolism³. We believe that within this framework structures can be found that are both indisputably alive and yet simple enough to be amenable to total synthesis. We note that solutions found in the laboratory need not be chemically similar or even directly relevant to the actual molecular assemblies that led to the origin of life on Earth.

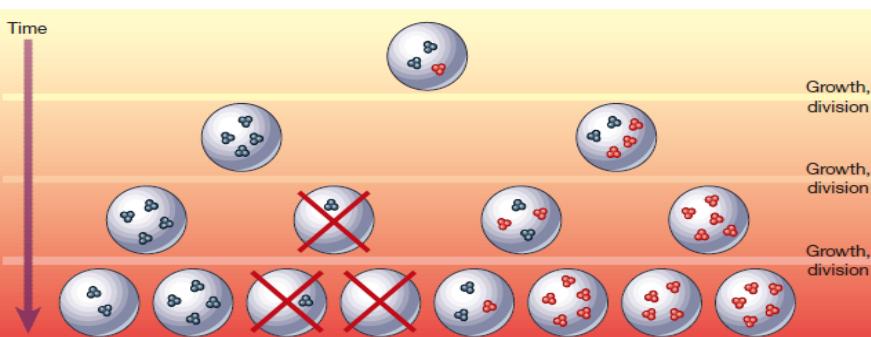


Figure 1 Role of vesicles in enabling darwinian evolution of a replicase. The vesicular compartment ensures that molecules related by descent are, on average, kept in physical proximity to each other, allowing a superior mutant replicase (red) to preferentially self-replicate, in comparison to the parental replicase (black). The evolutionary advantage of increased replication is amplified as vesicles with superior replicase molecules are more likely to give rise to vesicles with at least two replicase molecules (or a replicase and a template molecule). Vesicles with less than two replicase molecules (indicated by an X) and the progeny of these vesicles cannot continue RNA self-replication. In this way, vesicles with superior replicase molecules become an increasing fraction of the vesicles that maintain replicase activity.

Szostak et al. (2001). *Nature*
409: 387-390

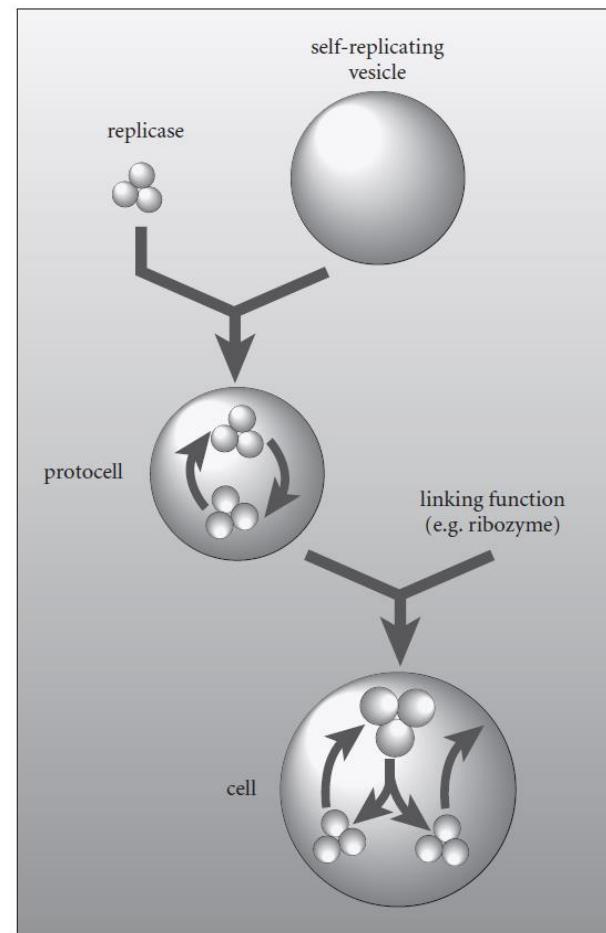
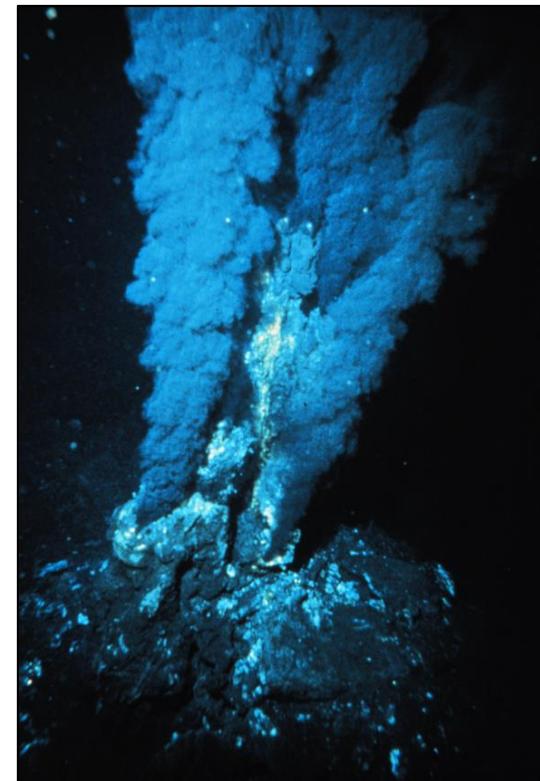


Figure 8.2 The model behind "RNA world", where an RNA replicase and a self-replicating membrane-bound vesicle combine to form a protocell. Inside the vesicle, the RNA replicase functions, and might add a function to improve the production of the vesicle wall through a ribozyme. At this point, the RNA replicase and the vesicle are functioning together, and the protocell has become a living cell, capable of nutrition, growth, reproduction and evolution. Read a general introduction to RNA world at <http://www.blackwellpublishing.com/paleobiology/>. (Based on information in Szostak et al. 2001.)

5. Modello idrotermale

Qualunque sia stato il luogo in cui ha avuto origine la Vita, esso doveva permettere lo stabilirsi delle seguenti tre condizioni fondamentali per la Vita:

- a) **Compartimentazione:** l'isolamento di un sistema dal resto dell'ambiente al fine di dare vita ad un "microcosmo".
- b) **Metabolismo.** La capacità del "microcosmo" di utilizzare l'energia ed elementi provenienti dall'ambiente esterno (ad es. energia chimica da attività geotermale).
- c) **Replicazione.** La capacità di riprodursi trasmettendo informazioni alla progenie.

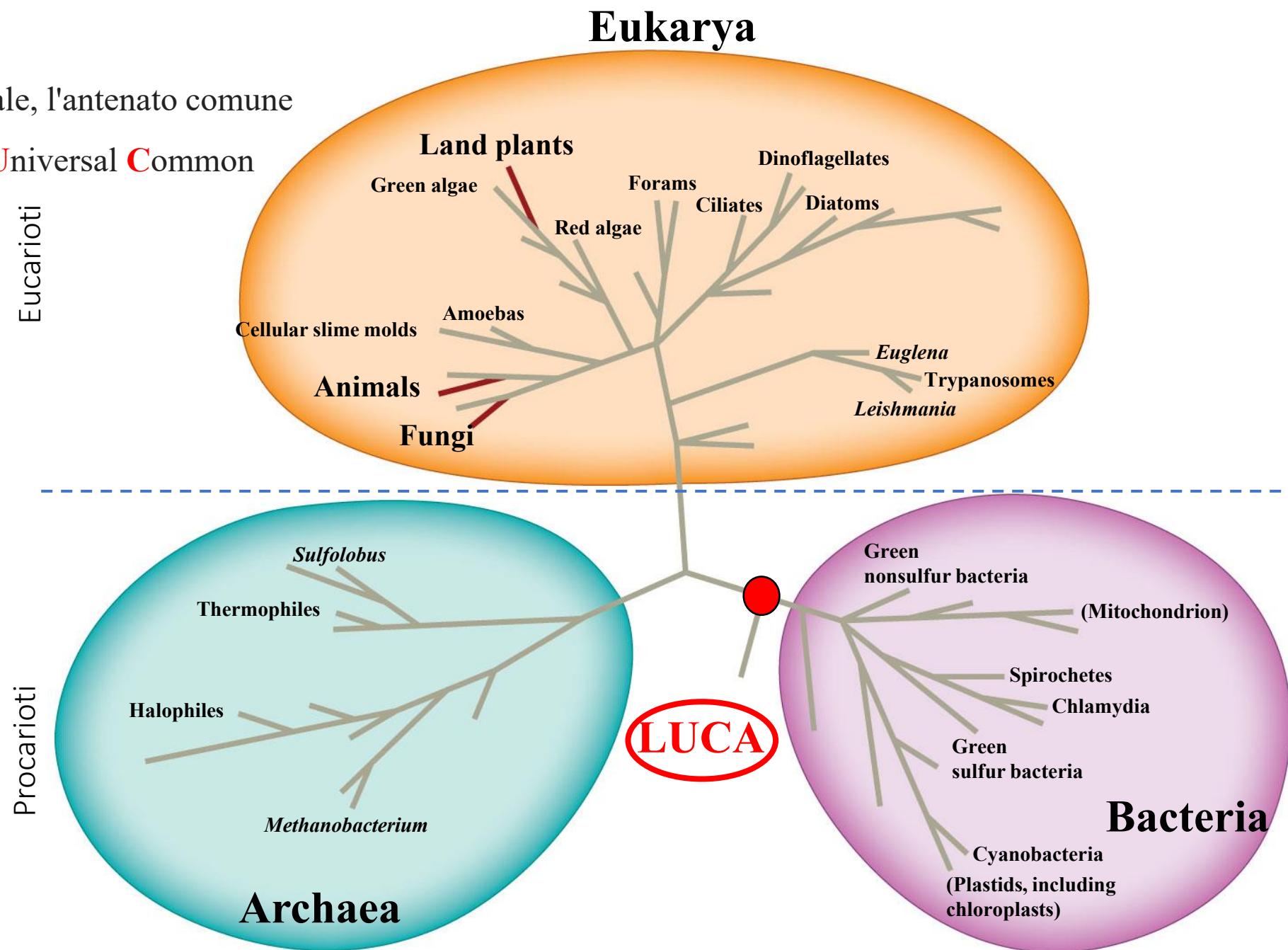


- La validità del modello biochimico/idrotermale si basa anche sul fatto che nei sistemi idrotermali odierni, benché inospitali alla maggior parte delle forme di vita, alcuni **batteri anaerobi chemiosintetici (chemioautotrofi)** sono in grado di trasformare le sostanze inorganiche (tramite reazioni inorganiche ed energia chimica) per produrre sostanze organiche da utilizzare come fonte di energia.

