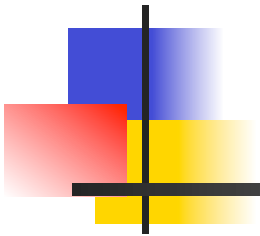


Corso interdisciplinare

Il Tempo



Il tempo del vivente

Saverio Forestiero
Facoltà di Scienze MFN
Tor Vergata - 24 marzo 2010

Il tempo del vivente

Introduzione 1

- La vita intrattiene un peculiare rapporto con il tempo; per certi aspetti lo contiene dentro di sé, lo organizza e lo domina. La forma del tempo biologico potrà essere lineare o circolare, a seconda dei fenomeni sotto osservazione. Il vivente è sede di attività, di natura eminentemente biochimica, che producono un continuo divenire di stati perennemente lontani dall'equilibrio termodinamico. Quest'incessante dinamica, stante la struttura gerarchica del vivente, si rifletterà in una pluralità di tempi: dal tempo del ciclo cellulare a quello delle trasformazioni ontogenetiche a quello dell'evoluzione. Scale diverse, tempi diversi, velocità diverse. Misure diverse del tempo. Ogni vivente scambia con l'esterno materia, energia, informazione e queste quantità possono venire scambiate secondo ritmi scanditi dagli orologi biologici: ritmi circadiani e ritmi stagionali possono mettere in fase le attività degli organismi con le regolarità dei moti celesti. I tempi dell'individuo si intrecciano a quelli transgenerazionali dell'evoluzione. Col trascorrere delle generazioni, l'identità delle specie non resta mai immutata: o evoluzione o estinzione. Niente nell'universo è più storico della vita. Le specie sono infatti come vere e proprie "macchine storiche"; macchine in quanto sede di processi causali descrivibili deterministicamente e largamente prevedibili; però storiche, giacché condizionate da accadimenti interni come le mutazioni genetiche ed esterni come certi cambiamenti ambientali con dinamica intrinsecamente imprevedibile. Il tempo dell'evoluzione è costellato di eventi irripetibili. È un divenire senza ritorno, ma senza progresso.

Il tempo del vivente

Introduzione 2

- Questa specificità del vivente, la sua intrinseca storicità, ha anche una grande conseguenza per l'epistemologia della biologia: rende infatti particolarmente problematica la costituzione di una biologia teorica modellata su quella della fisica (leggi universali e capacità previsionale). E infatti: se quello che si osserva è all'insegna dell'individualità e della storicità, se il supporto dei fenomeni, il piano del fenotipo, non contiene tutti i fenotipi possibili ma solo un loro sottoinsieme, se il numero dei possibili genotipi sottostanti i fenotipi è anche esso solo una parte di quello possibile per pura via combinatoria, come potremo mai sperare di scoprire leggi biologiche invariante, valide sempre e ovunque?

LETTURE CONSIGLIATE

- BATESON, M.
La stima degli intervalli temporali. In *Frontiere della vita. Il mondo dei viventi*. Istituto dell'Enciclopedia italiana, Roma, 1999
- BONCINELLI, E.
Tempo delle cose, tempo della vita, tempo dell'anima. Laterza, 2003
- COSTA, R.
Orologi Biologici Circadiani In, *Enciclopedia della Scienza e della Tecnica. Le scienze della vita*. Istituto dell'Enciclopedia italiana, Roma, 2005
- COSTA, R.
Ritmo circadiano http://www.treccani.it/Portale/elements/categoriesItems.jsp?pathFile=/BancaDati/Enciclopedia_online/C/ENCICLOPEDIA_UNIVERSALE_3_VOLUMI_VOL1_009300.xml
- TOSINI, G. e M. MICHAEL
Orologi biologici. In *Frontiere della vita. Il mondo dei viventi*. Istituto dell'Enciclopedia italiana, Roma, 1999

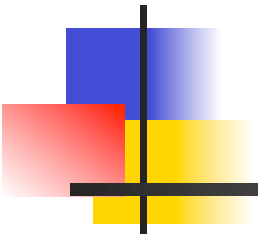


Indice

- Come possiamo definire un vivente
- Organizzazione gerarchica del vivente
- Il tempo individuale
 - Caratteristiche del tempo biologico e tipologie
 - Ritmi
 - Orologi
- Il tempo del cambiamento evolutivo
 - Misurare la velocità di evoluzione
 - Tempo evolutivo e teorie

Punto 1

Definire il vivente





Una definizione di vivente

- “Sistema aperto, cellulare, delimitato da un confine selettivo, percorso da flussi autoregolati di materia, energia, informazione grazie ai quali è suscettibile di riprodursi e di evolvere attraverso le generazioni adattandosi ad ambienti mutevoli.”

(P. Omodeo, in M. Rizzotti (ed.) *Defining life*. Padova, 1996)



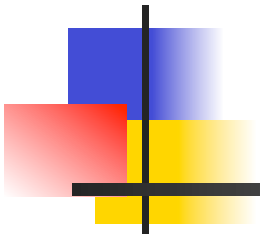
Alcune osservazioni

Dalla definizione emergono quattro proprietà: organizzazione, **metabolismo**, **riproduzione**, evoluzione; e inoltre:

- il fondamento cellulare
- l'esistenza di apertura termodinamica
- l'esistenza di un'interfaccia attiva di separazione esterno/
interno
- l'esistenza di regolazione
- l'esistenza di informazione
- la capacità di replica/riproduzione
- la modificabilità dell'identità genetica a seguito di
modificazioni dell'informazione conservata
- la modificabilità (di prodotti e di processi) in rapporto ai
cambiamenti esterni.

Punto 2

Gerarchie



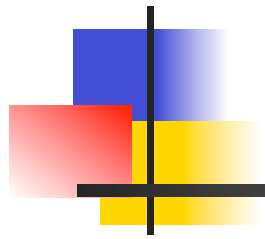


Il vivente ha struttura gerarchica

I viventi della biosfera sono strutturati gerarchicamente in sistemi via via più complessi che vanno dall'individuo unicellulare a quello pluricellulare e dall'organismo individuale alla popolazione-specie, alla biocenosi, fino all'ecosistema.

Di conseguenza, i fenomeni processuali, e dunque il tempo, vanno considerati all'interno di questa gerarchia di livelli strutturali e funzionali molto complicata.

Punto 3



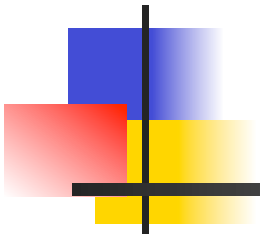
Tempo e individuo



Il tempo individuale

- Caratteristiche di base e tassonomie del tempo biologico
 - Ritmi biologici
 - Orologi biologici

Caratteristiche di base e tassonomie del tempo





Il tempo del vivente

1. **Ogni sistema vivente** non è solo collocato in un tempo definito dal succedersi dei differenti stati dell'organismo, ma **internalizza il tempo**; l'organismo contiene dentro di sé il tempo, lo contiene e lo domina producendo il proprio tempo; i propri tempi.
2. Dal tempo del ciclo cellulare (il ritmo dell'attività di duplicazione della cellula), al tempo delle trasformazioni ontogenetiche dei sistemi pluricellulari (lo sviluppo individuale), a quello dei cambiamenti evolutivi transgenerazionali (i cambiamenti dei genomi lungo le linee di discendenza) si hanno molti tempi diversi.



Il tempo dell'individuo ¹

Per i biologi il tempo non è solo una grandezza fisica fondamentale ma è anche una quantità specifica caratteristica del funzionamento e del comportamento dei singoli sistemi viventi.

Il divenire biologico possiede un aspetto molto peculiare collegato al tempo: **ogni sistema vivente**, infatti, essendo sede di processi degradativi irreversibili, **definisce un tempo che ha un'orientazione precisa.**



Il tempo dell'individuo ₂

Prendiamo un batterio.

Questo organismo non vive mai in un regime stazionario.

Se i processi interni sono attivi cresce fino a dividersi in due; in assenza di energia e materia dall'esterno passa in uno stadio metastabile di vita sospesa; se si ripristinano le fonti esterne, la cellula riavvia i processi interni di accrescimento e riproduzione. L'unica forma di stazionarietà è relativa alla sua crescita, che è caratterizzata da una moltiplicazione esponenziale con periodo costante di duplicazione.

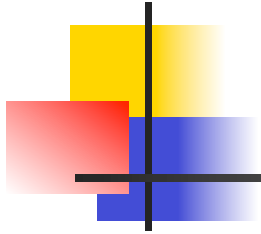


Il tempo dell'individuo ³

Negli eucarioti pluricellulari troviamo la comparsa di due distinte linee cellulari, una germinale destinata alla riproduzione (con l'alternanza di una fase aploide e di una diploide) e l'altra somatica destinata a tutte le altre funzioni dell'organismo.

Con la comparsa della riproduzione sessuale e la diversificazione tra soma e germa, compare il fenomeno della morte dell'organismo (e della morte cellulare, eventualmente anche programmata).

