



Biologia della riproduzione

Giuseppe Fusco
Alessandro Minelli

MyLab Codice per accedere
alla piattaforma

 **Pearson**

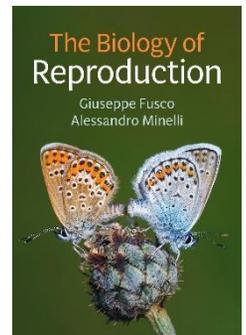
Premessa

Questa è la versione elettronica di *Biologia della riproduzione* (Pearson Italia, 2018)

Nel 2023, l'editore ha messo il libro fuori catalogo e i diritti sono ritornati agli autori, che hanno deciso di renderlo disponibile in rete.

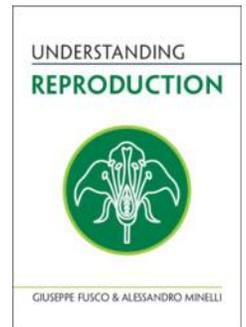
Una versione in inglese del libro, riveduta e corretta, pubblicata da Cambridge University Press, è

The Biology of Reproduction, 2019



Da questa è derivato un volume più divulgativo per la serie *Understanding Life* della Cambridge University Press

Understanding Reproduction, 2023



Giuseppe Fusco e Alessandro Minelli
Settembre, 2023

BIOLOGIA DELLA RIPRODUZIONE

Alle nostre mogli e alle nostre figlie

BIOLOGIA DELLA RIPRODUZIONE

Giuseppe Fusco
Alessandro Minelli

© 2018 Pearson Italia – Milano, Torino

Le informazioni contenute in questo libro sono state verificate e documentate con la massima cura possibile. Nessuna responsabilità derivante dal loro utilizzo potrà venire imputata agli Autori, a Pearson Italia S.p.A. o a ogni persona e società coinvolta nella creazione, produzione e distribuzione di questo libro.

Per i passi antologici, per le citazioni, per le riproduzioni grafiche, cartografiche e fotografiche appartenenti alla proprietà di terzi, inseriti in quest'opera, l'editore è a disposizione degli aventi diritto non potuti reperire nonché per eventuali non volute omissioni e/o errori di attribuzione nei riferimenti.

Le fotocopie per uso personale del lettore possono essere effettuate nei limiti del 15% di ciascun volume/fascicolo di periodico dietro pagamento alla SIAE del compenso previsto dall'art. 68, commi 4 e 5, della legge 22 aprile 1941 n. 633.

Le fotocopie effettuate per finalità di carattere professionale, economico o commerciale o comunque per uso diverso da quello personale possono essere effettuate a seguito di specifica autorizzazione rilasciata da CLEARedi, Centro Licenze e Autorizzazioni per le Riproduzioni Editoriali, Corso di Porta Romana 108, 20122 Milano, e-mail autorizzazioni@clearedi.org e sito web www.clearedi.org.

Realizzazione editoriale: CompoMat srl, Configni (Rieti)

Grafica di copertina: Maurizio Garofalo

Stampa: Arti Grafiche Battaia, Zibido San Giacomo

Foto di copertina: femmina di afide che partorisce le sue figlie, generate per partenogenesi (Alamy)

Tutti i marchi citati nel testo sono di proprietà dei loro detentori.

ISBN 978-88-919-0451-5

Printed in Italy

1ª edizione: gennaio 2018

Ristampa	Anno
00 01 02 03 04	18 19 20 21 22

LIBRI DI TESTO E SUPPORTI DIDATTICI
Il sistema di gestione per la qualità della Casa Editrice è certificato in conformità alla norma UNI EN ISO 9001:2008 per l'attività di progettazione, realizzazione e commercializzazione di prodotti editoriali scolastici, lessicografici, universitari e di varia.



Sommario

Introduzione

XI

Capitolo 1 Concetti introduttivi

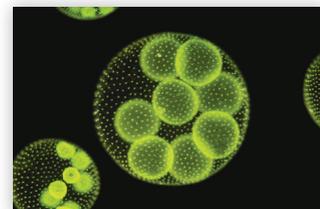
1

1.1 Una prima definizione di riproduzione	2
1.2 Riproduzione asessuale e sessuale	5
1.3 Generazione, ciclo vitale, sviluppo	7
1.3.1 Generazione	8
1.3.2 Ciclo vitale	9
1.3.3 Sviluppo	11
1.4 Riproduzione e individualità	12
1.4.1 Unicità genetica dell'individuo	12
1.4.2 Uniformità genetica dell'individuo	13
1.4.3 Autonomia e unità fisiologica dell'individuo	14
1.4.4 Quanti tipi di individuo?	15
1.5 Riproduzione e senescenza	17
1.6 Confini difficili	21
1.6.1 Riproduzione vs. trasformazione	23
1.6.2 Riproduzione vs. crescita	24
1.6.3 Riproduzione vs. rigenerazione	25