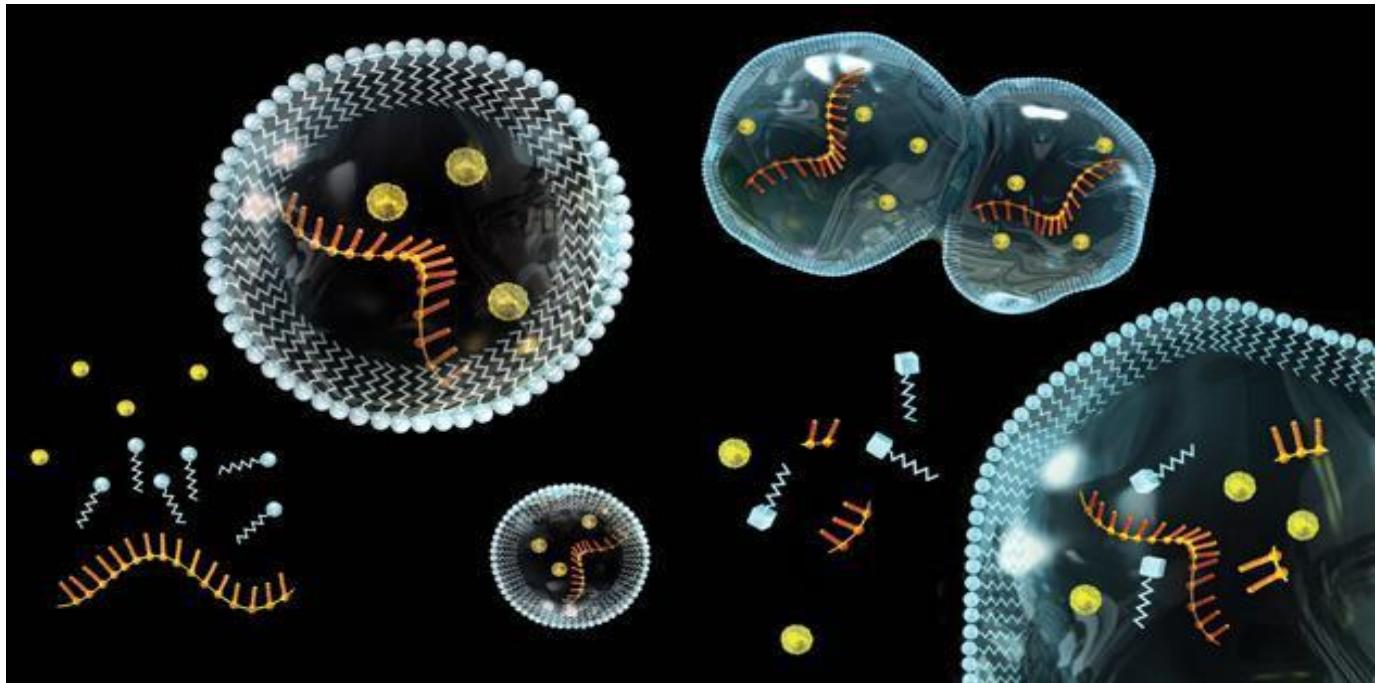


5. Modello idrotermale

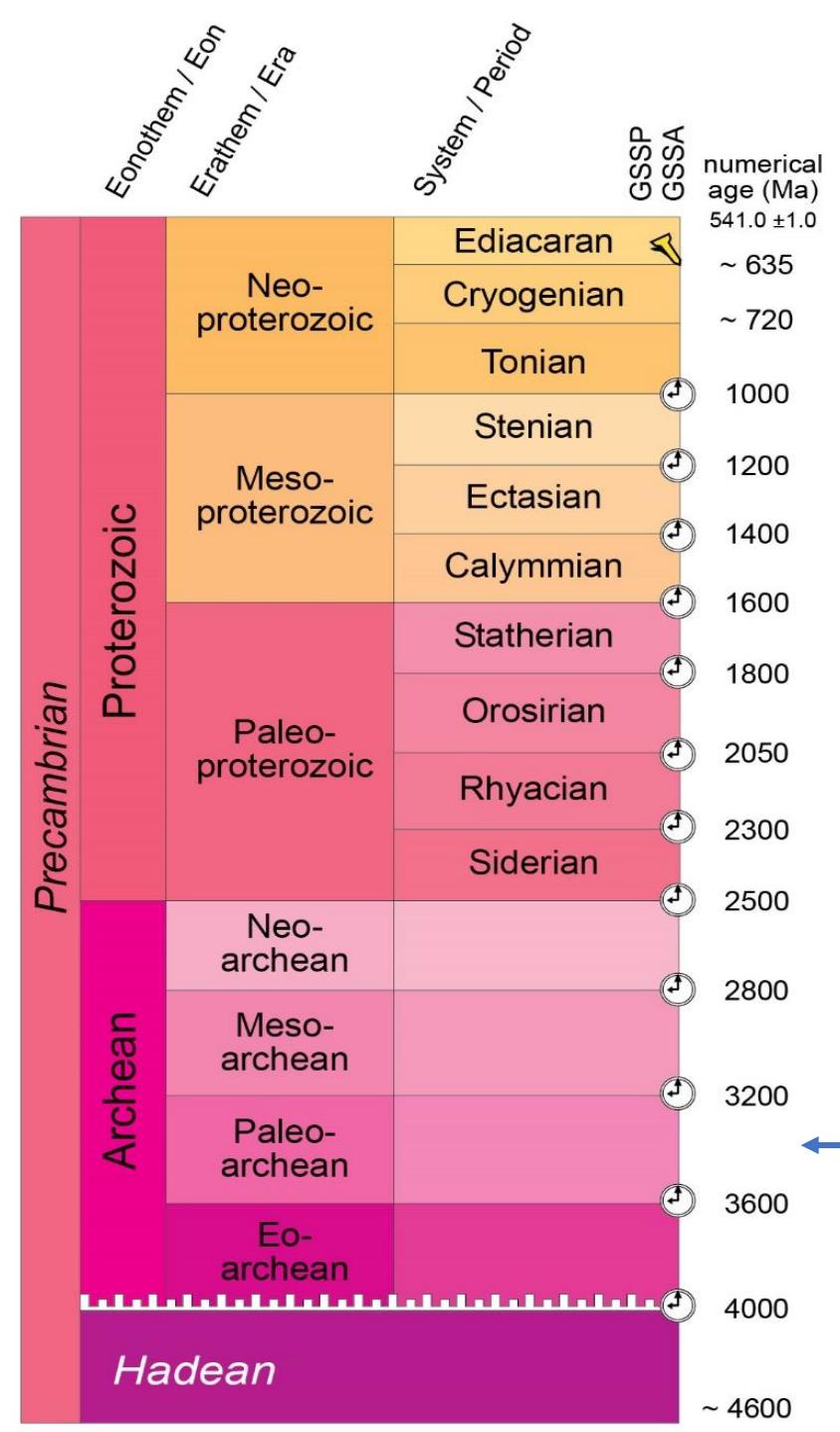
Infatti, secondo il modello idrotermale, l'antenato comune di tutti gli organismi (**LUCA, Last Universal Common Ancestor**) sarebbe stato un **organismo chemioautotrofo estremofilo** (ipertermofilo, che viveva in condizioni di alte temperature).



Se sul dove e come ha avuto origine la Vita la questione è ancora aperta, il **quando** sembra essere più certo, sebbene non univoco.

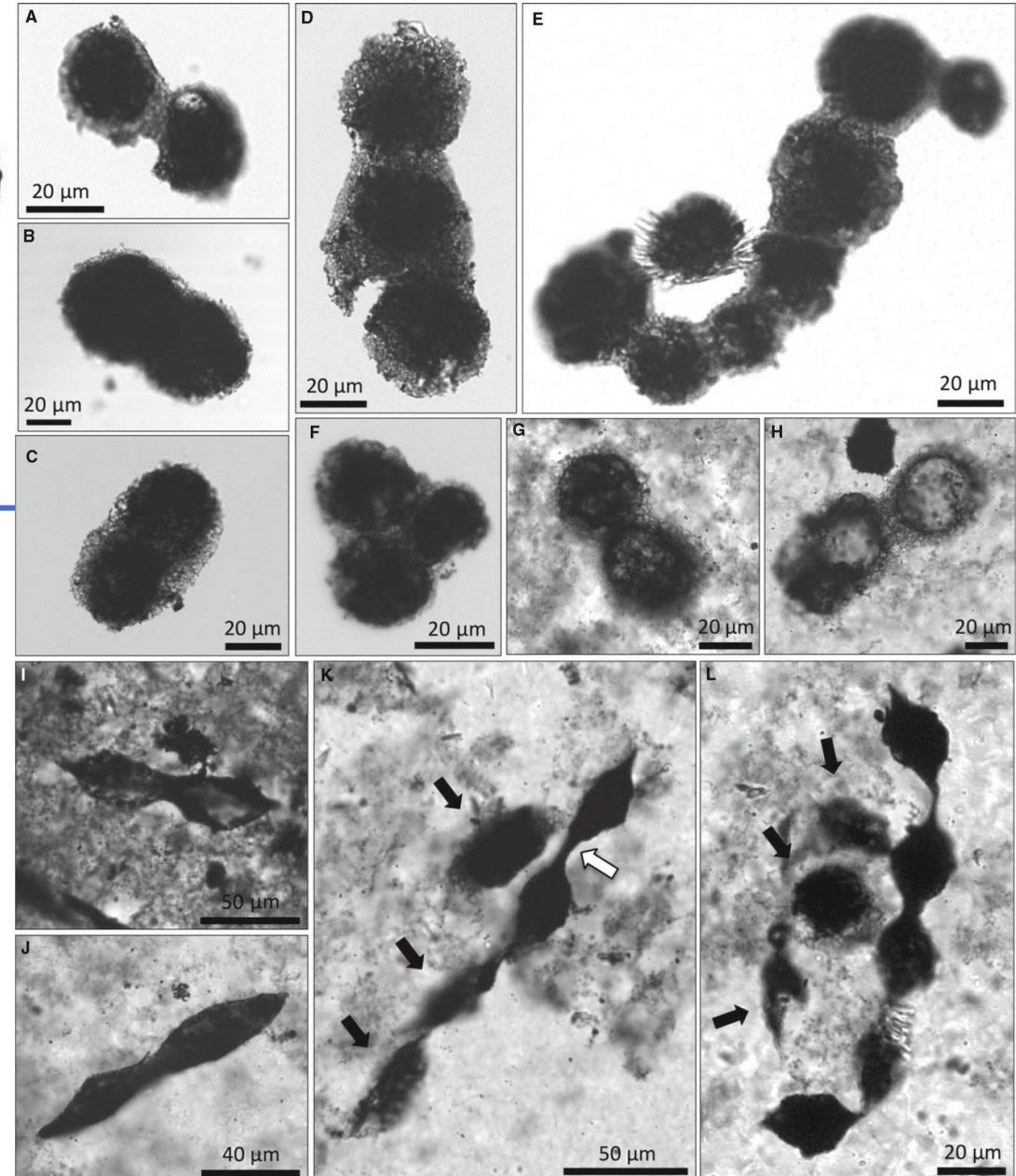


Where ? How ? When ?

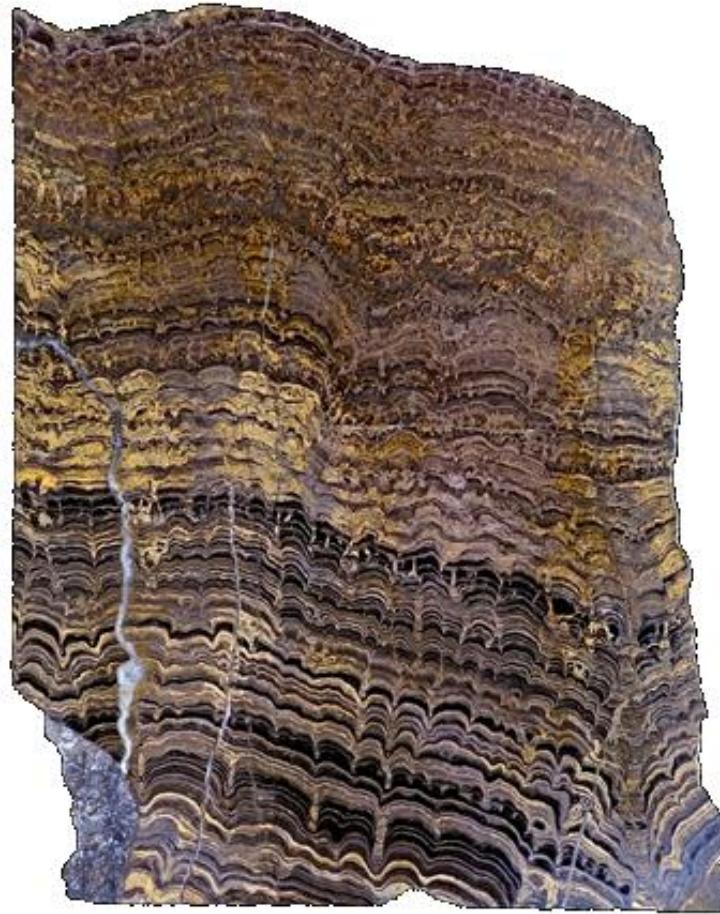
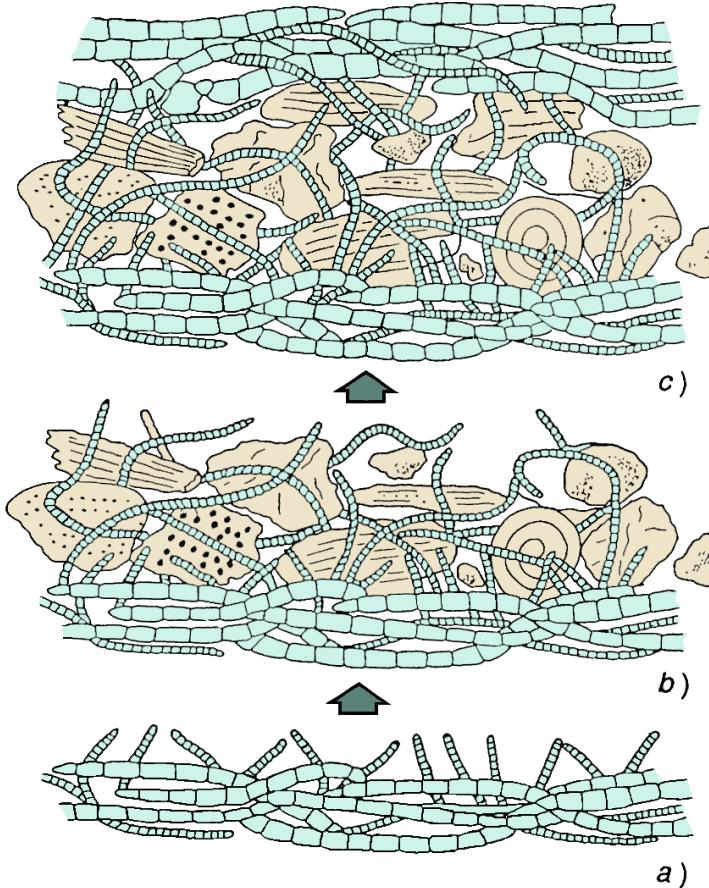


When ?

La più antica evidenza
fossile di Vita certa e
unanimemente accettata
(3,43 miliardi di anni fa)

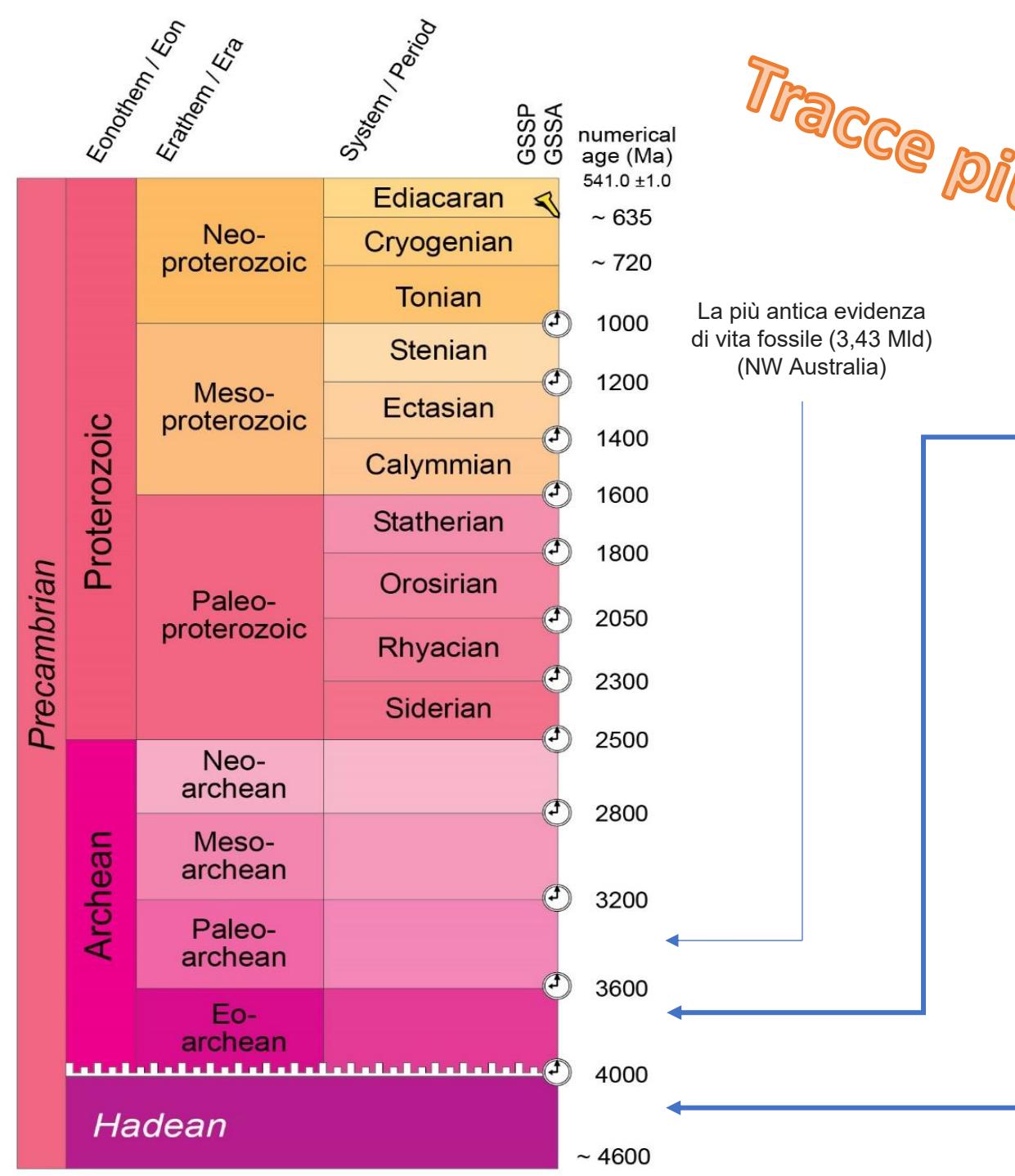


Le prime cellule fossili si ritrovano nelle **stromatoliti**, rocce sedimentarie biogeniche ad accrescimento laminare formatesi in acque molto basse attraverso l'INTRAPPOLAMENTO, la legatura e la cementazione di granuli di sedimento da parte di un **biofilm formato da microorganismi unicellulari procarioti**, principalmente cianobatteri.