Gerarchie del tempo: ontogenesi, micro, macroevoluzione



- Esiste un tempo riferito all'individuo,
- un tempo relativo alle vicende della specie, che va dalla genesi all'estinzione o alla sua anagenesi,
- un tempo relativo alla storia evolutiva di intere linee filetiche



Una pluralità di tempi

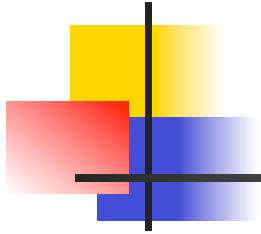
- Ci sono dunque tempi quantitativamente assai diversi, velocità e durate diverse: scale diverse, effetti diversi del tempo.
- Nella relazione con l'ambiente esterno gli organismi sperimentano processi esterni con andamento temporale imprevedibile e processi con dinamica prevedibile; tempi irregolari (per es. il tasso di crescita del batterio *Escherichia coli* - misurato come tempo di raddoppiamento - può variare da 18 minuti a 180 minuti) e altri fortemente regolati (per es. nella fotoperiodicità).



Tempo locale/globale

- Non esiste un solo ordine del tempo biologico, ma gli ordini del tempo sono molteplici per effetto della gerarchia di biolivelli organizzativi copresenti, per esempio, in qualunque eucariote multicellulare.
- I processi locali delle parti possono procedere con velocità diverse purché compatibili con l'unitarietà del comportamento globale del sistema.

Tempo lineare



- Il tempo è lineare nei processi evolutivi, cioè di cambiamento dei genomi di popolazioni e specie.
- Anche su tempi lunghi i processi evolutivi non sono necessariamente progressivi; anche in presenza di eventuali “tendenze” evolutive.



... e tempo circolare

I viventi sono sede di molti tipi di processi circolari sono noti e descritti.

- Paradigmatica è la sequenza chiusa: gameti – zigote – gameti necessaria al mantenimento degli organismi eucariotici pluricellulari.
- I replicatori-geni fluiscono da una generazione all'altra, sono trasferiti lungo linee aperte di discendenza, caratterizzate da biforcazione ed estinzione. Hanno durata indefinita ma identità imperfetta in quanto mutabili.
- Gli interattori-fenotipi, pur cessando di esistere ad ogni generazione, sono responsabili della chiusura del ciclo generazionale. Hanno durata definita (una o poche generazioni) e identità perfetta in quanto geneticamente immutabili.

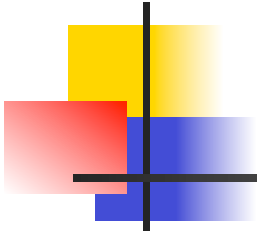
Il tempo ontogenetico

- Modificazioni dei cicli biologici portano a variazioni del tempo relativo di comparsa di certi caratteri e di certe proprietà. È l'**eterocronia**, una sorta di allometria del tempo prodotta da velocità differenziale dei processi di sviluppo. Avviene che gli individui conservano caratteri corporei giovanili e contemporaneamente hanno gonadi mature e quindi possono riprodursi (pedogenesi neotenuca). Un fenomeno di fetalizzazione raro ma non aberrante, anzi regolarmente manifestato da alcuni animali. Certi anfibii urodeli del genere *Ambystoma* possono riprodursi nella forma adulta di salamandra terrestre (a respirazione polmonare) oppure possono riprodursi nella forma neotenuca (anche se di taglia grande) ad uno stadio peraltro schiettamente larvale come dimostrato dalla presenza di branchie esterne e dalla vita acquatica (a respirazione branchiale).

Adulto normale dell'anfibio
urodelo *Ambystoma mexicanum*



Il tempo “a mosaico” dell'axolotl



Forma neotenuca dell'anfibio
Urodelo *Ambystoma mexicanum*

- Axolotl è il nome etnico della salamandra messicana che incarna una sorta di ibrido temporale di contemporaneità tra passato e presente.
- Il transito da una forma di riproduzione all'altra è modulato dall'ambiente esterno. In acque fredde la riproduzione è neotenuca, in acque calde è invece convenzionale.
- Il controllo è ormonale: nelle forme neotenuche (l'axolotl, appunto) l'ipofisi non produce la massa critica dell'ormone che dovrebbe stimolare la tiroide. L'inattività della tiroide implica a valle la mancata biosintesi dei due ormoni (tiroxina e tri-iodo-tironina) necessari per innescare il processo di metamorfosi somatica della larva in adulto.

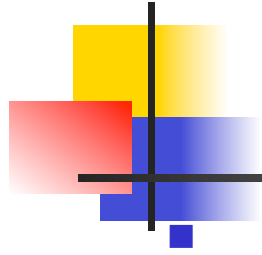
L'ambiente e l'organismo.



Tempo esterno e tempo interno

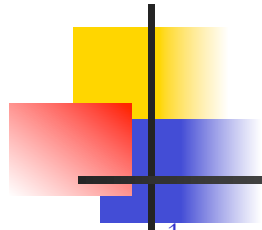
1. Ordini plurimi del tempo sono anche dovuti ai molteplici rapporti tra un sistema vivente e l'ambiente vivente con cui entra in rapporto.
2. La sua fonte di cibo, i patogeni, i parassiti, i suoi competitori, i predatori possono avere a loro volta una loro propria ritmica che si riflette sugli organismi di interesse. Se è vero che gli scambi di materia, energia, informazione sono processi e pertanto sono percepiti come movimento, come un trascorrere del tempo, nondimeno è l'organismo – per via del suo stato interno contingente, della sua costituzione genetica e dei vincoli funzionali derivanti – è l'organismo che modula la propria reazione omeostatica. E' lui a regolarsi, a stabilire o a ristabilire il proprio tempo.

Adattamento e tempo



- Nell'adattamento biologico si assiste ad una messa in fase del vivente con l'esterno secondo due cammini profondamente differenti.
- L'adattamento può essere performato dall'individuo (adattamento individuale-reversibile-ecologico-postgenetico) o può realizzarsi attraverso la modifica nella composizione genetica della popolazione (adattamento popolazionele-irreversibile-genetico-evolutivo).
- L'adattamento esemplifica perfettamente la sincronizzazione del sistema vivente con l'ambiente mutevole.
- Forse la selezione naturale, la causa dell'adattamento, può essere vista come effetto dell'incontro tra due insiemi di contingenze: l'ambiente esterno mutevole e la variazione genetica della popolazione.

Il tempo come eterno presente e come vincolo

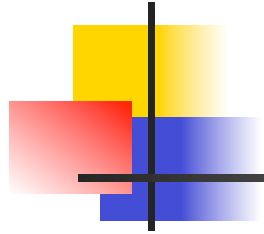


1. In ogni caso il tempo del vivente è sempre tempo del presente, nel senso ovvio che qualsiasi organismo vive soltanto la contemporaneità, l'attualità che spesso si manifesta come occasione, evento, possibilità.
2. Qualunque vivente, tuttavia, è anche perennemente condizionato dal passato, che agisce sia come vincolo interno (filogenetico), come elemento storico che serve a spiegare la sua struttura, la sua organizzazione e la sua evoluzione e che in parte ne ipotoca il destino futuro, sia come vincolo esterno (per es. l'effetto delle glaciazioni quaternarie sulle flore e le faune di interi continenti).
3. E' come se il sistema vivente (indipendentemente dal livello gerarchico considerato) avesse una sua memoria; la traiettoria evolutiva percorsa nel passato conta.



Ritmi biologici

Ritmi biologici: variazioni cicliche di funzioni biologiche

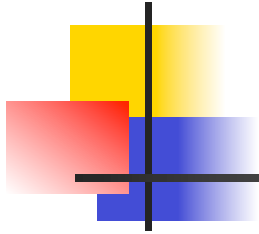


- Negli animali molti processi fisiologici (contrazione cardiaca, attività motoria, veglia, riproduzione) e molti comportamenti si ripetono a intervalli di tempo regolari (ritmo del battito cardiaco, ritmo di attività-riposo, ritmo sonno-veglia, ritmo riproduttivo).

Una classificazione dei ritmi biologici

Classificazione dei ritmi biologici

TIPO DI RITMO	LUNGHEZZA DEL PERIODO	CICLO GEOFISICO	VARIABILE OSSERVATA
ultradiano	millisecondi ÷ ore	nessuno	attività elettrica dei neuroni attività elettrica del cervello battito del cuore frequenza del respiro rilascio ormonale
circatidale	≈12,4 ore	attrazione gravitazionale esercitata dal Sole e dalla Luna sulla Terra	apertura delle valve, attività locomotoria, nutrimento
circadiano	≈24 ore	rotazione della Terra intorno al suo asse	attività di schiusa attività locomotoria, nutrimento, temperatura
circalunare	≈29,5 giorni	moto di rivoluzione della Luna intorno alla Terra	accoppiamento, deposizione delle uova
circannuale	≈12 mesi	moto di rivoluzione della Terra intorno al Sole	ibernazione riproduzione, migrazione, suicidi (nell'uomo)



Frequenza dei cicli

- Si distinguono bioritmi ad alta frequenza di oscillazione (per es. il ritmo del battito cardiaco o quelli relativi alla scarica del potenziale di azione di un neurone di un organo elettrico di certi pesci)
- e bioritmi a bassa frequenza sincronizzati con i cicli periodici della natura: il ritmo di marea ($\approx 12,4$ ore), il ritmo giornaliero (24 ore), il ritmo semilunare ($\approx 14,8$ giorni), il ritmo lunare (29,5) e quello annuale (365 giorni).
- Attorno a questi cinque diversi ritmi ambientali si dispone l'organizzazione temporale del comportamento degli animali e di molti vegetali.