Capitolo 2 Riproduzione e ciclo vitale

27

2.1 Alternanza di fase nucleare	28
2.1.1 Cicli aplodiplonti isomorfici ed eteromorfici	32
2.1.2 Cicli aplodiplonti con omosporia ed eterosporia	33
2.1.3 Cicli aplodiplonti e riproduzione asessuale	34
2.2 Alternanza di generazioni sessuali e asessuali: cicli metagenetici	35
2.3 Alternanza di generazioni anfigoniche e partenogenetiche: cicli eterogonici	38
2.4 Alternanza di generazioni gonocoriche ed ermafrodite: cicli eterogenici	40
2.5 Alternanza di generazioni solitarie e coloniali	41
2.6 Alternanza di generazioni unicellulari e pluricellulari	42
2.7 Alternanza di generazioni per polifenismo stagionale	44
2.8 Cicli con opzioni riproduttive	45
2.9 Distribuzione delle fasi riproduttive entro una stessa generazione	47
2.10 Tempi di generazione	52



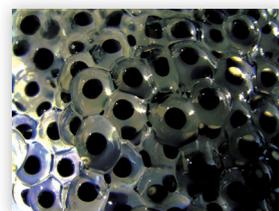
Capitolo 3 Storia naturale della riproduzione 53

3.1 Riproduzione asessuale	53
3.1.1 Riproduzione asessuale negli unicellulari	54
3.1.1.1 Divisione cellulare nei procarioti	54
3.1.1.2 Divisione cellulare negli eucarioti unicellulari	55
3.1.2 Riproduzione asessuale nei pluricellulari	56
3.1.2.1 Propaguli unicellulari	57
3.1.2.2 Propaguli pluricellulari nelle piante e nei funghi	58
3.1.2.3 Propaguli pluricellulari nei metazoi	60
3.1.2.4 Poliembrionia e amplificazione larvale	63
3.2 Riproduzione sessuale: gameti e (sin)gamia	65
3.2.1 Isogametia, anisogametia, oogametia	66
3.2.2 Gametogamia, gamontogamia, autogamia	67
3.2.3 Sessualità criptica	69
3.3 Distribuzione dei ruoli sessuali nella popolazione	71
3.3.1 Gonocorismo (dioicismo)	71
3.3.1.1 Caratteri sessuali secondari nelle piante	72
3.3.1.2 Caratteri sessuali secondari negli animali	73
3.3.2 Ermafroditismo (monoicismo)	75
3.3.2.1 Monoicismo nelle piante terrestri	75
3.3.2.2 Ermafroditismo nei metazoi	77
3.3.3 Androdioicia, ginodioicia e trioicia	82
3.4 Cellule germinali nella riproduzione sessuale	83
3.4.1 La produzione di gameti negli animali	83
3.4.1.1 Organi riproduttori negli animali	84
3.4.1.2 Gametogenesi negli animali	85
3.4.1.3 Gameti negli animali	87
3.4.2 La produzione di gameti e spore nelle piante	89
3.4.2.1 Organi riproduttori, gametogenesi e sporogenesi nelle piante terrestri	89
3.4.2.2 Gameti nelle piante terrestri	93
3.5 Riproduzione sessuale biparentale	93
3.5.1 Incontro e fusione dei gameti	93
3.5.2 Modalità di incontro dei gameti	95
3.5.2.1 Trasferimento degli spermatozoi negli animali	95
3.5.2.2 Trasferimento dei gameti nelle embriofite	98
3.5.3 Strategie che favoriscono l'incontro dei gameti	99
3.5.3.1 Strategie per la fecondazione esterna	99
3.5.3.2 Incontro dei partner animali che praticano la fecondazione interna	100
3.5.3.3 Modalità di impollinazione nelle spermatofite	103
3.5.4 Fecondazione	105
3.5.4.1 Fecondazione negli animali	105
3.5.4.2 Fecondazione nelle piante a seme	106

3.5.5	Compatibilità riproduttiva	106
3.5.6	Sistemi di accoppiamento	108
3.6.	Riproduzione sessuale uniparentale	110
3.6.1.	Autofecondazione	110
3.6.2.	Partenogenesi	111
3.6.2.1	Partenogenesi telitoca	112
3.6.2.2	Partenogenesi arrenotoca e pseudoarrenotocìa	113
3.6.2.3	Partenogenesi geografica	115
3.6.2.4	Partenogenesi accidentale	116
3.6.2.5	Pedogenesi	116
3.6.2.6	Partenogenesi ciclica	117
3.6.2.7	Ibridi e partenogenesi	117
3.6.2.8	Partenogenesi di origine infettiva	118
3.6.2.9	Partenogenesi nelle piante	118
3.6.3	Ginogenesi	121
3.6.4	Androgenesi	122
3.6.5	Ibridogenesi	123