Stromatoliti attuali. Shark Bay, Australia

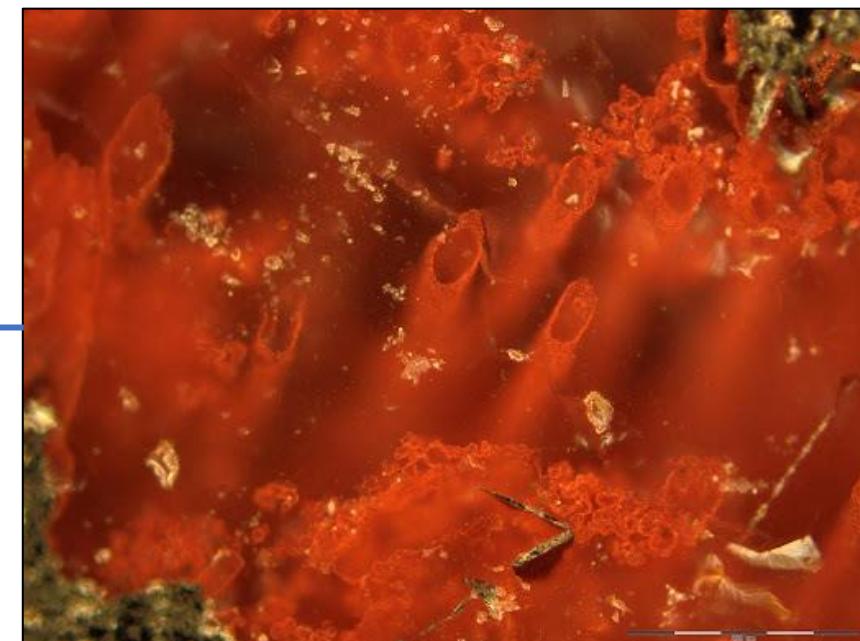
Stromatoliti fossili in sezione



Tracce più antiche?



Stromatoliti metamorfosate (3,7 Mld; Groenlandia)



"Tracce fossili" da depositi idrotermali (procarioti?) (4,3 - 3,8 Mld; Canada)

I dubbi sull'effettiva presenza di tracce di vita in rocce più antiche di 3,4 miliardi di anni si basano su due principali motivi:

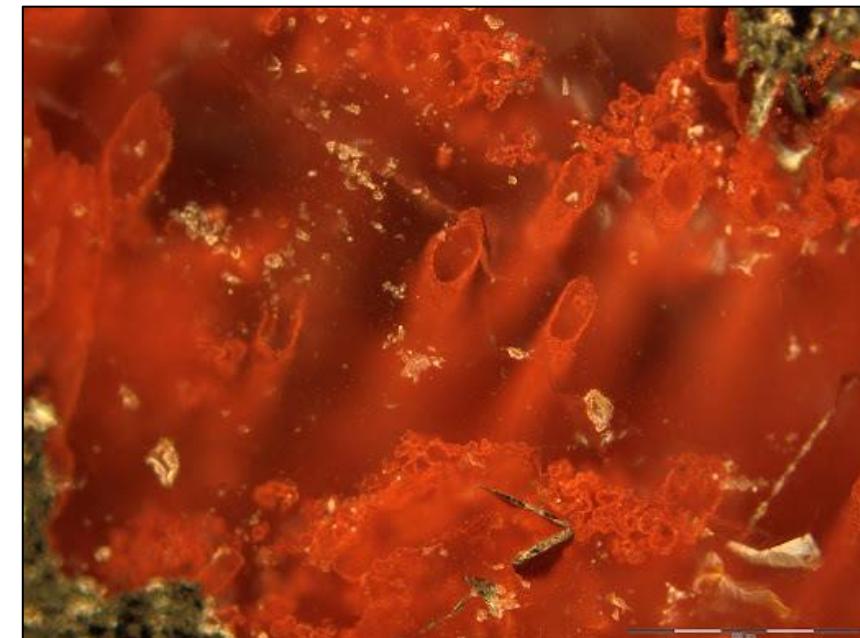


A) Le rocce più antiche sulla Terra sono anche le più rare perché già distrutte (erose o andate in subduzione), oppure perché, se andate incontro a **metamorfismo**, questo tende a cancellare o trasformare le tracce di origine biologica (carbonio in grafite).

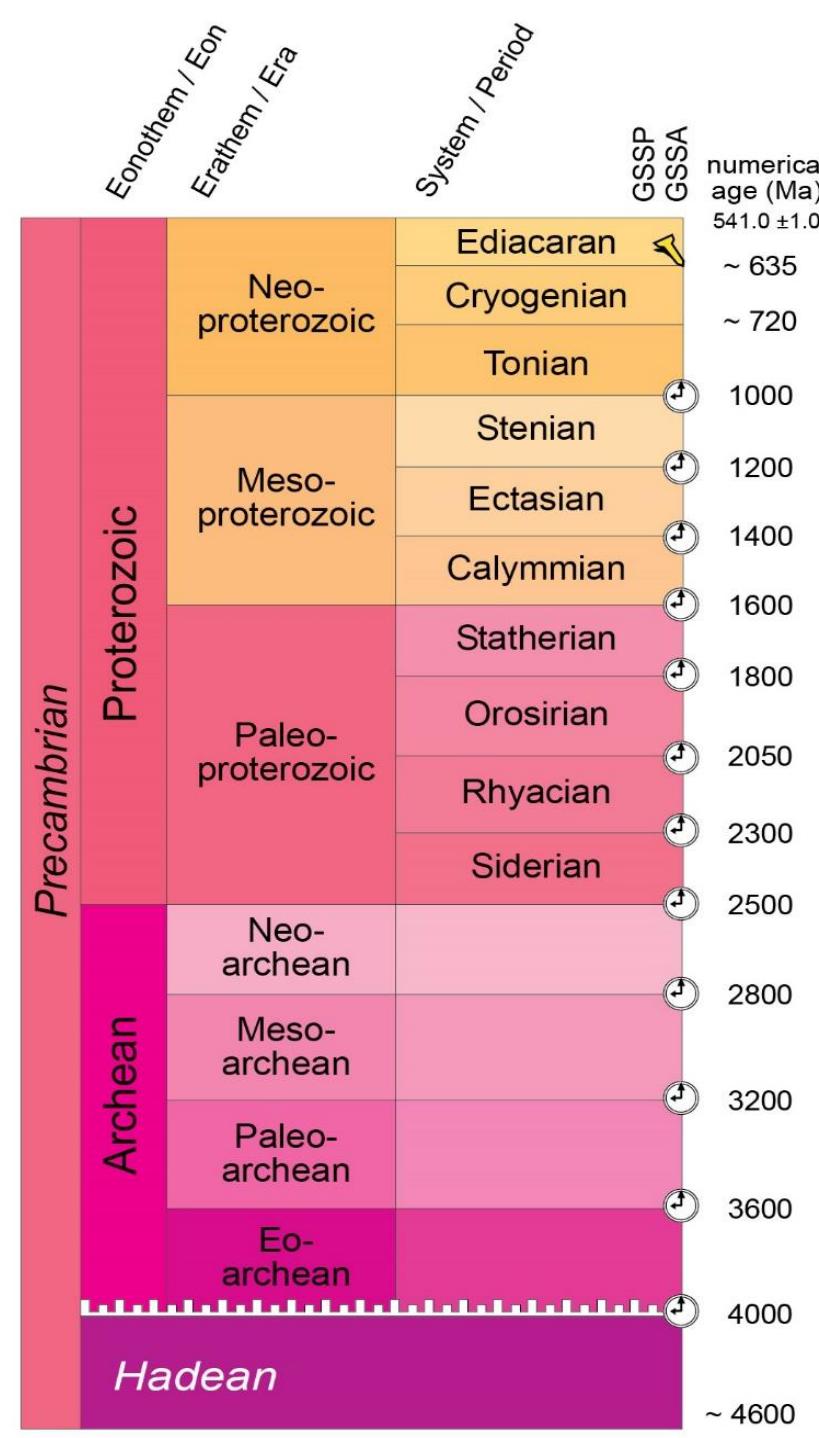


Stromatoliti metamorfosate (3,7 Mld; Groenlandia)

B) La difficoltà nel riconoscere in modo univoco e inequivocabile strutture riconducibili ad attività biologica (le cosiddette **biosignature**: morfologie, composti chimici, dati isotopici, biomarkers, ecc.).



Tracce fossili da depositi idrotermali (procarioti?) (4,3 - 3,8 Mld; Canada)



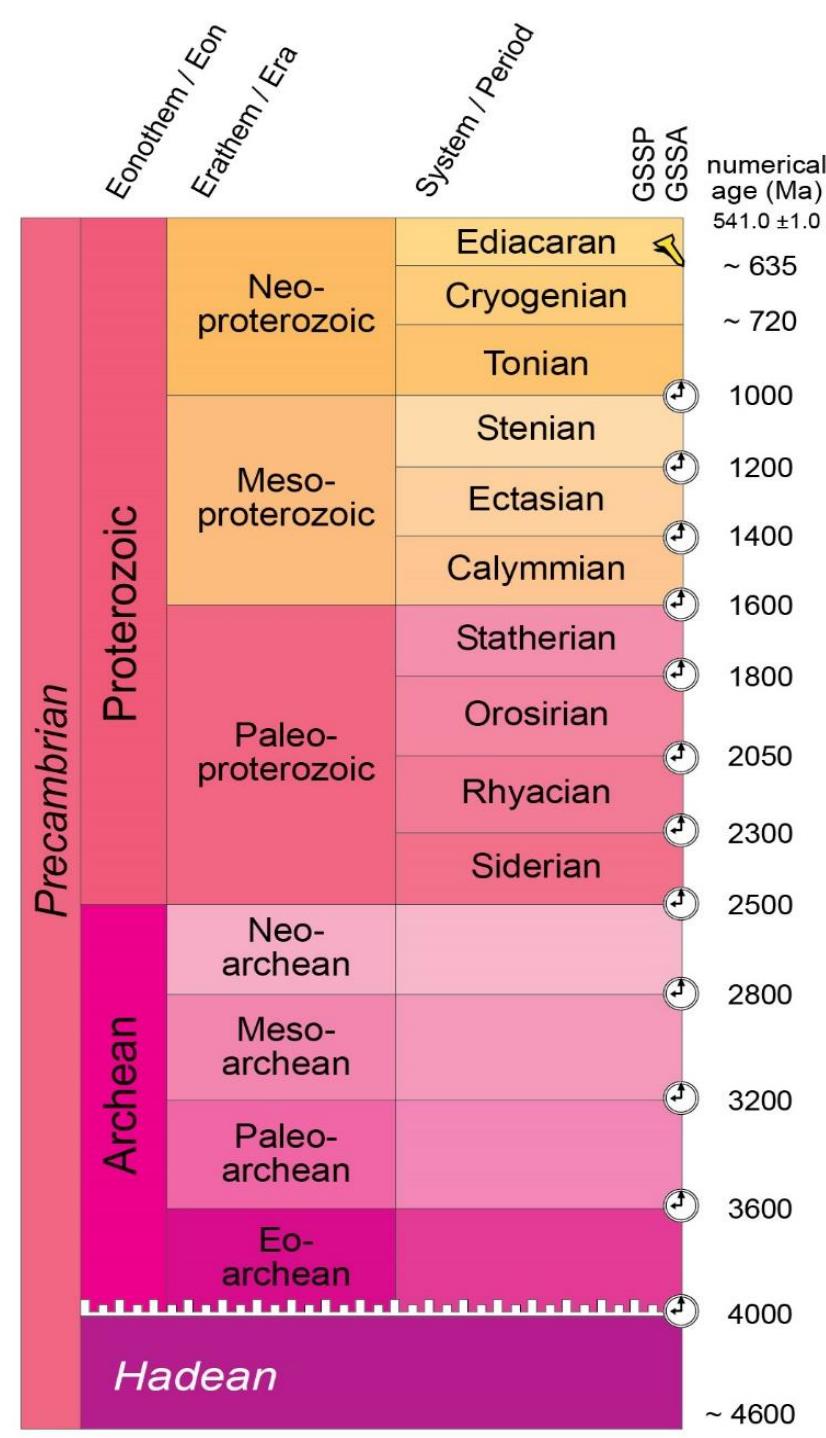
- E' importante sottolineare che sebbene la più antica evidenza fossile della Vita sia databile a 3,4 Mld di anni fa, è sicuro che essa sia iniziata in realtà molto prima (tenere a mente la presenza dell'effetto Signor-Lipps!).
- Infatti i più recenti studi che combinano fossili e dati molecolari collocherebbero nell'Adeano, tra i 4,5 e 4,1 miliardi di anni, la comparsa del Last Universal Common Ancestor (LUCA).

La più antica evidenza
di vita fossile (3,43 Mld)
(NW Australia)

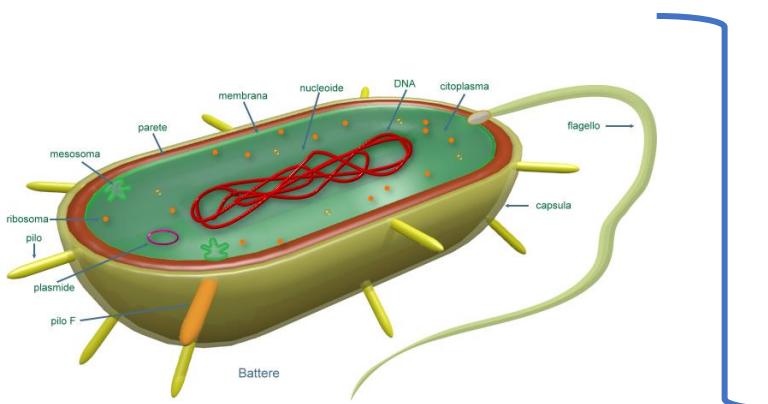
LUCA (4,5 – 4,1 Mld)

Riassumendo...