Bioritmi esogeni ed endogeni

- Questi bioritmi comportamentali saranno poi esogeni (cioè scompaiono in mancanza di segnali dall'esterno) o endogeni (persistono e hanno periodicità significativamente diversa da quella dell'ambiente esterno) a seconda del tipo di specie, della latitudine alla quale vive, della sua nicchia ecologica. I bioritmi sono basati sull'esistenza di oscillatori biologici.



Bioritmi e oscillatori

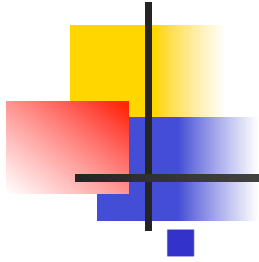
- Un oscillatore, circadiano per esempio, è una parte di un organismo vivente (cellula, tessuto, organo), capace, quando è isolata e mantenuta in condizioni costanti, di generare autonomamente un'oscillazione con periodo di 24 ore. Il periodo autonomo dai segnali ambientali viene detto a corsa libera (free-running).
- Tutti gli orologi biologici circadiani possiedono tre proprietà:
 - Ritmicità endogena autogenerata con fenotipi ritmici persistenti
 - Permeabilità a stimoli sincronizzanti esterni
 - Compensazione termica



Tipi di orologi biologici

- “ Un **o.b.** è un **meccanismo fisiologico** finalizzato alla misurazione del tempo”.
- Ne esistono di due tipi; orologi con meccanismo:
 - **a scappamento**, e con meccanismo di tipo
 - **a clessidra**.
- Gli **o.b. a scappamento** sono dotati un segnatempo (un *pacemaker*) autonomo e sono capaci di misurare il tempo anche in assenza di segnali periodici ambientali.
- Gli **o.b. a clessidra** misurano intervalli di tempo e sono incapaci di oscillare autonomamente ma abbisognano di segnali ambientali che periodicamente li mettano in funzione.

L' orologio biologico a scappamento



Gli **o.b. a scappamento** sono i più diffusi tra gli animali. Generano e controllano variazioni cicliche di funzioni biologiche sincronizzate con l'anno solare o quasi (quiescenza, ibernazione, diapausa, muta, migrazione), con la durata del giorno (ritmi giornalieri: attività-riposo, sonno-veglia, alimentazione, abbeveraggio; tutti i ritmi circadiani a periodicità spontanea (*free-running*) come dimostrato dagli esperimenti, sono innati e non vengono modificati dall'esperienza).

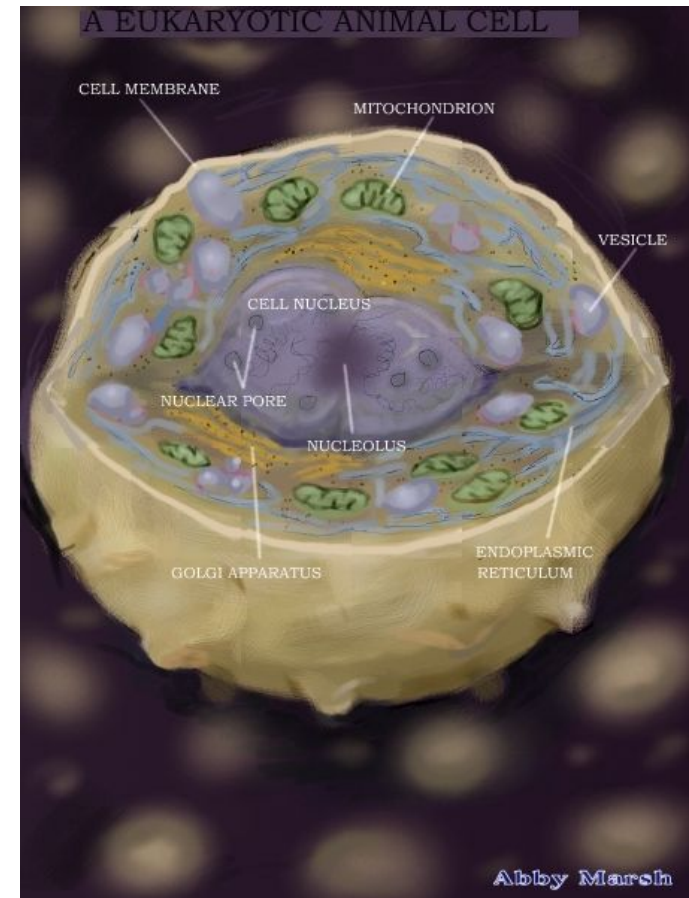
Componenti di un orologio biologico a scappamento

Un **o.b. a scappamento** è sempre composto da cinque parti:

- i processi osservabili prodotti dallo scappamento (lancette/p.es. comportamento)
- la sorgente di energia (molla)
- lo scappamento (l'oscillatore, il *pacemaker* primario/p.es. la ghiandola pineale)
- il meccanismo di accoppiamento tra il *pacemaker* primario e i processi osservabili (ruote dentate/ormoni, neuroni)
- il meccanismo regolatore per sincronizzare i processi osservabili con il tempo astronomico esterno (un recettore del segnale esterno periodico che è anche trasmettitore dell'informazione al *pacemaker* primario).

O.b. a scappamento

. Tutte queste parti sono già contenute in una singola cellula eucariotica. Per esempio nel protozoo *Tetrahymena* la divisione cellulare procede con ritmo circadiano, lo stesso avviene nella riproduzione di *Paramecium*. Numerose ricerche dimostrano che l'oscillatore è controllato da ribosomi-sintesi proteica-sintesi dell'mRNA.





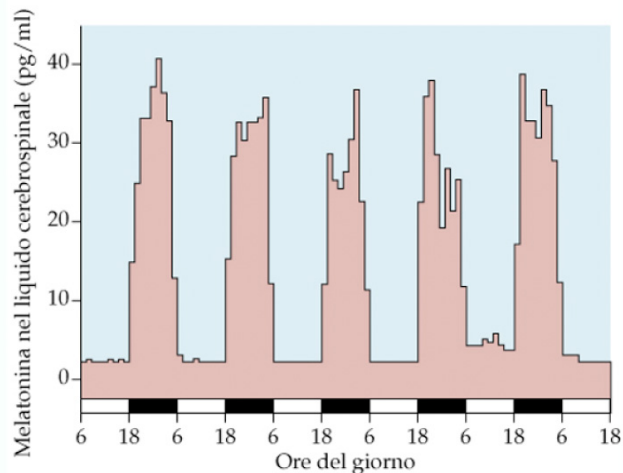
O.b. a scappamento

. Nei pluricellulari il controllo dei ritmi circadiani e comportamentali viene centralizzato. Sono note regioni dell'encefalo con funzione di *pacemaker* primario.

La ghiandola pineale del passero domestico isolata in coltura in vitro e mantenuta al buio e a temperatura costante secerne l'ormone melatonina a ritmo circadiano. E' stato dimostrato che la melatonina secreta nel circolo sanguigno con periodicità circadiana funziona come meccanismo di accoppiamento che trasmette il ritmo dalla pineale ai centri nervosi che controllano l'attività motoria. Sempre nel passero comune è stato individuato un altro oscillatore però con un accoppiamento non ormonale ma invece neurale rappresentato dai neuroni dei nuclei soprachiasmatici dell'ipotalamo. Idem nell'Uomo. Il meccanismo regolatore di sincronizzazione è formato da fotorecettori retinici alcuni altri contenuti nella ghiandola pineale.

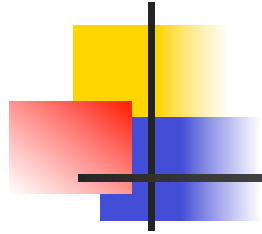
Il ritmo sonno-veglia scandito da un orologio a scappamento basato sulla melatonina

Andamento circadiano della secrezione di melatonina



- La melatonina è un ormone secreto dalla ghiandola pineale. La sua concentrazione nel circolo sanguigno umano aumenta dopo il tramonto, continua a salire durante la notte, inizia a diminuire prima dell'alba, permane bassa durante tutto il giorno, fino al tramonto quando il ciclo riparte.
- Il periodo è di 24 ore, la frequenza è di $1/24$, l'ampiezza del ritmo è data dalla differenza tra la massima (notturna) e la minima (diurna) concentrazione ematica.