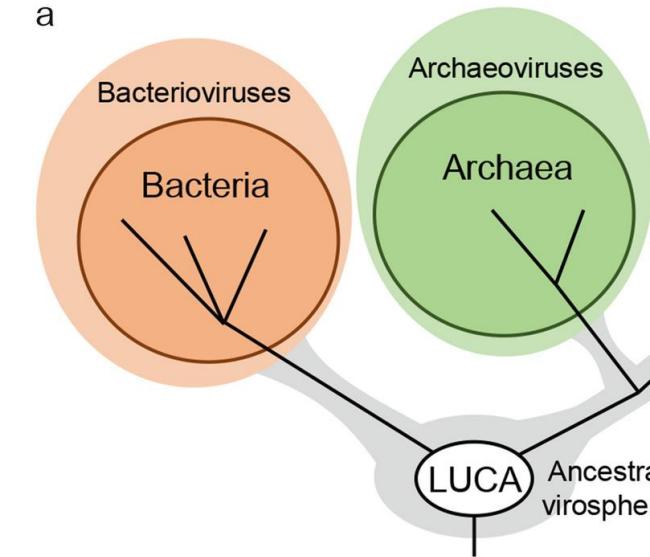
1. I primi organismi come il LUCA (4,5-4,1 Mld) erano probabilmente **unicellulari anaerobi e chemioautotrofi**, capaci di ricavare carbonio attraverso l'ossidazione di composti inorganici (comparvero su una Terra la cui atmosfera era composta da metano, anidride carbonica, ammoniaca, idrogeno e vapore acqueo).
2. Successivamente (~3,95 Mld) comparvero gli **unicellulari autotrofi**, capaci di produrre composti organici a partire dall'anidride carbonica utilizzando l'energia solare. I primi autotrofi, le “piante” degli ecosistemi archeani, dovevano essere molto simili agli odierni cianobatteri.
3. Subito dopo sarebbero comparsi gli **unicellulari eterotrofi**, che ricavavano il nutrimento da altri organismi.



Dalla comparsa del LUCA, fino a tutto il Paleoproterozoico (1,63 Mld) la vita era rappresentata da soli organismi **procarioti (Archaea e Bacteria)**, organismi unicellulari (al massimo coloniali) privi di un nucleo strutturato.

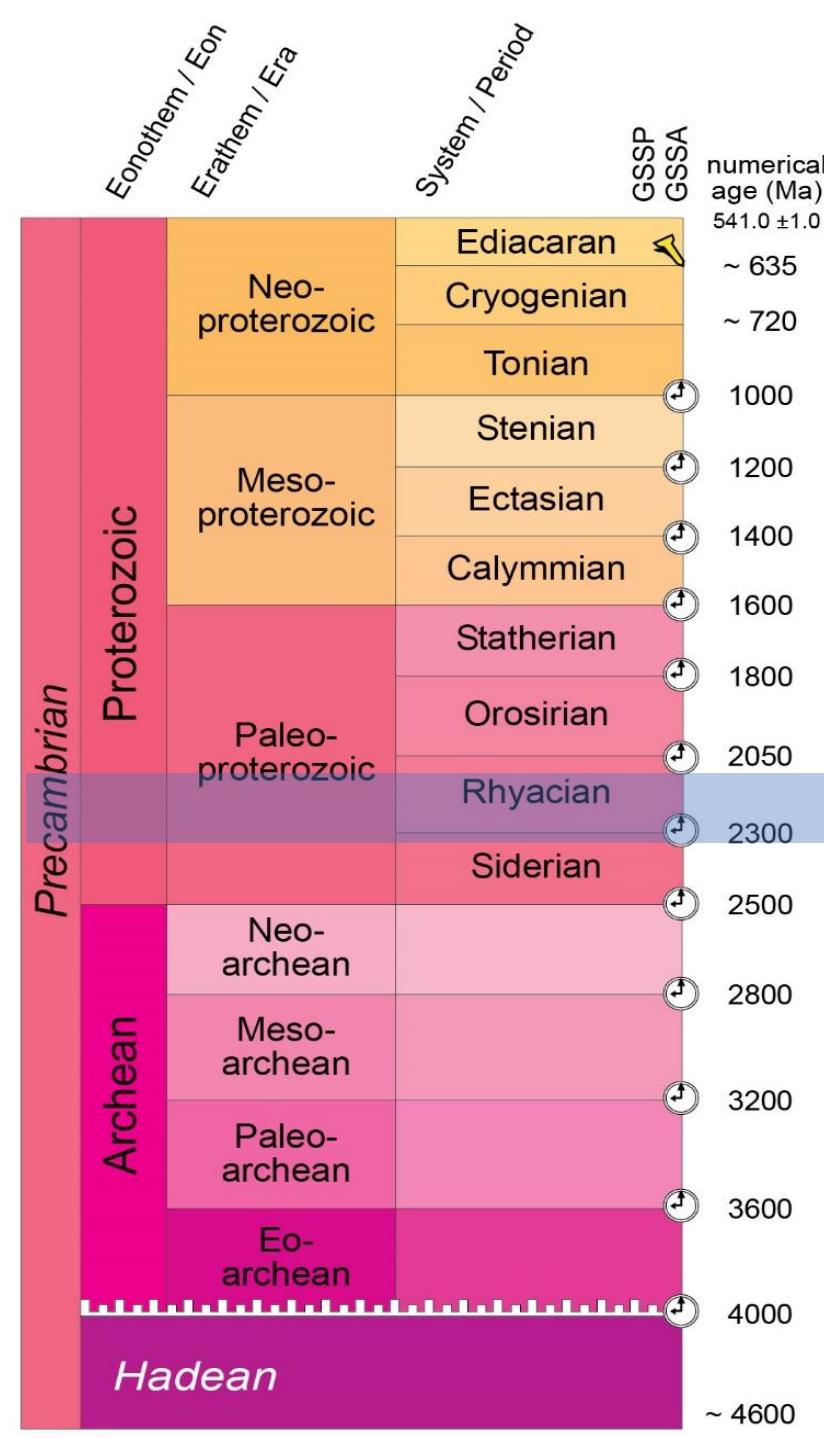


Più antica evidenza di vita fossile (3,43 Mld)
 Autotrofia (3,95 Mld)
 LUCA (4,5 – 4,1 Mld)

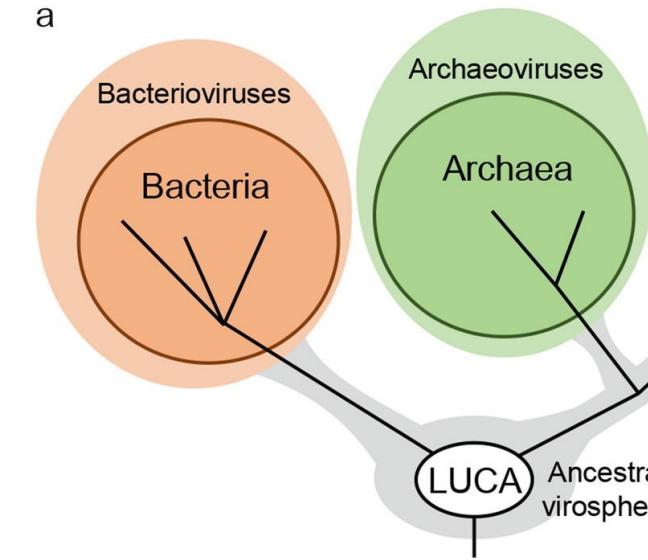


Soli procarioti (Archaea e Bacteria)

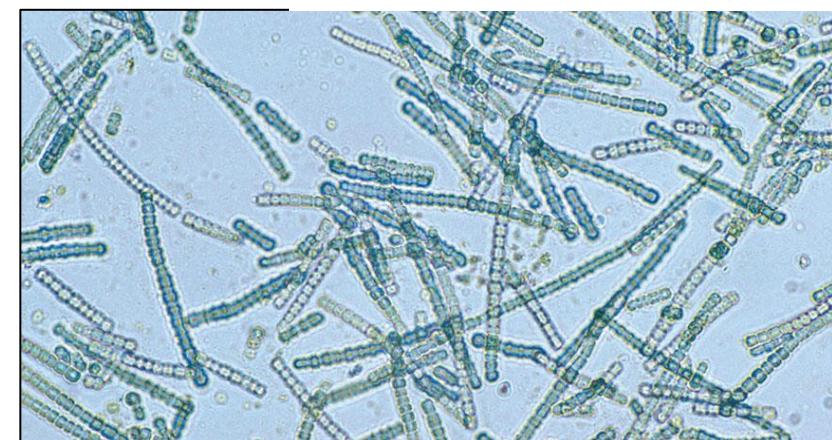




- Furono probabilmente i **cianobatteri** (unicellulari autotrofi) a innescare un ulteriore importante passo dell'evoluzione della Vita sulla Terra: **la comparsa dell'ossigeno nell'atmosfera**. Questo grazie alla loro capacità (tramite la fotosintesi) di produrre composti organici a partire dall'anidride carbonica disiolta in acqua, e rilasciando ossigeno come prodotto di scarto.
- Questo sarebbe avvenuto durante il **Grande Evento di Ossigenazione**, tra 2,35 e 2,1 miliardi di anni fa.



Grande Evento di Ossigenazione (2,35 – 2,1 Mld)



→ Più antica evidenza di vita fossile (3,43 Mld)

→ Autotrofia (3,95 Mld)

→ LUCA (4,5 – 4,1 Mld)

- Una delle prove incontrovertibili del Grande Evento di Ossigenazione è la presenza di ***Banded Iron Formations* (BIF)**, caratteristiche rocce sedimentarie databili proprio a questo periodo del Paleoproterozoico (2,35-2,1 Mld), formatesi per precipitazione chimica e costituite da strati alternati di selci (ossido di silicio) più o meno ricchi in **ossidi di ferro**.



- Il loro colore rossastro sarebbe dovuto proprio alla presenza degli ossidi ferro, come risultato della reazione tra il ferro presente nelle acque e l'ossigeno prodotto dai cianobatteri fotosintetici.
- L'ossigeno, combinandosi con il ferro dissolto negli oceani, formava ossidi di ferro insolubili che precipitavano, formando strati alternati più o meno ricchi in ossidi di ferro, risultanti da variazioni cicliche nella produzione di ossigeno da parte dei cianobatteri.



PROGRAMMA



1. INTRODUZIONE ALLA PALEOBIOLOGIA

2. LA QUALITÀ DEL RECORD FOSSILE

- Cenni generali di tafonomia
- Incompletezza, bias e affidabilità

3. FOSSILI ED EVOLUZIONE

- La teoria dell'evoluzione
- Evoluzione e record fossile
- Le cause dell'evoluzione

4. FORMA E FUNZIONE

- Morfologia e ambiente
- Crescita e forma: variazione intraspecifica, interspecifica, allometria
- Evoluzione e sviluppo: ontogenesi e filogenesi
- Lo studio della forma: la morfometria geometrica

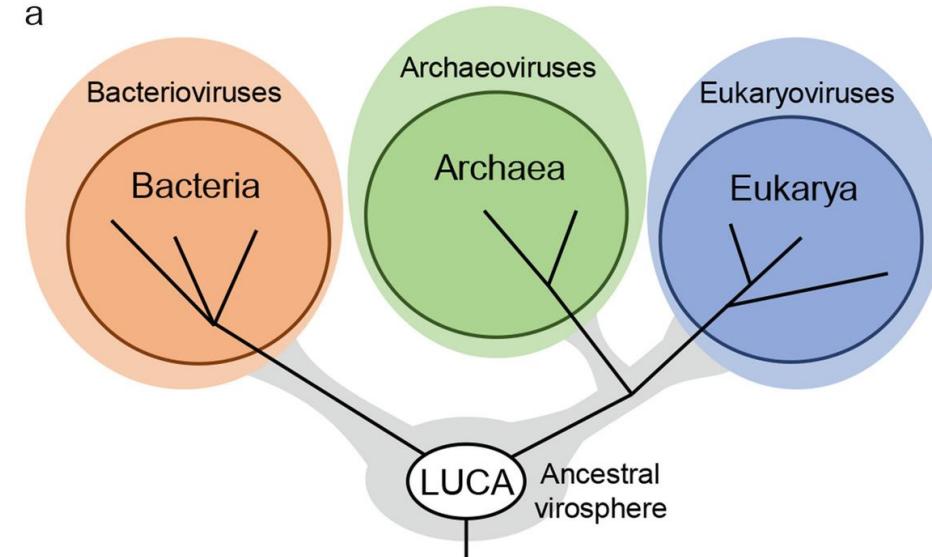
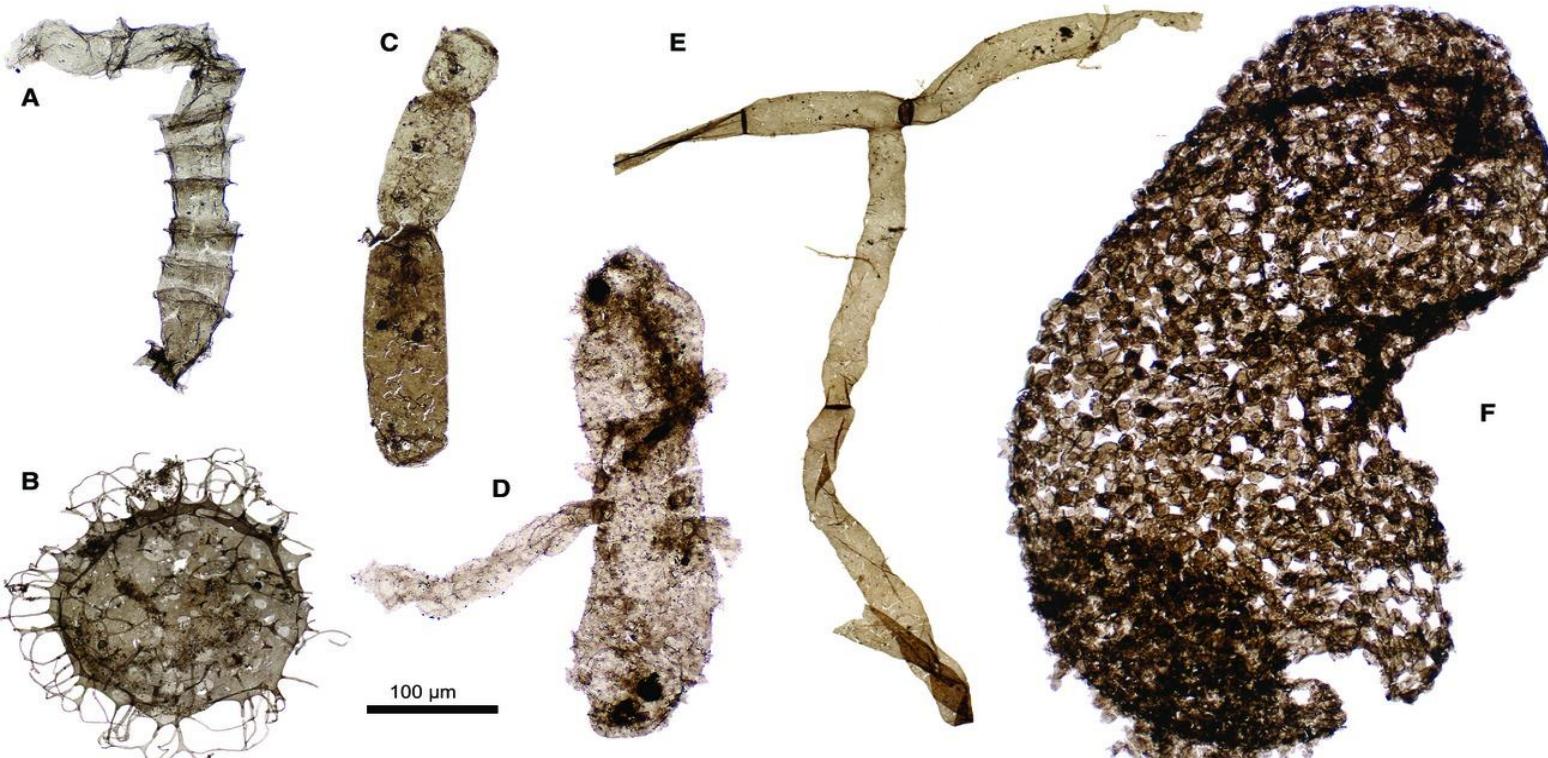
5. ESTINZIONI E RINNOVAMENTI BIOLOGICI