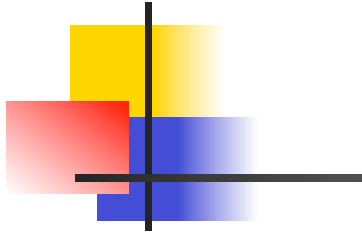
L' orologio biologico a clessidra



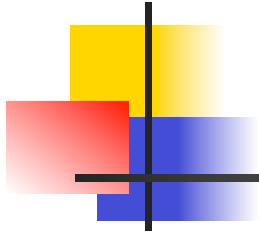
- Gli **o.b. a clessidra** sono più rari di quelli a scappamento. Sono a clessidra i dispositivi coinvolti nell'induzione fotoperiodica della diapausa negli insetti.
- Nell'afide *Megoura viciae* la diapausa è controllata da un orologio a clessidra che misura la durata della notte e che l'afide impiega per discriminare tra notti brevi e notti lunghe.
- In autunno, superata la soglia di 9,75 ore l'afide produce femmine anfigoniche le cui uova fecondate entreranno in diapausa in concomitanza dell'inverno incipiente. Sotto quel valore soglia vengono invece prodotte femmine vivipare partenogenetiche costituenti la popolazione estiva.

Strutture anatomiche di animali invertebrati e vertebrati in cui è localizzato un oscillatore circadiano

ORGANISMI	STRUTTURA ANATOMICA
Invertebrati	
moscerino della frutta	cervello, occhio, tubi malpighiani, torace, addome, setole sensoriali
grillo	cervello
ragno	cervello
baco da seta	cervello
coleottero	lobo ottico
scarafaggio	lobo ottico
mollusco	occhi
limulo	cervello
Vertebrati	
ciclostomi	retina, ghiandola pineale, lobo ottico
pesci	retina, ghiandola pineale
anfibi	retina, ghiandola pineale
rettili	retina, ghiandola pineale, occhio parietale, nuclei soprachiasmatici dell'ipotalamo
uccelli	retina, ghiandola pineale, occhio (intatto), nuclei soprachiasmatici dell'ipotalamo
mammiferi	retina, occhio, nuclei soprachiasmatici dell'ipotalamo

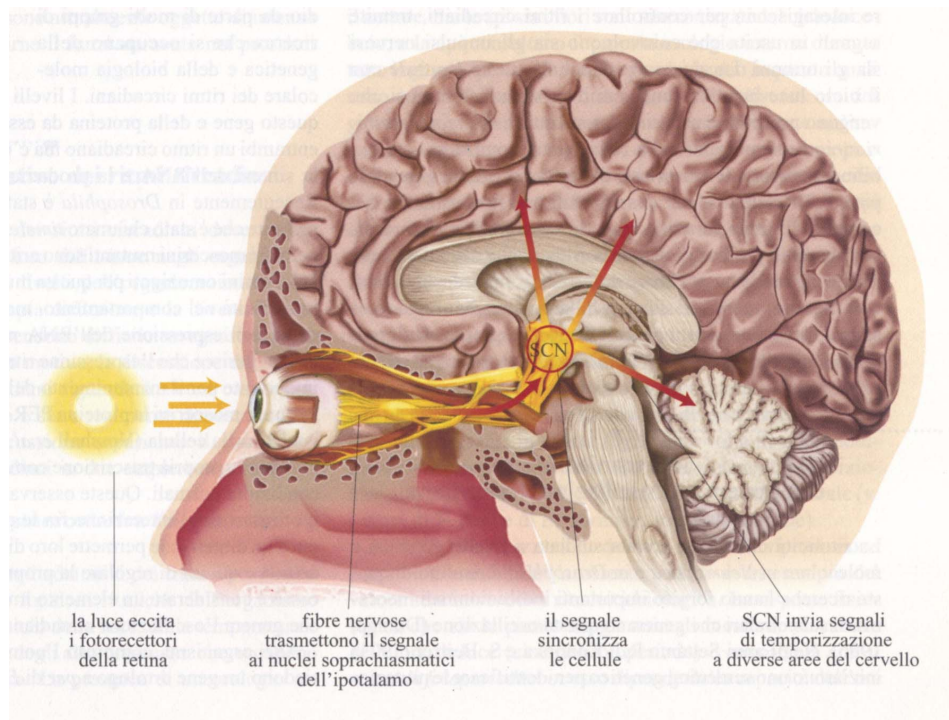


Localizzazione 2



- Negli insetti e negli uccelli l'induzione fotoperiodica è mediata da fotorecettori extraretinici, con sede nel cervello.
- Nei mammiferi esistono fotorecettori retinici che non partecipano alla formazione delle immagini ma che convogliano la luce necessaria a scatenare i cambiamenti dello stato fisiologico dell'organismo lungo una via monosinaptica retinico-ipotalamica.

Localizzazione 3



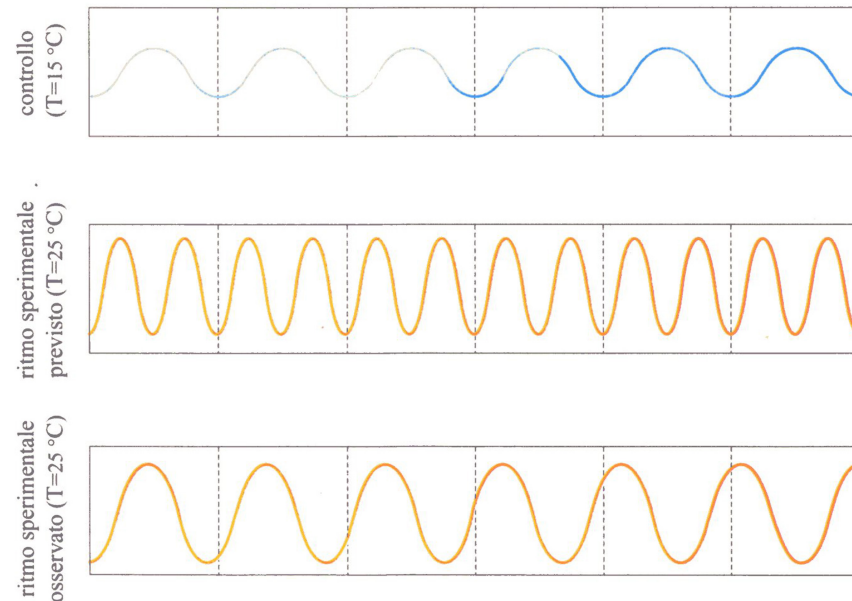
- I segnali luminosi sono trasmessi agli SCN dell'ipotalamo da speciali fotorecettori retinici.
- Nei mammiferi i nuclei soprachiasmatici controllano la maggior parte dei ritmi circadiani a livello comportamentale, fisiologico e ormonale.



Precisione

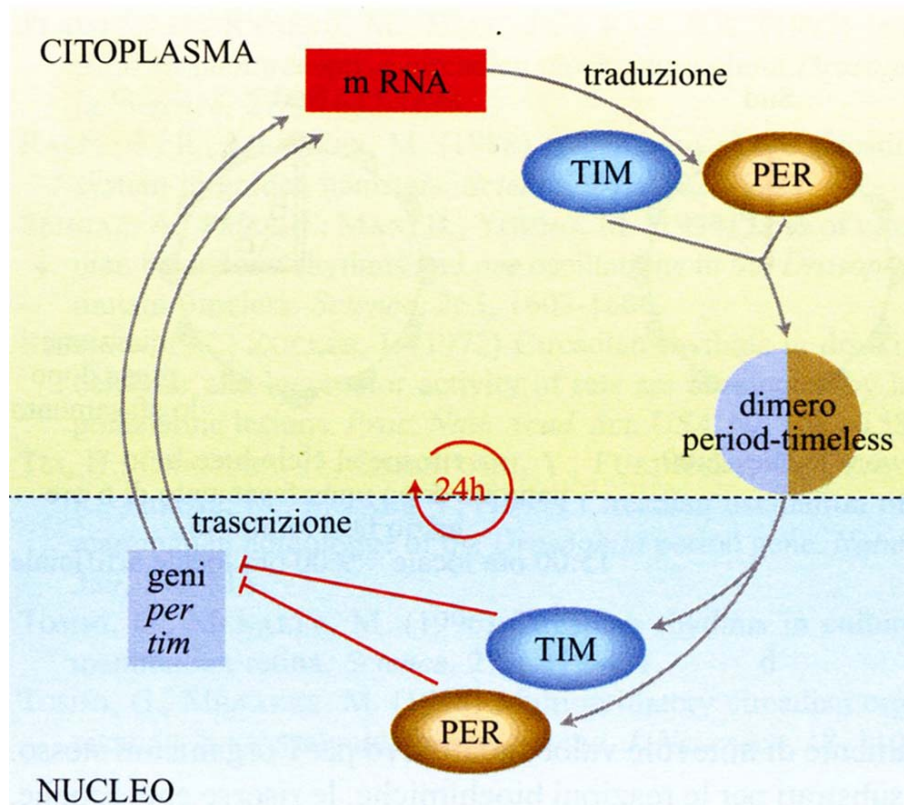
- Il **grado di precisione** di un o.b. dipende sostanzialmente dalla sua capacità di compensare la variazione di temperatura; né più né meno di quanto accade per gli orologi costruiti dall'uomo. Il periodo spontaneo di oscillazione dei ritmi controllati da un o.b. non varia o varia di poco in funzione del livello di temperatura applicato, purché essa sia costante. Tale periodo è invece assai sensibile alla variazione di temperatura. Naturalmente questo accade perché il variare della temperatura incide sulla velocità di reazione dei processi metabolici alla base degli o.b. .