- Definizioni, tipologie e patterns
- The Big Five
- Rinnovamenti biologici

6. STORIA DELLA VITA SULLA TERRA

- Origine della vita
- **Gli eucarioti**
- Origine ed evoluzione dei metazoi
- L'esplosione cambriana
- Il record fossile degli invertebrati
- L'origine dei vertebrati
- I pesci e l'evoluzione delle mascelle
- La conquista delle terre emerse
- L'età dei rettili
- Origine degli uccelli
- L'evoluzione dei mammiferi

6.2 Gli eucarioti



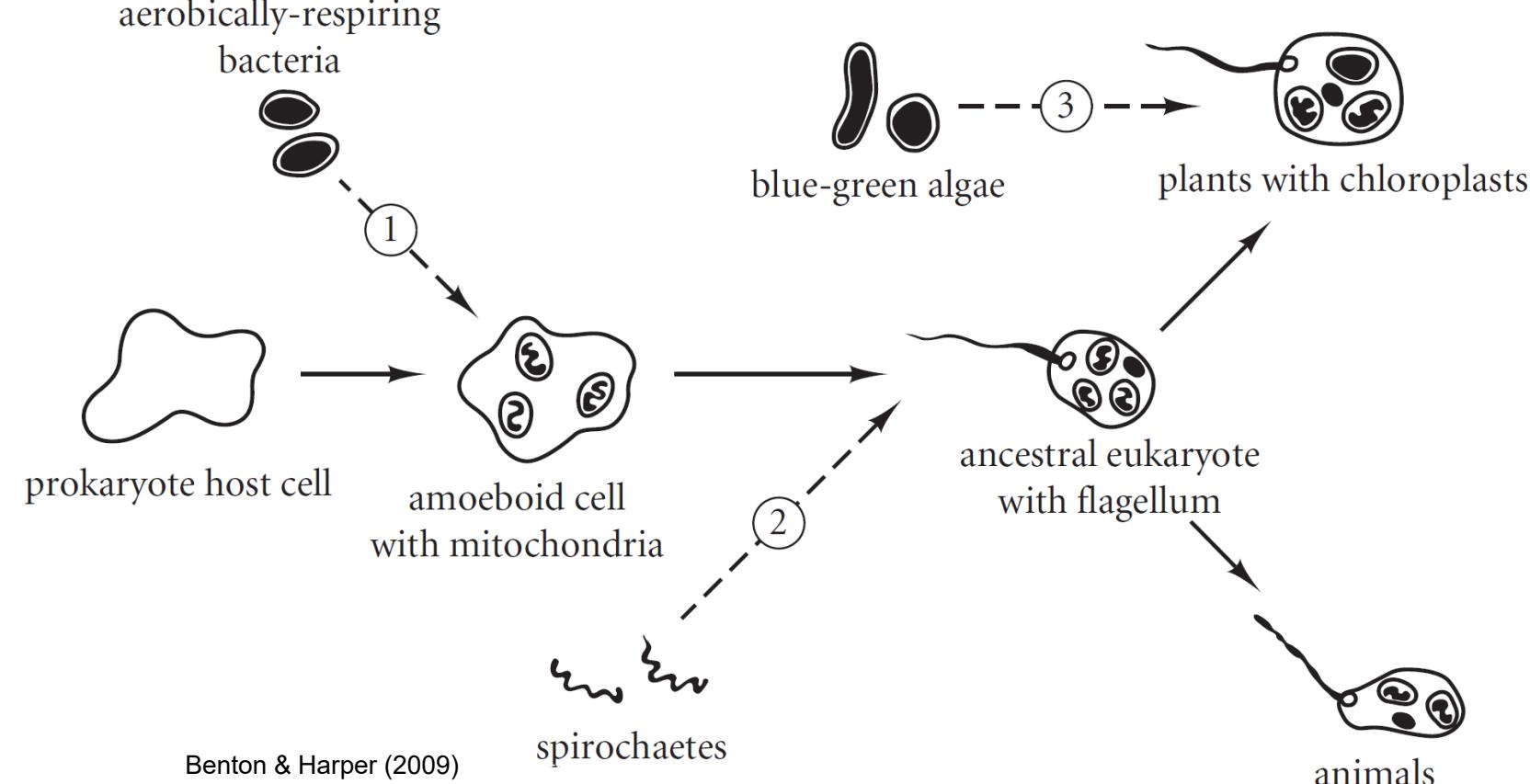
Come si
originarono gli
eucarioti?

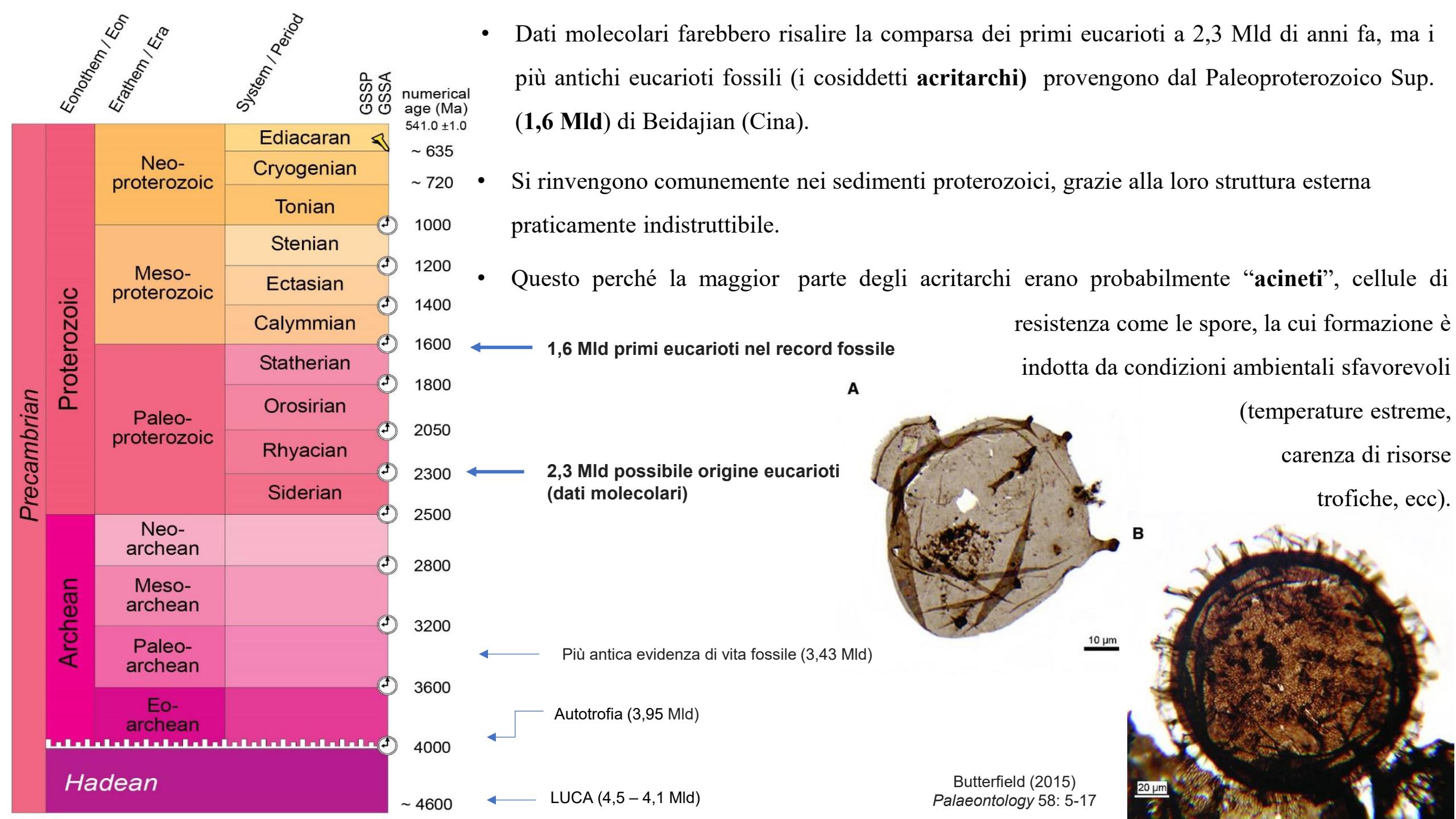
Definizione: organismo unicellulare o pluricellulare costituito da cellule dotate di un nucleo delimitato da una membrana, all'interno del quale è racchiuso il materiale genetico. Due tipi di corpuscoli caratteristici degli eucarioti sono i mitocondri, presenti in tutti gli organismi eucarioti, e i cloroplasti, presenti solo nelle piante verdi.

La teoria endosimbiontica

Sviluppata negli anni '70 da Lynn Margulis, è l'ipotesi più accettata sull'origine degli eucarioti (dominio Eukaryota).

- Secondo essa, le cellule eucariotiche si originarono a seguito di una **simbiosi**, per cui una grande cellula procariote originaria (Archaea?) "fagocitò" o fu invasa da altri piccoli procarioti (Bacteria?) produttori di energia.
- Le due specie si adattarono a vivere in simbiosi (protezione per i piccoli batteri, nutrimento per la cellula "ospitante").
- I piccoli batteri funsero quindi da **primi cloroplasti o mitocondri**, che sono le "centrali energetiche" delle cellule eucariote attuali (fotosintesi clorofilliana e respirazione cellulare).



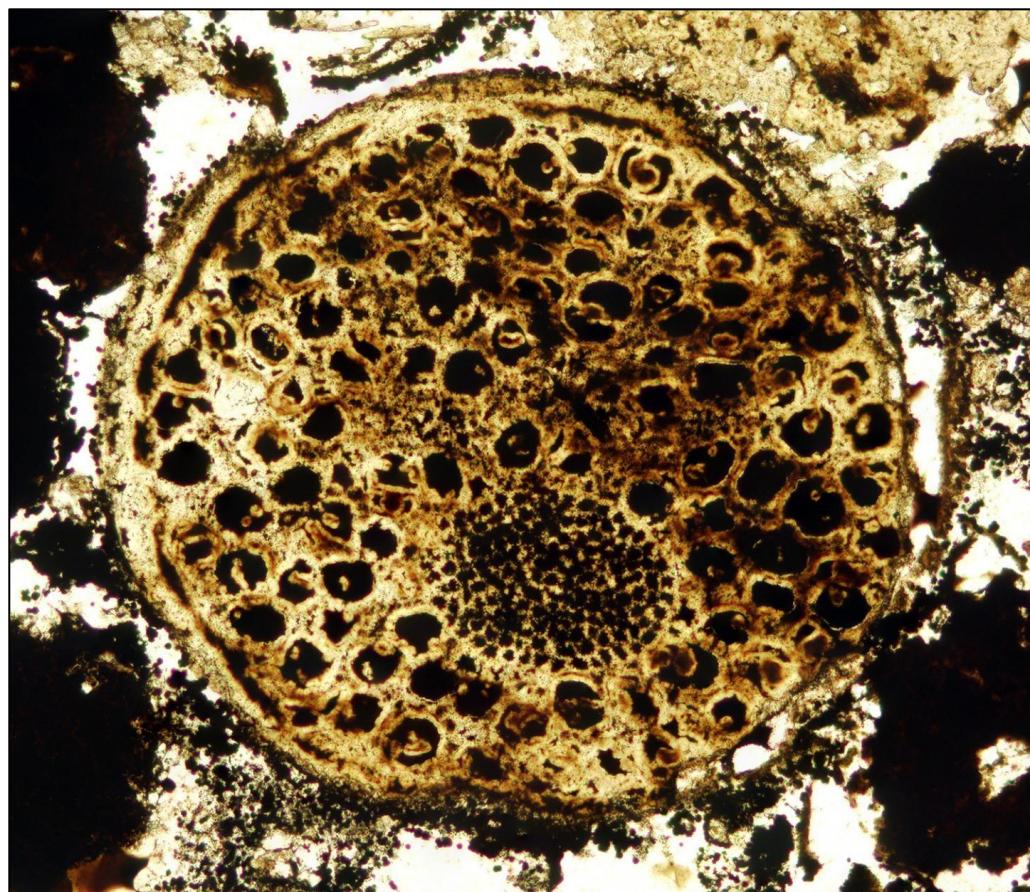


Comparsa della pluricellularità

- Il passo successivo nella Storia della Vita fu la comparsa degli **organismi pluricellulari**.
- Benché alcuni tra i primi procarioti potevano forse unirsi in colonie, **la vera pluricellularità comparve solo tra gli eucarioti**.

La comparsa della pluricellularità ebbe importanti **vantaggi**:

- incremento delle dimensioni (e quindi maggiore difesa e protezione)
- differenziazione e specializzazione delle singole cellule (difesa, comunicazione, nutrizione, riproduzione, ecc)
- possibilità di sostituire le cellule non più funzionanti
- e in definitiva... ottenere un incremento della durata della vita

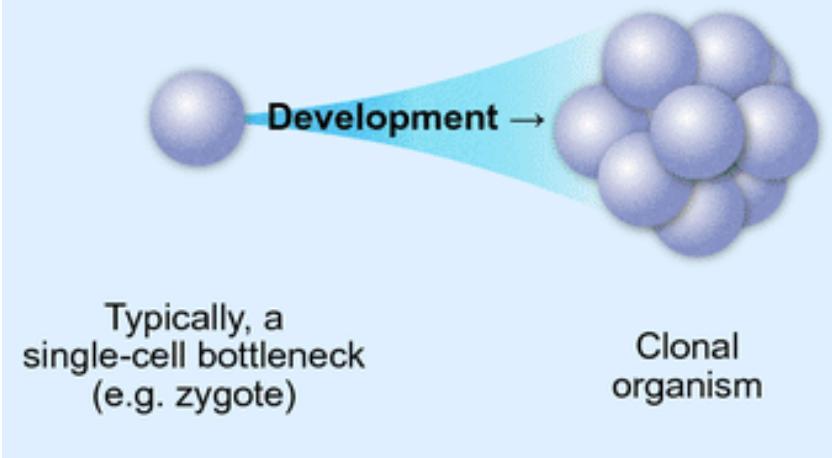


Comparsa della pluricellularità

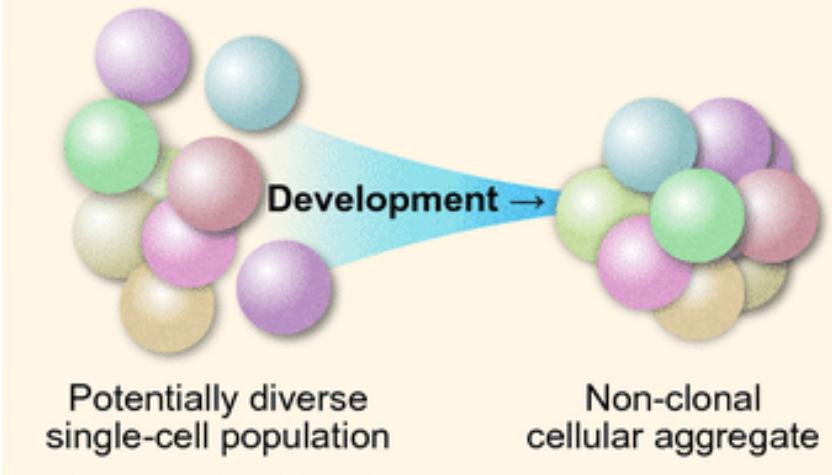
Esistono due principali ipotesi sul come si sarebbe originata la pluricellularità:

- **Clonazione.** Una singola cellula eucariota di grandi dimensioni e plurinucleata sviluppò al suo interno pareti cellulari limitanti i diversi nuclei, formando così varie cellule.
- **Aggregazione (più probabile).** Un gruppo di cellule diverse si aggrega per formare una colonia all'interno della quale alcune cellule si specializzano acquisendo diverse funzioni (digestione, riproduzione, locomozione, ecc).

A) Clonal multicellularity



B) Aggregative multicellularity



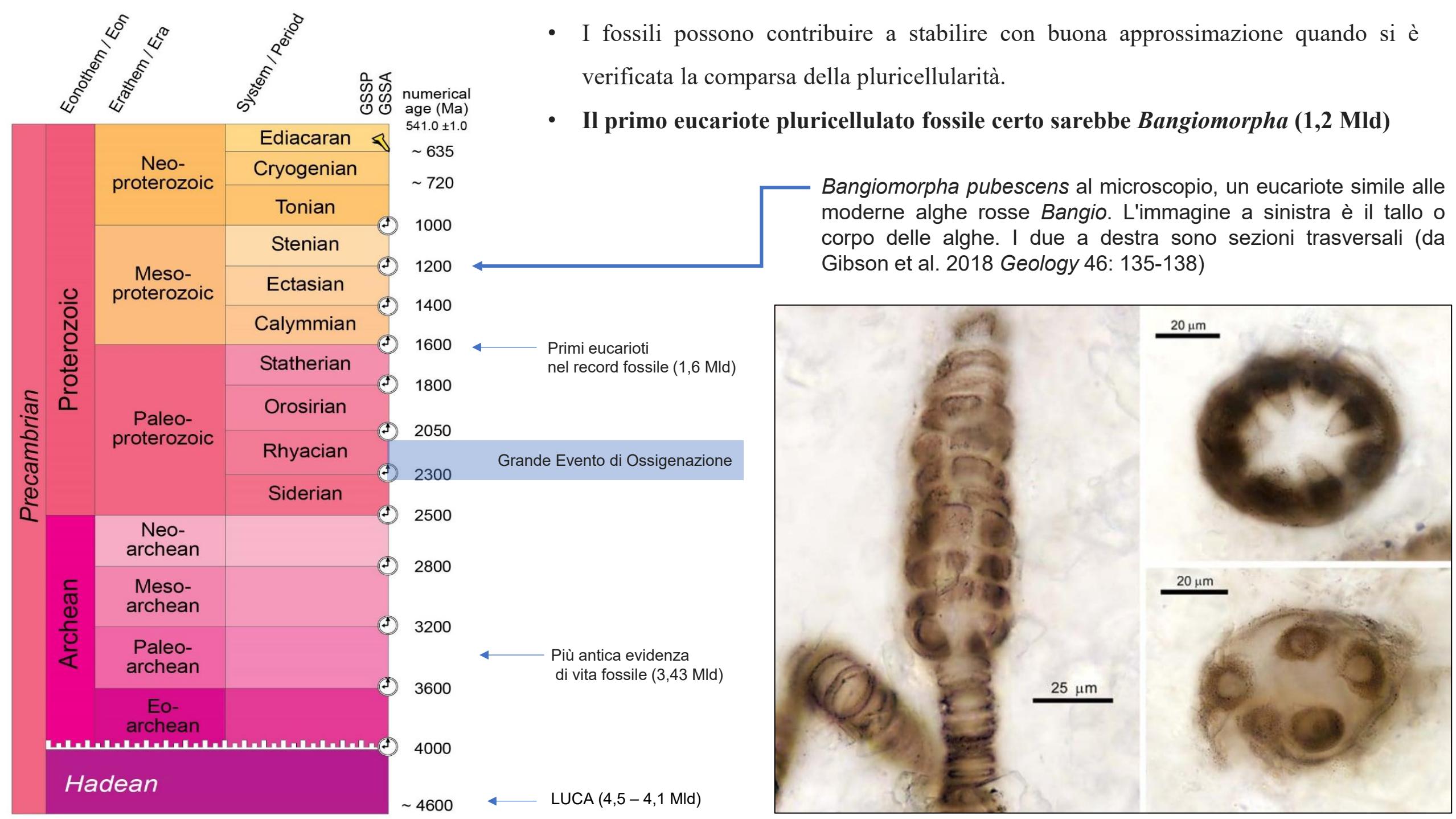
Comparsa della pluricellularità

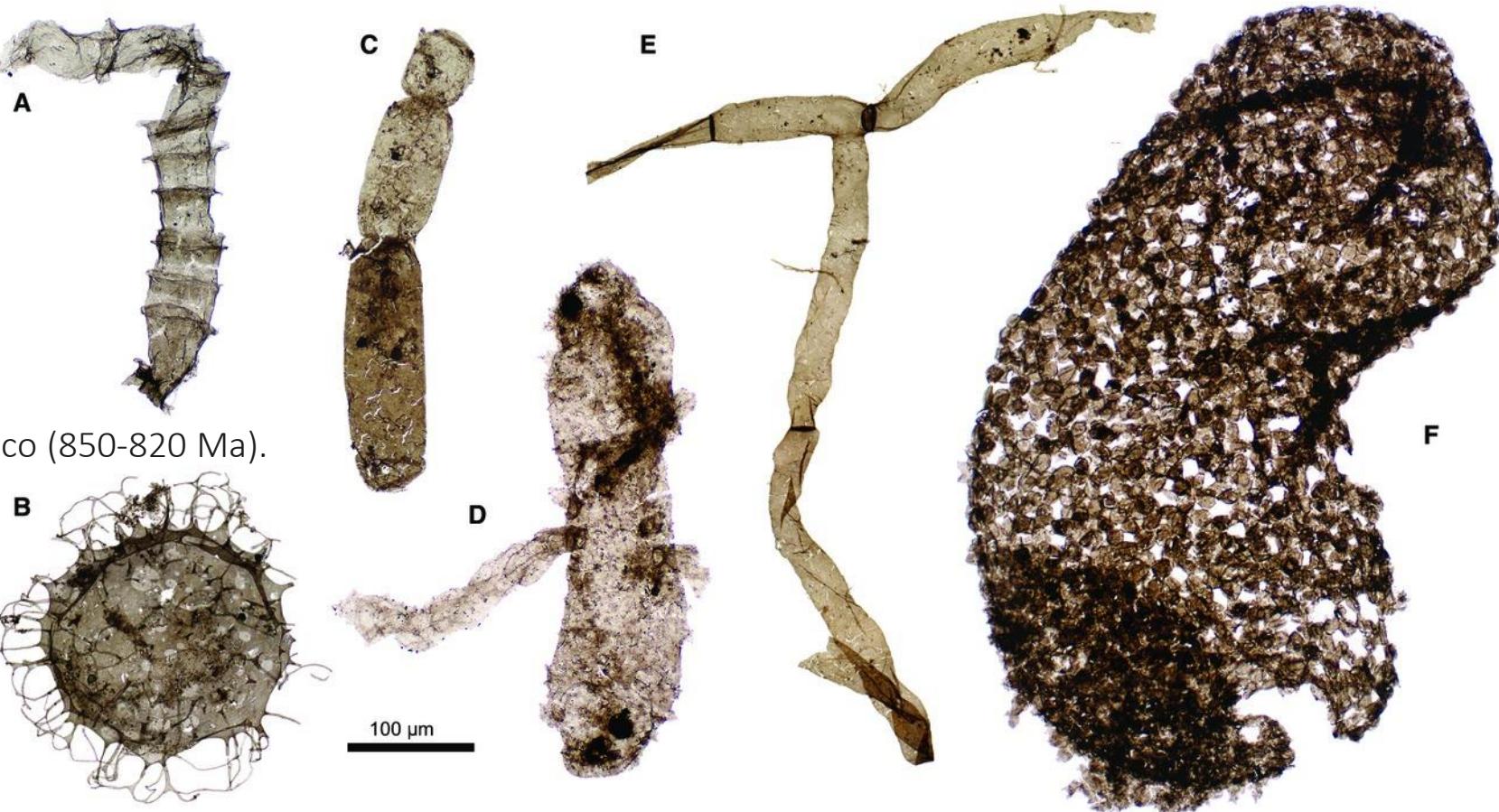
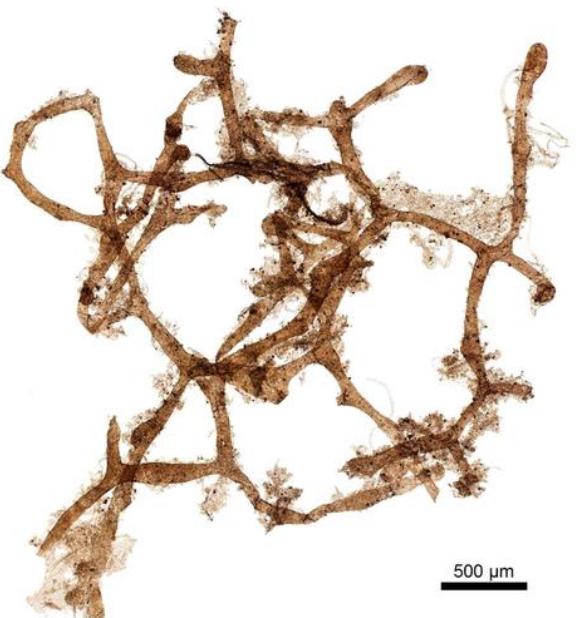
*Unicellulari coloniali
o pluricellulari ?*

- Il problema in paleontologia è stabilire se i più antichi aggregati di cellule nel record fossile siano classificabili come appartenenti a organismi unicellulari coloniali o siano veri pluricellulari.
- Il criterio più valido per distinguere organismi pluricellulari da unicellulari coloniali sembra essere **la differenziazione delle cellule in tessuti e organi.**



Aggregati di cellule risalenti a 2,1 Md di anni fa e provenienti dal Gabon (Africa Centrale). Pattern di crescita suggerirebbero la possibilità di comunicazione cellulare e risposte coordinate tipiche di organizzazione pluricellulare.





Comparsa della riproduzione sessuata

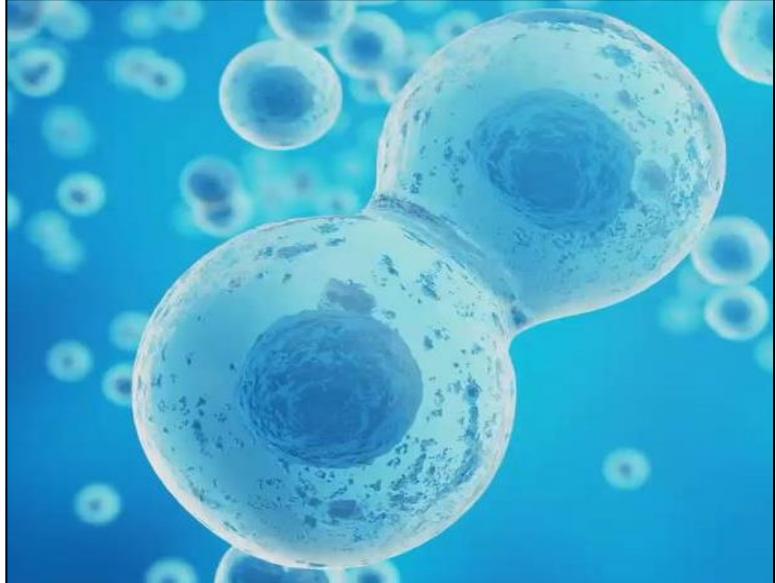
- Quasi contemporaneamente alla comparsa della pluricellularità (Mesoproterozoico, 1,2 Mld anni fa) gli eucarioti svilupparono la **riproduzione sessuata**.
- In *Bangiomorpha* la presenza di **spore** (cellule riproduttrici che germinando producono un nuovo individuo) suggerirebbe riproduzione sessuata.
- Oltre ad essere il primo rappresentante nel record fossile di un eucariote pluricellulare *Bangiomorpha* fornisce dunque anche una datazione minima per **l'origine della riproduzione sessuata**.

Bangiomorpha pubescens al microscopio, un eucariote simile alle moderne alghe rosse *Bangio*. L'immagine a sinistra è il tallo o il corpo delle alghe. I due a destra sono sezioni trasversali. **Quello inferiore conterrebbe alcune spore** (da Gibson et al. 2018 *Geology* 46: 135-138)



Perché è nato il sesso ?