Orologi e temperatura



- Variazione attesa e osservata del ritmo circadiano con esposizione ad un aumento di temperatura. La corsa libera (free-running) dell'orologio è solo marginalmente influenzata dalla temperatura.

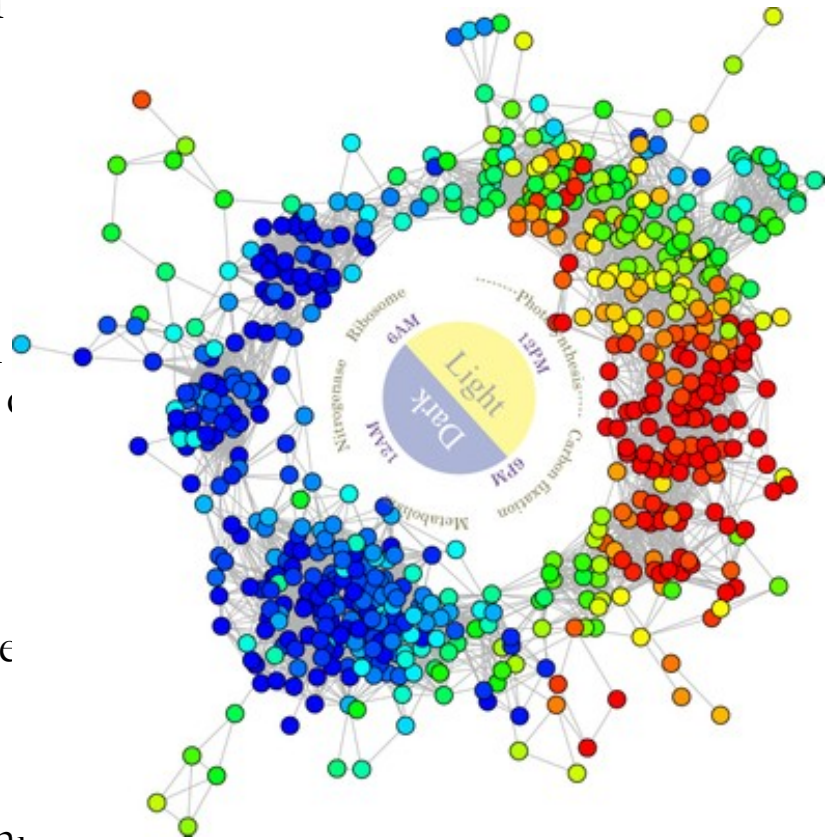
L'oscillatore a livello molecolare



- Modello di meccanismo molecolare per il ritmo circadiano in *Drosophila*. I geni *per* e *tim* producono le proteine period (PER) e timeless (TIM) formanti un dimero che dal citoplasma entra nel nucleo. Qui si scinde nelle due catene che vanno a inibire la propria trascrizione. Con la conseguente riduzione a valle del livello delle proteine la trascrizione non sarà più inibita e il ciclo inizia nuovamente

Ritmo circadiano in un'alga azzurra

- Rapporti tra l'espressione dei geni di un ceppo di *Cyanothece*, cianobattere capace di immagazzinare gli zuccheri derivanti dalla fotosintesi durante il giorno e riutilizzarli di notte per fissare N e produrre energia.
- L'immagine rappresenta il *trascrittoma* durante le ore del giorno e della notte (a differenza del genoma, idealmente fisso, il trascrittoma indica il variare dell'espressione di ciascun gene al variare di certe condizioni).
- Ogni cerchio rappresenta un gene, mentre il suo colore indica i livelli di espressione di quel dato gene a un certo punto del ciclo (le 7 del mattino) e i segmenti che collegano i cerchi rappresentano le correlazioni statistiche tra i profili di espressione dei diversi geni. L'espressione dei geni coinvolti rispettivamente nei processi fotosintetici e nella fissazione dell'azoto formano diverse costellazioni che si distribuiscono a formare una specie di ghirlanda che copre i 360° del ciclo circadiano indicato al centro dell'immagine.





Ritmi di fioritura

- Linneo (1707-1778) fu tra i primi a scoprire l'esistenza di un orologio interno delle piante rispetto all'orario di schiusa dei fiori. Su questa base diede le indicazioni di come disporre alcune specie di piante, i cui fiori si aprono a orari piuttosto precisi, in una aiuola rotonda in modo da ricavarne una specie di orologio florale, dove ogni ora veniva segnata dalla schiusa di una distinta specie vegetale.



Horlogium florae di Linneo

Punto 4



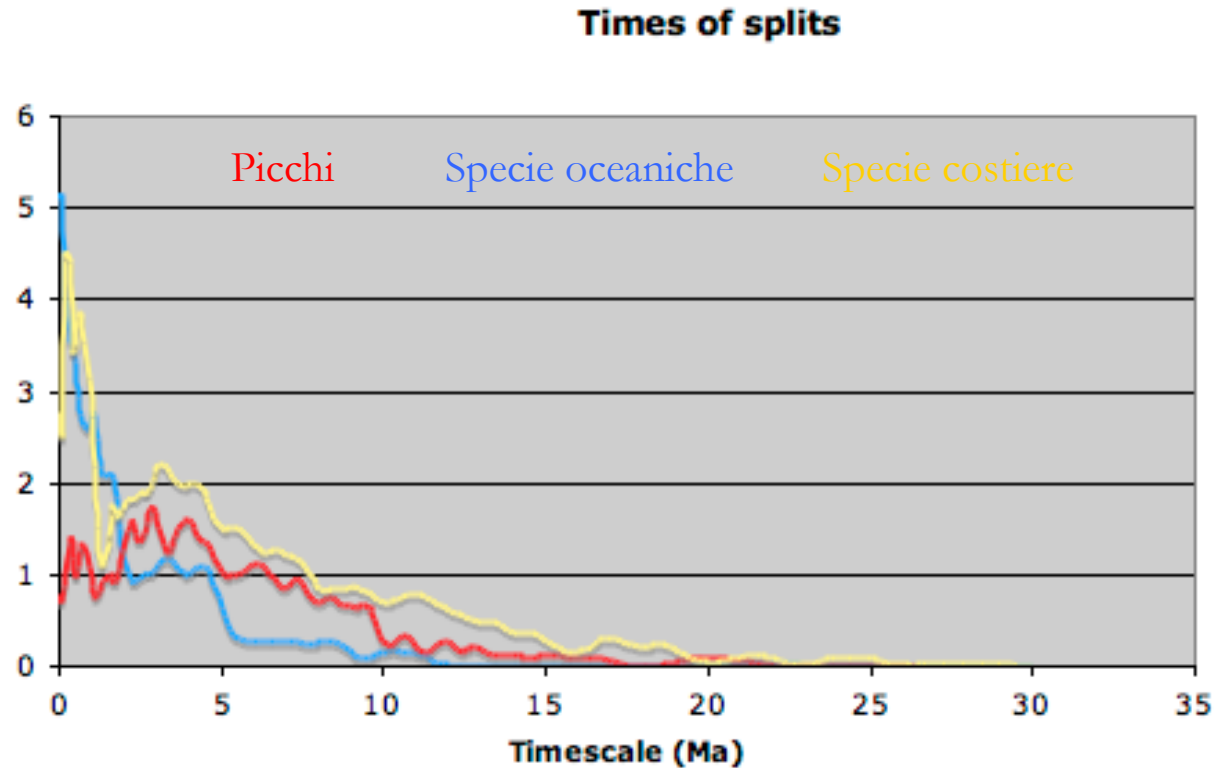
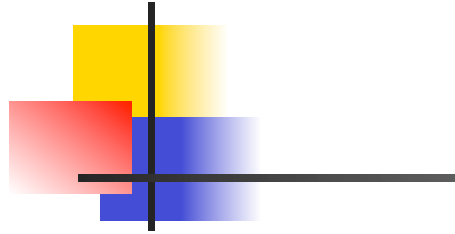
Tempo ed evoluzione



Tempi evolutivi

- La produzione di biodiversità, iniziata circa 3.850 Ma, è uno dei prodotti dell'evoluzione biologica. Qualsiasi specie o evolve, sia speciando sia trasformandosi, o si estingue.
- In assenza di una buona teoria sulle modalità di connessione tra i livelli gerarchici dei viventi, la velocità dei cambiamenti evolutivi è piuttosto difficile da stimare. I dati molecolari spesso confliggono con quelli di altra natura.
- Parimenti difficile è la stima delle velocità di estinzione della maggior parte dei taxa fossili.