- La riproduzione asessuata (mitosi) sembra essere efficiente, ed è ciò che i procarioti hanno sempre fatto, e continuano a fare ancora oggi.
- Cosa potrebbe esserci di meglio per un organismo di successo che replicare cloni identici di se stesso?



Riproduzione asessuata

Vantaggi

- Maggiore numero di discendenti
- Poche energie per riprodursi
- Basta un solo individuo per produrre un'intera popolazione

Svantaggi

- Variabilità genetica scarsa o assente (solo dovuta a mutazioni)
- Qualsiasi malattia o difetto genetico sarà trasmesso a tutta la prole
- Difficoltà nell'adattarsi ai cambiamenti ambientali
- Limitata velocità nei cambiamenti evolutivi

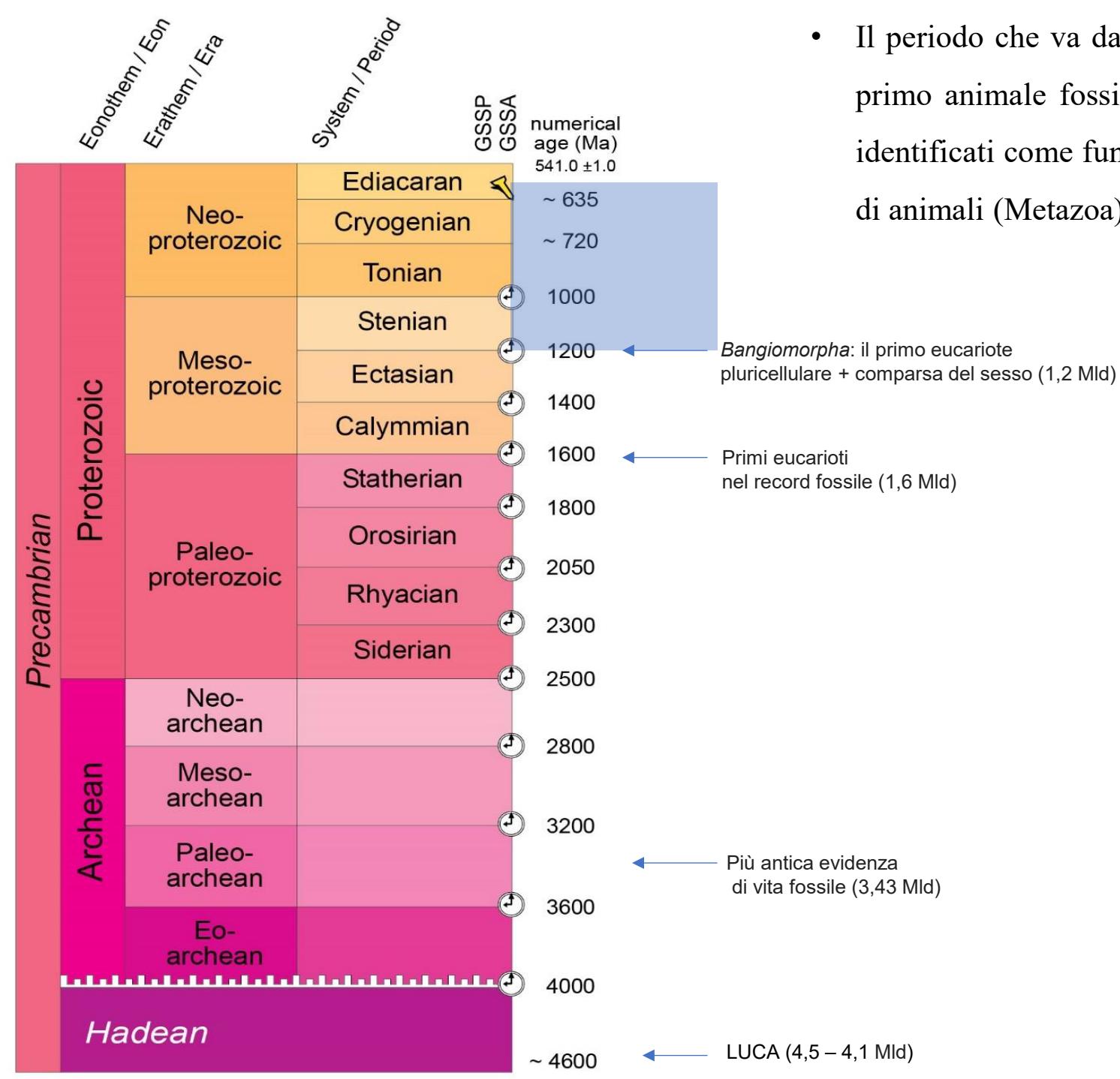
Riproduzione sessuata

Vantaggi

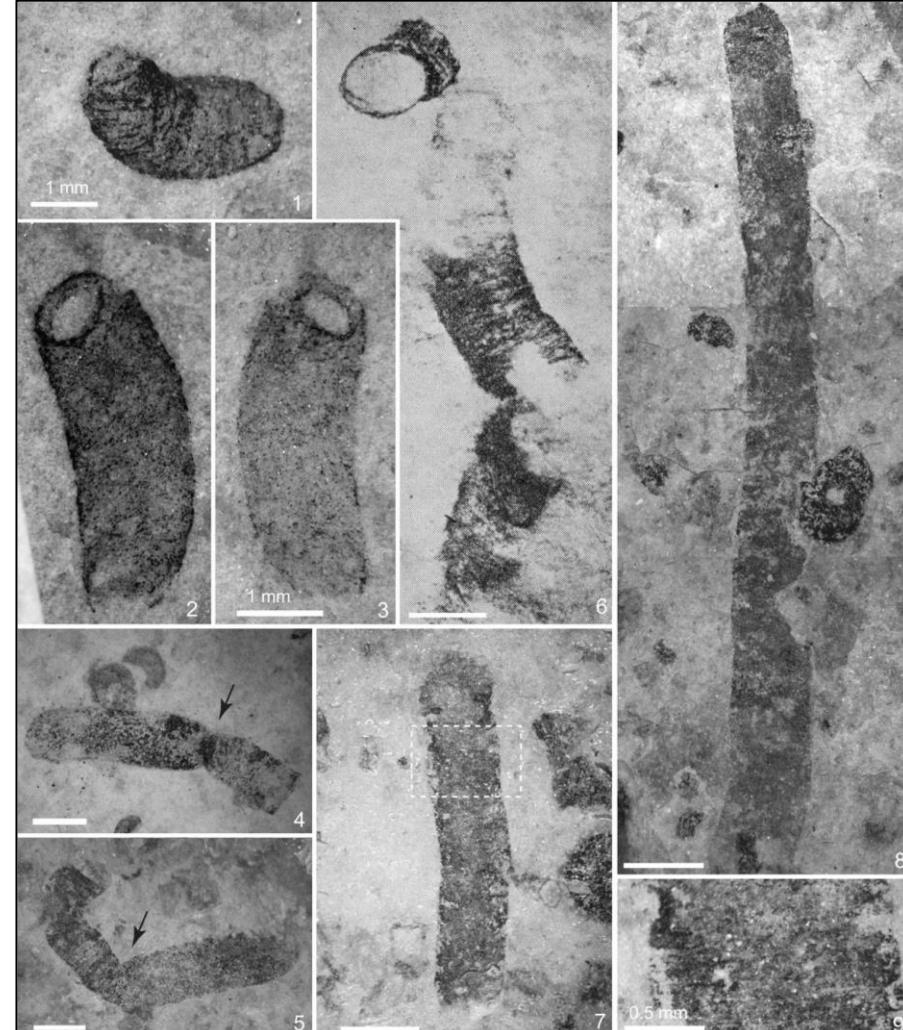
- Maggiore variabilità genetica dovuta anche alla ricombinazione
- Facilità di adattarsi ai cambiamenti ambientali
- Maggiore velocità nei cambiamenti evolutivi
- Grazie ad un corredo diploide si possono "mascherare" le mutazioni deleterie.
- Maggiore fitness della prole (successo riproduttivo)
- Minor probabilità che malattie o difetti genetici dei genitori vengano trasmessi alla prole

Svantaggi

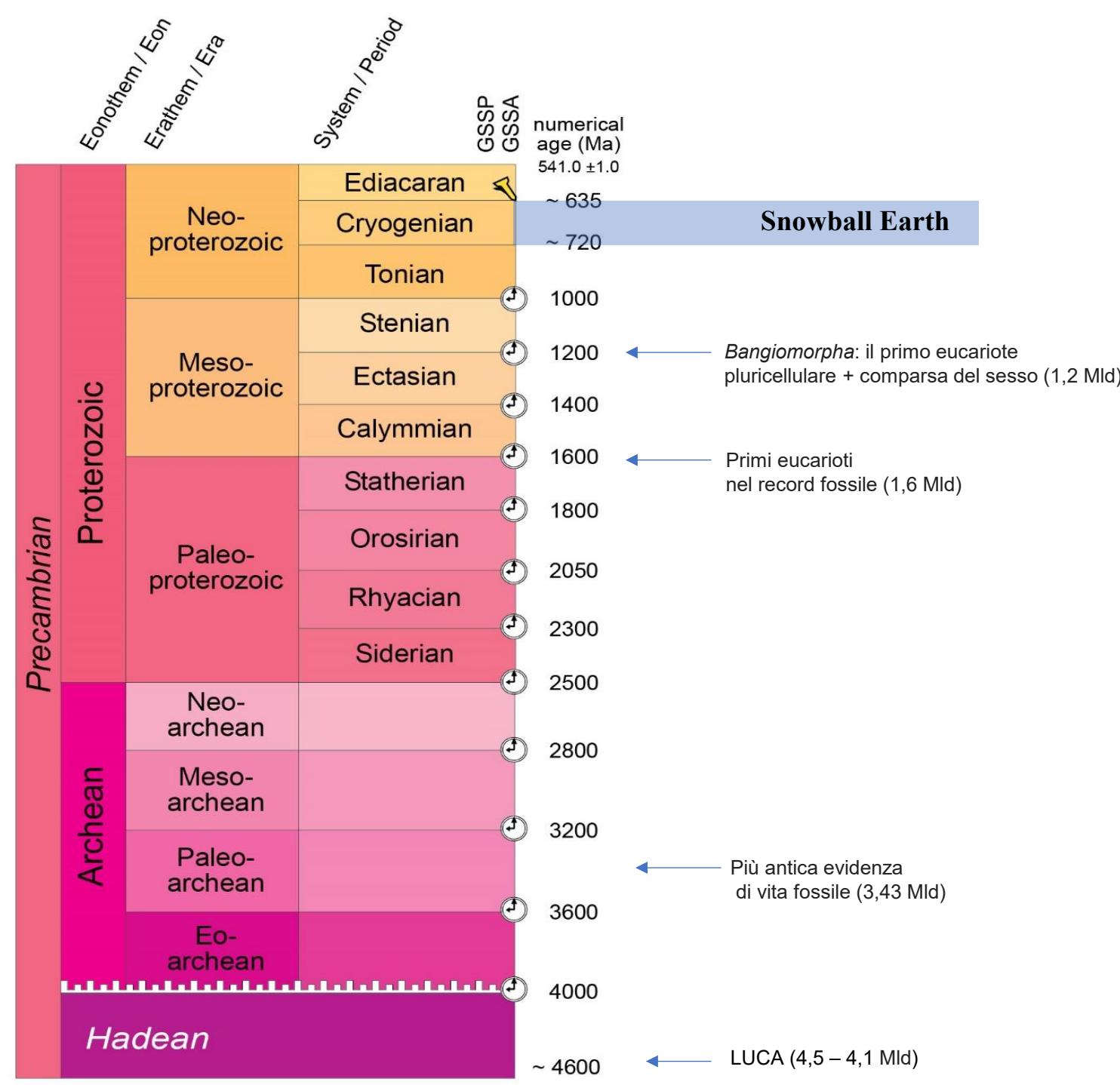
- Maggiore dispendio di energie per riprodursi e produrre gameti
- Complessità anatomica maggiore
- Minor numero di discendenti



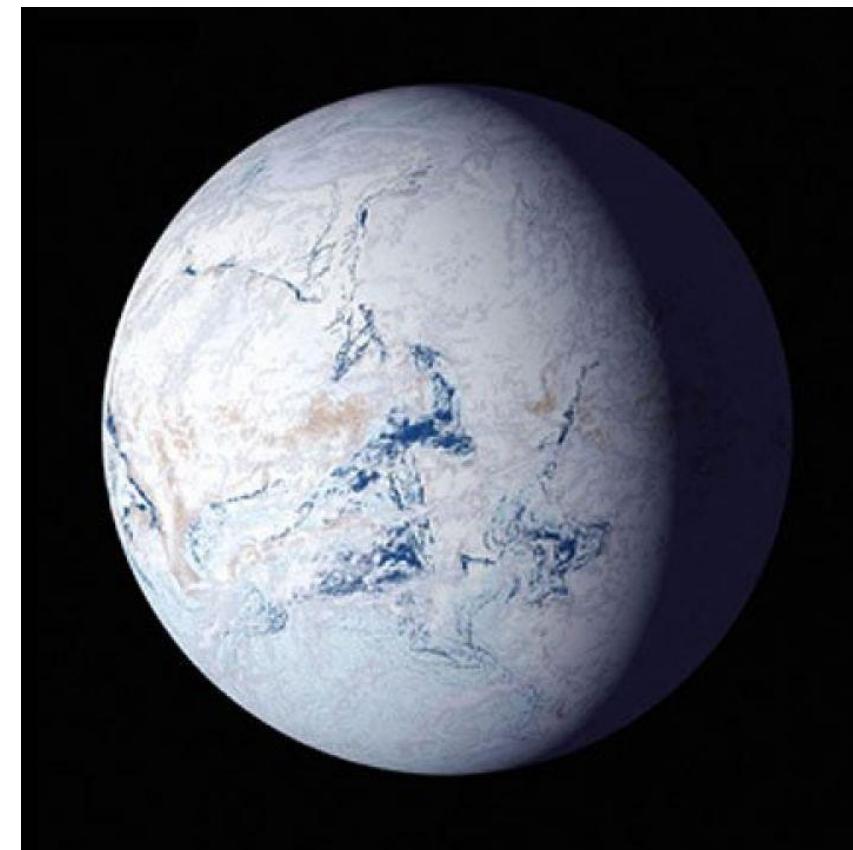
- Il periodo che va dalla comparsa del primo eucariote pluricellulare (1,2 Mld) al primo animale fossile certo (620 Ma) comprende eucarioti uni- e pluricellulari identificati come funghi o alghe verdi, mentre le evidenze riguardanti la presenza di animali (Metazoa) antecedenti l'Ediacariano non sono convincenti.



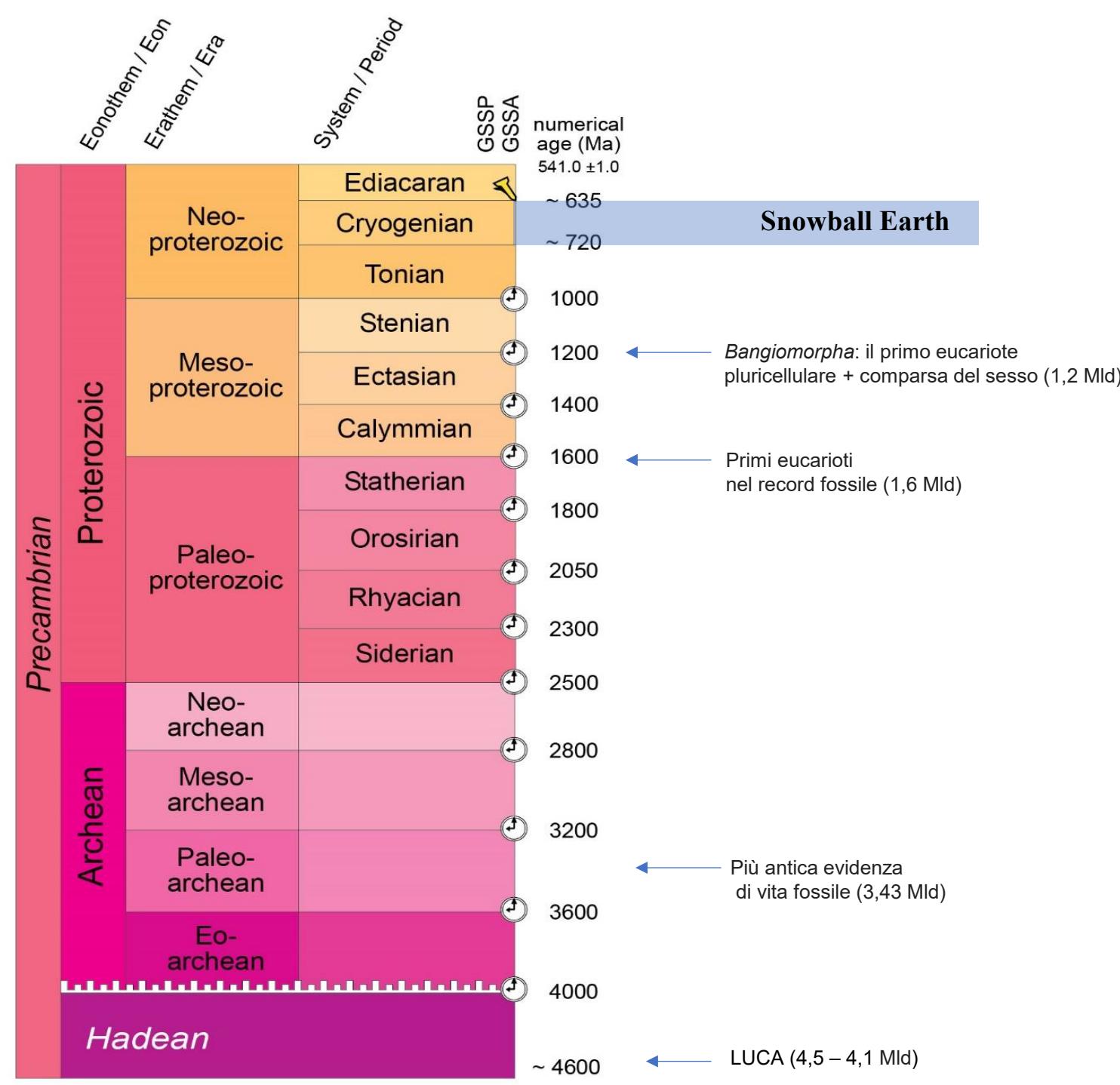
Eucarioti pluricellulari (*Pararenicola*, *Anhuiella*, *Sinosabellidites*) di dubbia posizione sistematica. Neoproterozoico; Cina (da Dong et al. 2008: *Palaeo3* 258:138-161).

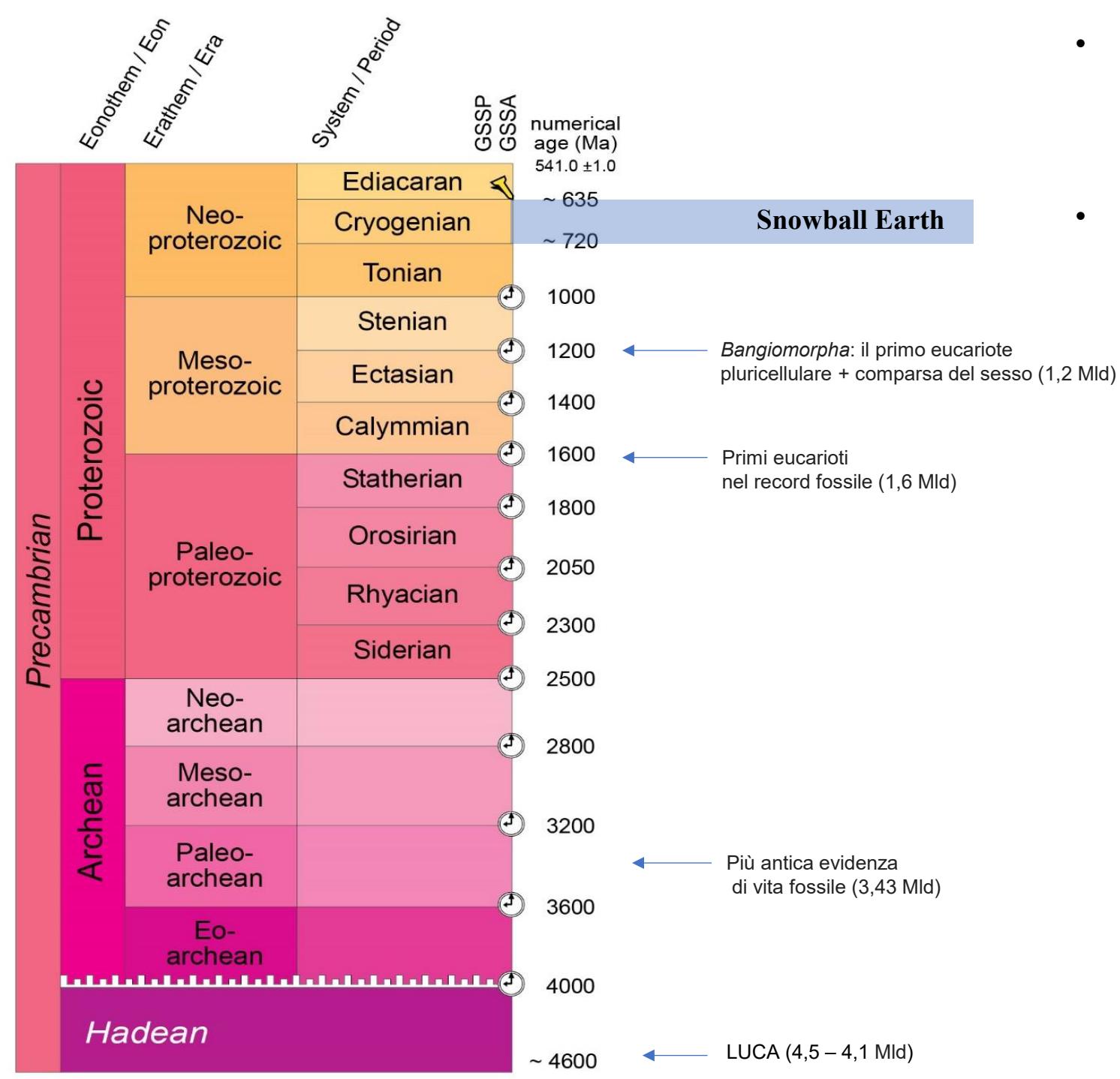


- In questo periodo la Terra è interessata da tre glaciazioni, che durante il Criogeniano daranno origine alla cosiddetta **"Snowball Earth"**: le calotte glaciali si estenderanno oltre i 30° di latitudine N e S, con spessori fino a 1 km.

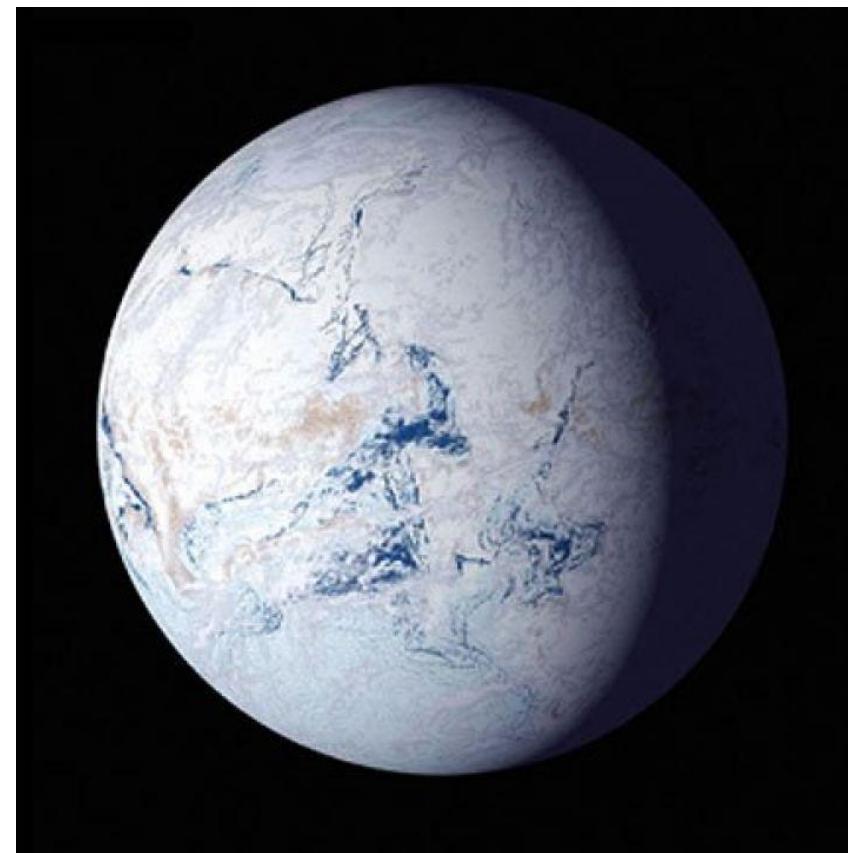


Simulazione della Terra durante il Criogeniano (Snowball Earth)





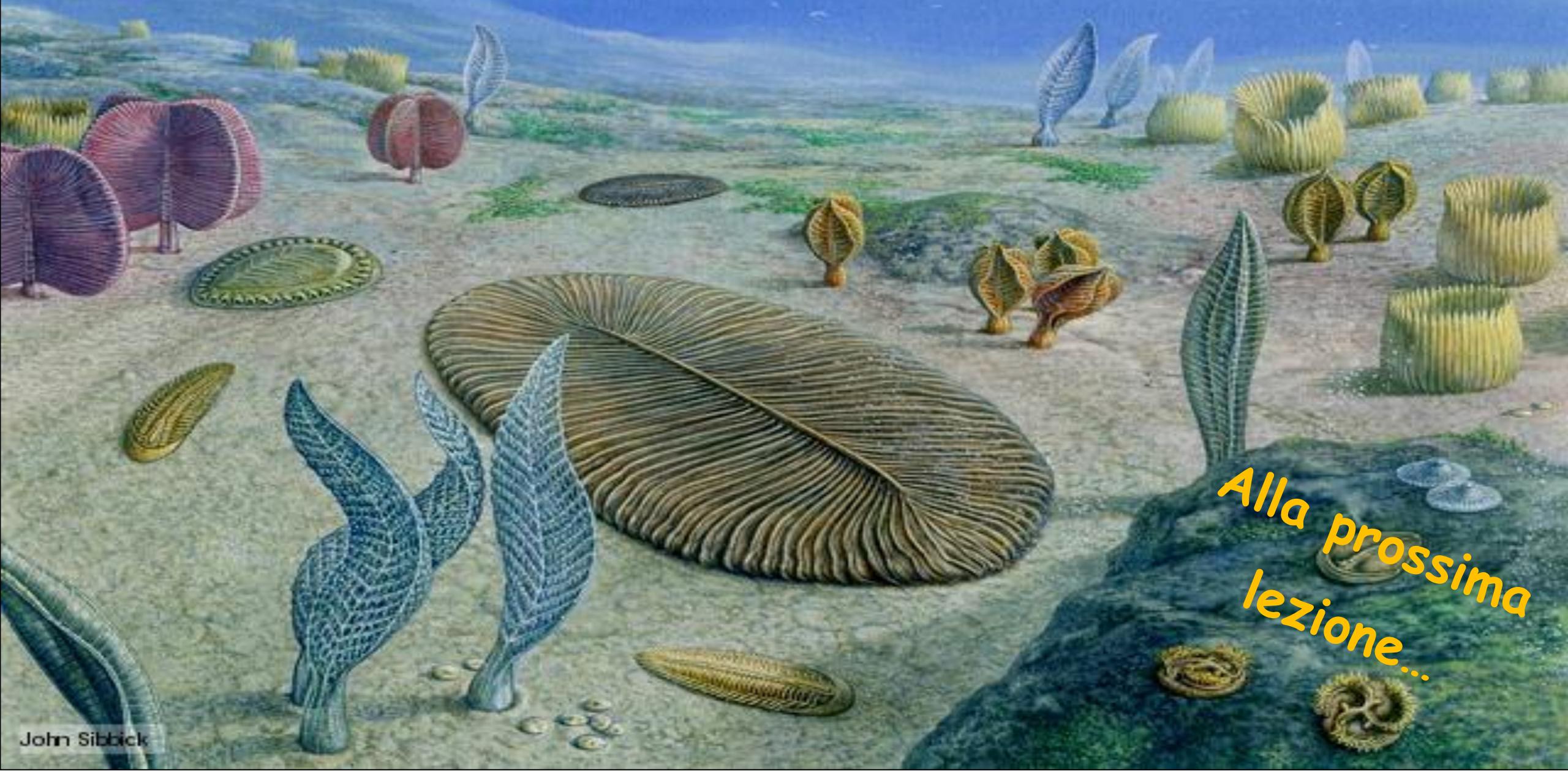
- La vita potrebbe essere continuata negli oceani in "isole termiche" (es. fumarole o sorgenti idrotermali) o grazie alla capacità di alcune forme di trasformarsi in spore.
- La fine della Snowball Earth si deve forse all'aumento della CO₂ generata da vulcanismo.



Simulazione della Terra durante il Criogeniano (Snowball Earth)



6.3 Origine ed Evoluzione dei Metazoi



Alla prossima
lezione...