Tempo di split negli uccelli



“la diversificazione tassonomica dei picchi... può essere attribuita alla frammentazione delle foreste in risposta all’inaridimento del clima”

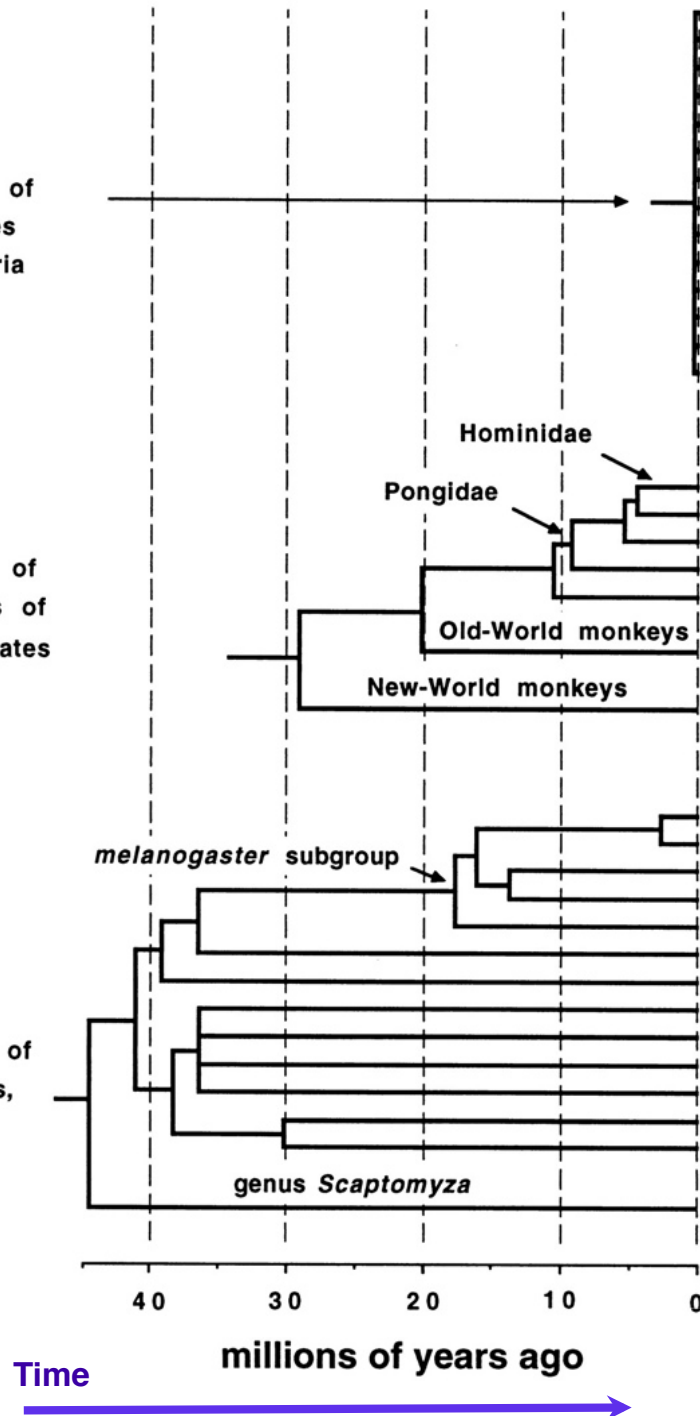
J. Fuchs, J. I. Ohlson, P. G. P. Ericson, and E. Pasquet. Synchronous intercontinental splits between assemblages of woodpeckers suggested by molecular data. *Zoologica Scripta*, 36:11–25, 2007.

Specie e tempo

(a)
14 species
in 9 genera
representative of
cichlid fishes
in Lake Victoria

(b)
7 species
representative of
several families of
anthropoid Primates

(c)
13 species
representative of
a single genus,
Drosophila

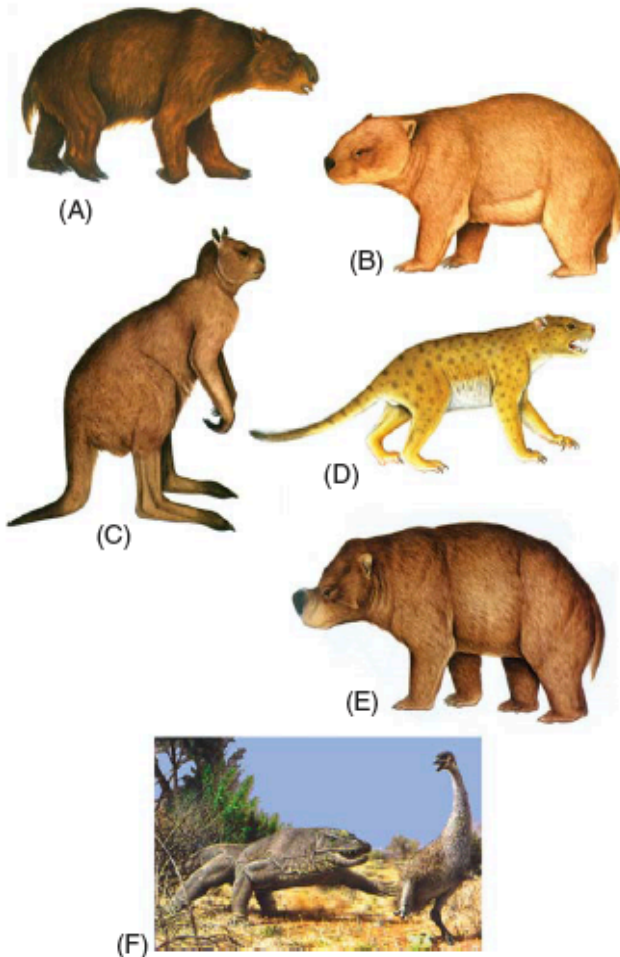
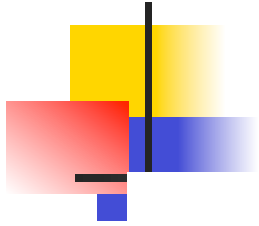


Alcune specie sono più recenti di altre?

Quanto vivono le specie prima di estinguersi?

J. C. Avise and G. C. Johns. Proposal for a standardized temporal scheme of biological classification for extant species. *PNAS*, 96:7358–7363, 1999.

Estinzione della megalofauna del tardo Quaternario



Australia:

A: *Diprotodon optatum*

B: *Phascalonus gigas*

C: *Procoptodon goliath*

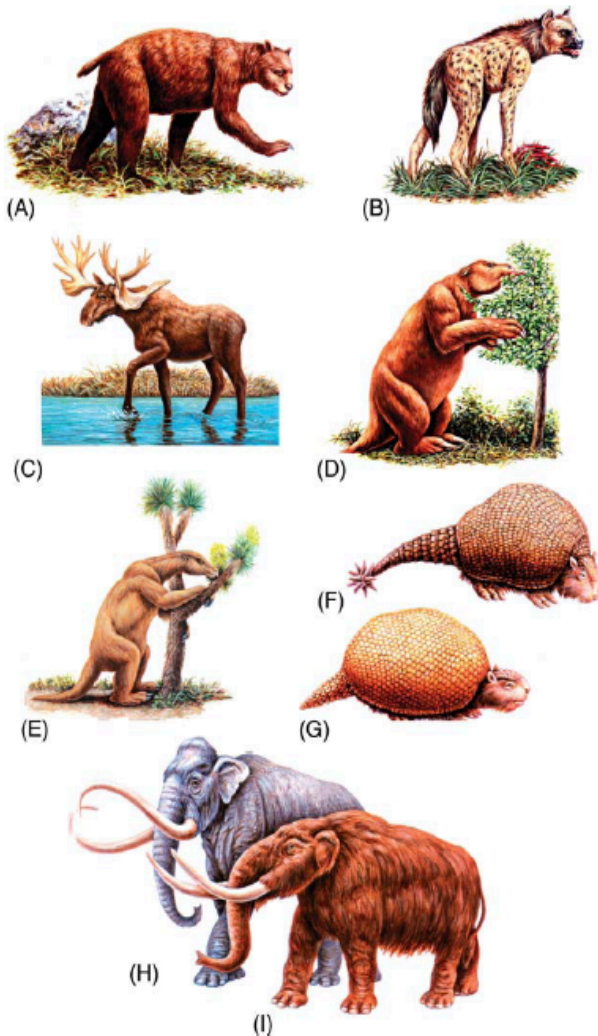
D: *Thylacoleo camifex*

E: *Zygomaturus trilobus*

F: *Megalania* and *Genyornis*

S. A. Elias and D. Schreve. Late Pleistocene megafaunal extinctions. In S. A. Elias (ed.), *Encyclopaedia of Quaternary Science*: 3202-3217. Elsevier, Oxford, 2007.

Idem in America



America:

A: *Arctodus simus*

B: *Chasmaporthetes ossifragus*

C: *Cervalces scotti*

D: *Eremotherium rusconii*

E: *Nothrotheriops shastensis*

F: *Doedicurus*

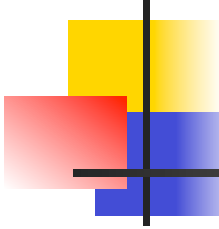
G: *Glyptotherium arizonensis*

H: *Mammuthus columbi*

I: *Mammut americanum*

S. A. Elias and D. Schreve (cit.)

Eventi evolutivi significativi



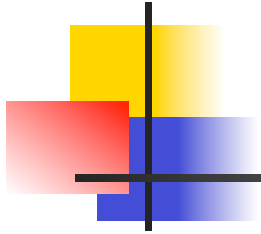
Periodicità	Causa	Processo
20ky	Selezione naturale	Microevoluzione a livello di specie
20-100ky	Glaciazioni	Disgregazione delle biocenosi
~10Ma	Isolamento geogr.	Speciazione allopatrica
>30Ma	Estinzione massiva	Campionamento tassonomico

K. D. Bennett. Milankovitch cycles and their effects on species in ecological and evolutionary time. *Paleobiology*, 16:11–21, 1990.



Risposte evolutive durante il Quaternario

- Stasi evolutiva: frequente, con brusche variazioni nell'abbondanza e nella distribuzione delle specie
- Estinzione: relativamente rara
- Speciazione: sì, ma non necessariamente collegata ai cambiamenti ambientali



Misurare la velocità di evoluzione



L'idea di orologio molecolare (Zuckerlandl & Pauling, 1965)

Se l'evoluzione fosse solo divergente e se la sua velocità fosse costante, allora potremmo impiegare la quantità di differenze geniche tra due specie come indicazione del tempo trascorso da quando iniziò la separazione a partire da loro unico ultimo antenato comune (**L**ast **U**nique **C**ommon **A**ncestor).

In questo caso, inoltre, potremmo ricostruire la filogenesi, cioè la successione ordinata delle ramificazioni, semplicemente sulla base delle divergenze tra specie prese a coppia a coppia.

Orologio molecolare basato su proteine

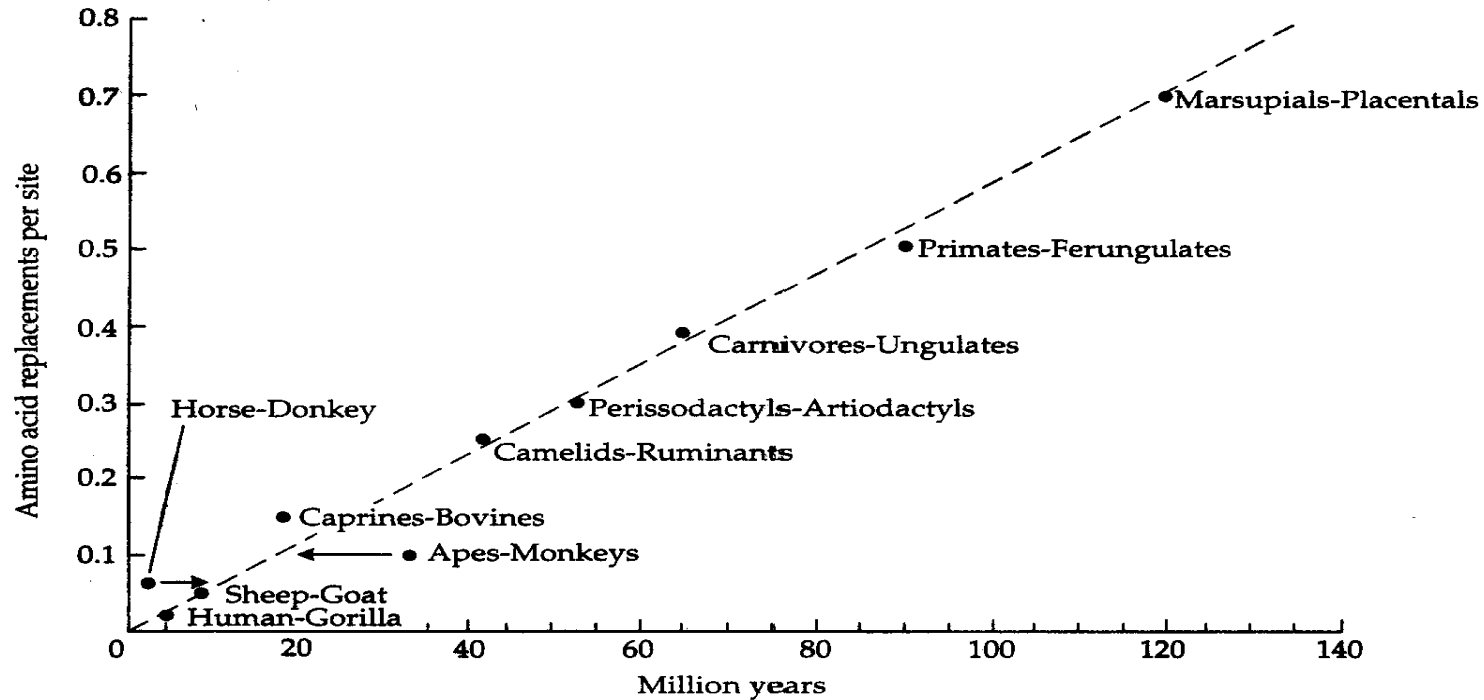
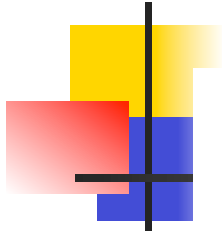


FIGURE 4.15 Number of amino acid replacements per amino acid site in a combined sequence consisting of hemoglobins α and β , cytochrome *c*, and fibrinopeptide A among various mammalian groups plotted against geological estimates of divergence times. The dashed line represents the molecular clock expectation of equal rates of amino acid replacement in all evolutionary lineages. There are two large deviations of the observed values from the expected line. These deviations indicate a slowdown in evolution following the divergence between apes and monkeys, and an acceleration following the divergence between horse and donkey. However, these inferences are based on specific paleontological estimates of divergence times (33 million years for the ape-monkey split and 2 million years for the horse-donkey split), and if these time estimates are inaccurate (arrows), the deviation of these lineages from a strict molecular clock may not be significant. Modified from Langley and Fitch (1974).



I geni omologhi di organismi diversi hanno la stessa velocità di evoluzione?

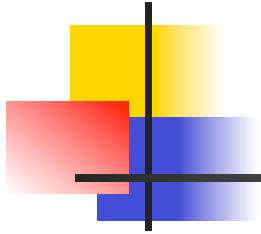
Prendiamo due esempi:

1. La velocità di sostituzione nucleotidica è più alta nelle scimmie africane che nell'Uomo.
2. Sia il tasso di sostituzione nucleotidica sia quello di inserzione/delezione sono maggiori nei Roditori che nell'Uomo.

Perché accade questo?

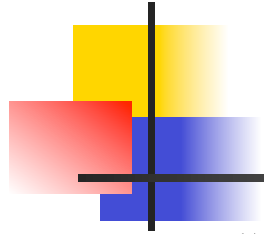
La risposta sta nel tempo di generazione

La teoria dell' orologio molecolare è controversa



- 1) L'ipotesi di una velocità costante di evoluzione proteica non è in accordo con l'idea di una erraticità della velocità evolutiva osservata a livelli più complessi, per es. a livello della morfologia.
- 2) Molti dati indicano che dopo gli eventi di duplicazione genica l'evoluzione accelera come avviene durante i periodi di radiazione adattativa.
- 3) Numerosi studi sull'evoluzione virale mostrano che la velocità con cui le mutazioni si accumulano è funzione dei cambiamenti ambientali.

Una valutazione della teoria dell'orologio molecolare

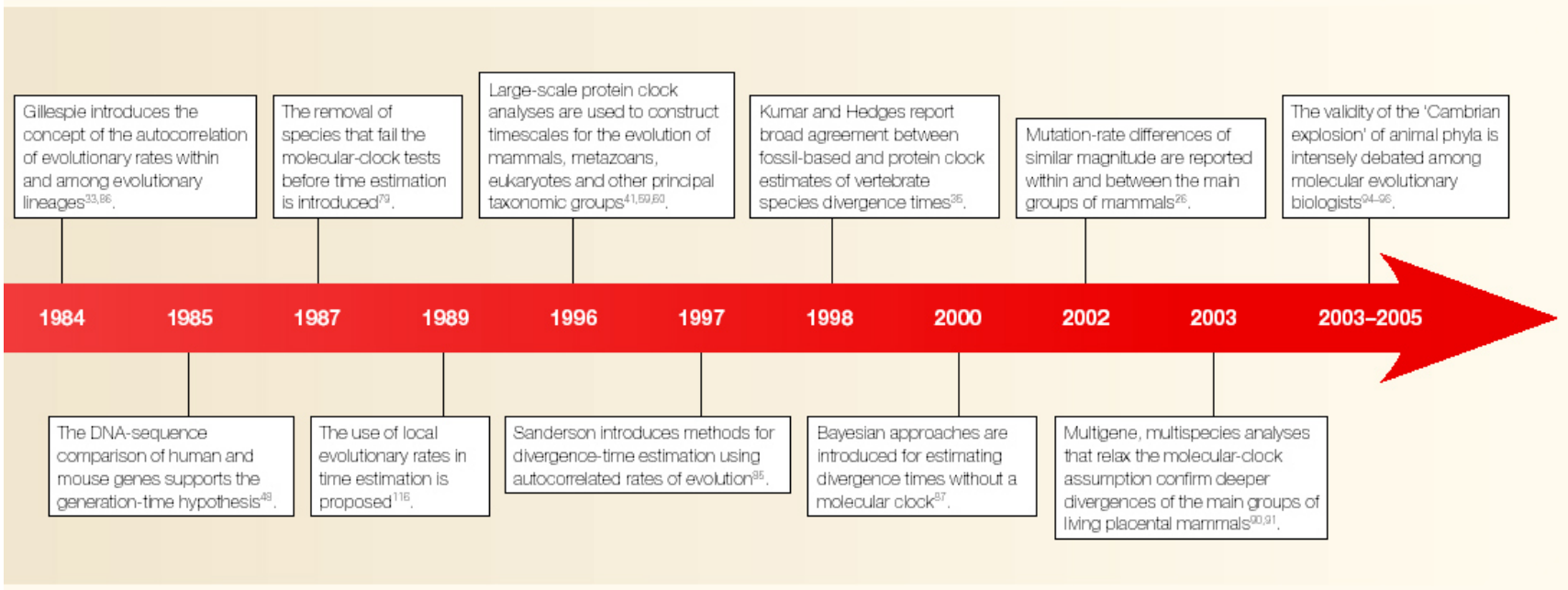
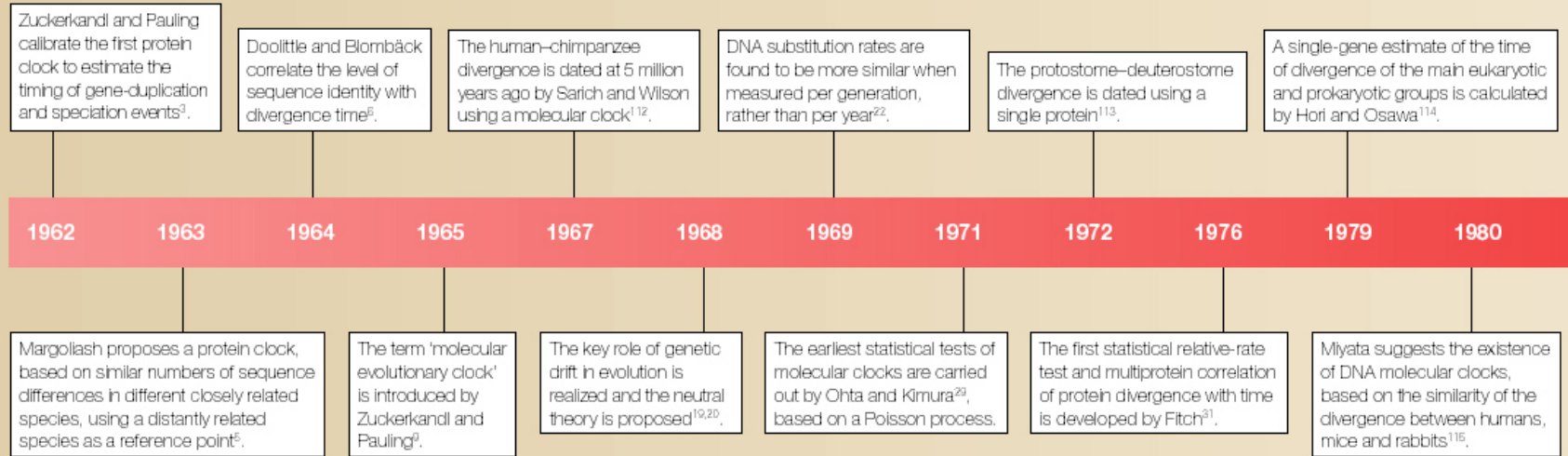


- 1) L'analisi delle sequenze del DNA di molti ordini di Mammiferi è contro l'ipotesi di un unico orologio molecolare dei Mammiferi. C'è varianza significativa sia all'interno degli ordini che fra di essi.
- 2) C'è poi una variazione interspecifica molto forte. I moscerini evolvono a un tasso che è tra 5 e 10 volte maggiore di quello dei Vertebrati.

In pratica **non è sostenibile l'esistenza di un Unico Orologio Molecolare dell'Evoluzione.**


Molti dati indicano invece la probabile esistenza di molti “orologi locali”.

Timeline | Four decades of molecular clocks



Sudhir Kumar, 2005, Molecular clocks: four decades of evolution. *Nature Reviews Genetics* 6, 654-662

Orologi molecolari

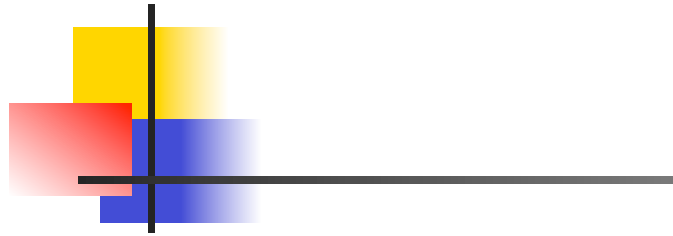


Teoria falsificata: il tasso di sostituzione amminoacidica alla scala evolutiva è approssimativamente costante in tutti i lignaggi

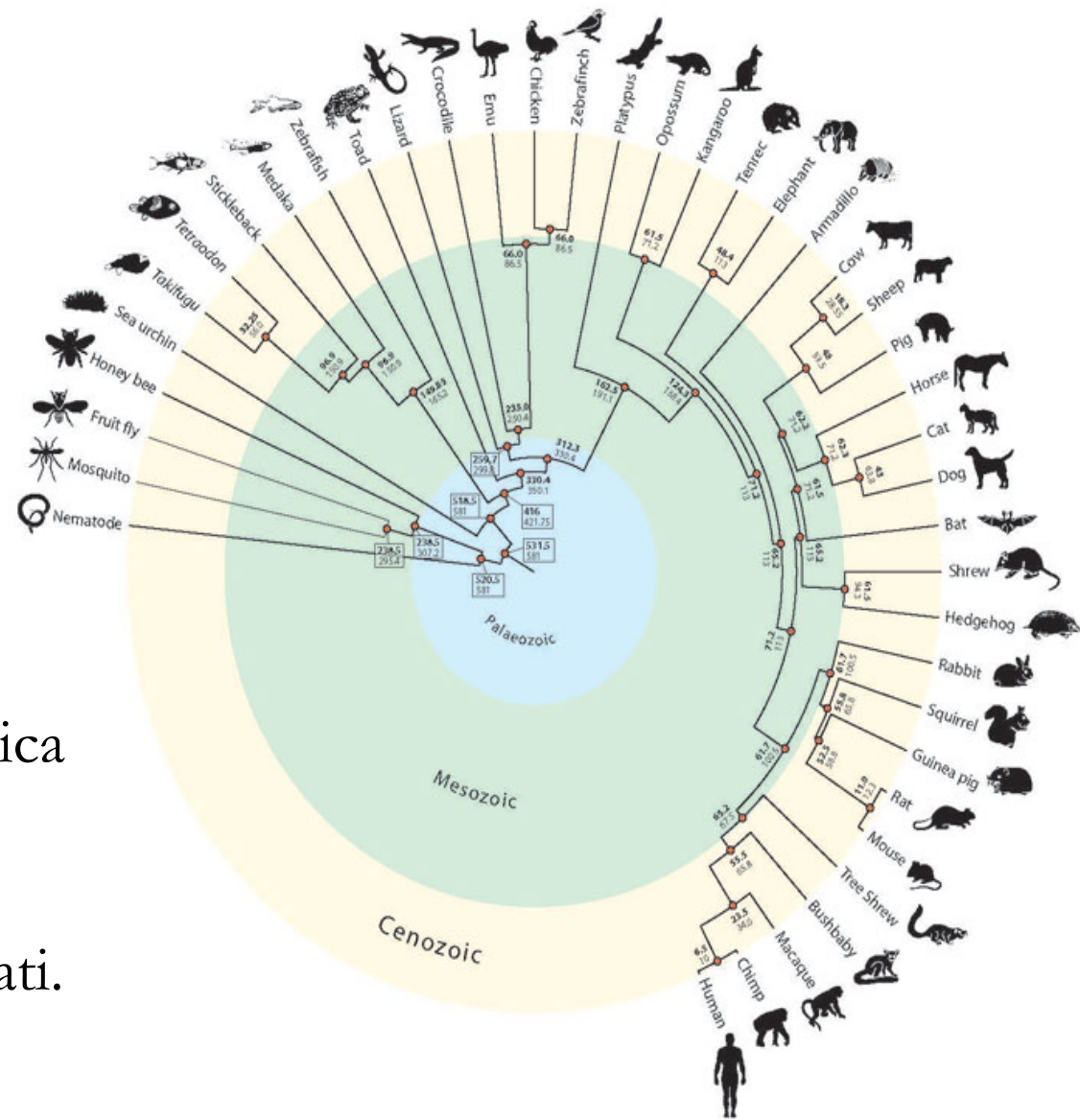
Nuova teoria: il tasso di sostituzione amminoacidica alla scala evolutiva è variabile sia all'interno di una stessa linea filetica sia tra linee filetiche differenti.

Alberi filogenetici: i nuovi metodi di misura dell'evoluzione che incorporano la variabilità dei tassi, rendono più affidabili gli alberi filogenetici.

Antichità: dati di divergenza molecolare danno stime della antichità dei taxa che spesso sono dell'ordine di centinaia di milioni di anni di maggiori delle età stabilite su base paleontologica.



Calibrazione paleontologica
relativa a cladogenesi tra
taxa animali con genomi
completamente sequenziati.
(Donoghue and Benton,
2007)



Due teorie sui ritmi evolutivi