Capitolo 4 Investimento parentale nella riproduzione sessuale 125

4.1	Un primo sguardo ai costi dell'investimento parentale	126
4.1.1	Costi della riproduzione negli animali	126
4.1.2	Costi della riproduzione nelle piante a seme	127
4.2	Fecondità	128
4.2.1	Misure di fecondità	128
4.2.2	Strategie riproduttive r e k	131
4.3	Distribuzione temporale dello sforzo riproduttivo	133
4.4	Investimento nello sviluppo dell'uovo e dell'embrione negli animali	136
4.4.1	Oviparità	138
4.4.2	Viviparità e incubazione	139
4.4.3	Lecitotrofia	142
4.4.4	Matrotrofia	144
4.5	Cure parentali negli animali	146
4.6	Investimento nello sviluppo del gametofito e dello sporofito nelle piante	148
4.6.1	Sviluppo del gametofito	148
4.6.2	Sviluppo dello sporofito	149
4.6.3	Sviluppo del seme e del frutto	150



Capitolo 5 Genetica e citogenetica della riproduzione 153

5.1 Riproduzione asessuale	154
5.1.1 Variazione genetica dovuta a nuove mutazioni	156
5.1.1.1 Mutazioni prodotte da errori nella replicazione del DNA	156
5.1.1.2 Mutazioni di altra origine	156
5.1.1.3 Mutazioni e mosaicismo	156
5.1.2 Variazione genetica dovuta a ricombinazione	157
5.1.3 Variazione genetica dovuta a segregazione stocastica	158
5.1.3.1 Segregazione casuale dei plasmidi nella cellula procariote	159
5.1.3.2 Segregazione mitotica negli organelli citoplasmatici	159
5.1.3.3 Amitosi nei ciliati	162
5.1.4 Variazione epigenetica	162
5.1.5 Meccanismi non convenzionali di divisione cellulare negli eucarioti	163
5.1.5.1 Divisione di cellule multinucleate	163
5.1.5.2 Varianti della mitosi	163
5.1.6 Episodi intermittenti di riproduzione sessuale	164
5.2 Riproduzione sessuale e sessualità	164
5.2.1 Sessualità nei procarioti	165
5.2.1.1 Meccanismi di scambio genetico nei procarioti	166
5.2.1.2 Aspetti quantitativi dello scambio genetico nei procarioti	168
5.2.2 Aspetti generali della riproduzione sessuale negli eucarioti	168
5.2.2.1 Sinossi delle fonti di variazione genetica	169
5.2.2.2 Assortimento indipendente di cromosomi e cromatidi	170
5.2.2.3 Ricombinazione in senso stretto	172
5.2.2.4 Singamia	176
5.2.3 Genetica della trasmissione ereditaria attraverso le diverse modalità di riproduzione sessuale	177
5.2.3.1 Anfigonia	177
5.2.3.2 Autofecondazione	179
5.2.3.3 Partenogenesi	181
5.2.3.4 Ginogenesi e pseudogamia	187
5.2.3.5 Ibridogenesi	188
5.2.3.6 Perdita del genoma paterno	190
5.2.3.7 Androgenesi	190
5.2.4 Sexual leakage	191
5.2.5 Casi particolari di sessualità negli eucarioti	191
5.2.5.1 Coniugazione nei ciliati	191
5.2.5.2 Ciclo parasessuale nei funghi	193
5.2.5.3 Chimerismo	194



Capitolo 6 Determinazione del sesso e del tipo coniugativo 195

6.1 Sistemi genetici di determinazione del sesso	199
6.1.1 Sistemi cromosomici di determinazione del sesso	199
6.1.1.1 Sistemi XY e ZW	202
6.1.1.2 Sistemi XO e ZO	204
6.1.1.3 Sistema UV	205
6.1.1.4 Sistemi con eterocromosomi multipli	205
6.1.1.5 Sistemi cromosomici diversamente aberranti	207
6.1.1.6 Compensazione del dosaggio	208
6.1.2 Sistemi genici di determinazione del sesso	210
6.1.3 Sistema aploidiploide	211
6.2 Determinazione ambientale del sesso	213
6.2.1 Determinazione del sesso dipendente dalla temperatura	213
6.2.2 Determinazione del sesso attraverso interazione con conspecifici	215
6.2.3 Altri sistemi di determinazione ambientale del sesso	216
6.3 Determinazione materna del sesso	218
6.4 Sistemi misti di determinazione del sesso e determinazione casuale del sesso	219
6.5 Cenni sul differenziamento sessuale	220
6.6 Tipi coniugativi	222

Capitolo 7 La riproduzione, gruppo per gruppo 225

7.1 Protisti (eucarioti unicellulari)	225
7.1.1 Foraminiferi	226
7.1.2 Apicomplexi (sporozoi)	226
7.1.3 Dinoflagellati (dinoficee)	228
7.1.4 Ciliati	228
7.1.5 Diatomee	230
7.1.6 Xantoficee	231
7.1.7 Ipermastigini	231
7.1.8 Coanoflagellati	231
7.1.9 Micetozoi	231
7.2 Alghe brune (feoficee)	233
7.3 Alghe rosse (rodoficee)	234
7.4 Piante verdi (viridiplante)	235
7.4.1 Alghe verdi	235
7.4.2 Briofite	240
7.4.3 Pteridofite	241
7.4.4 Gimnosperme	243
7.4.5 Angiosperme	245

7.5 Funghi	248
7.5.1 Chitridiomyceti	249
7.5.2 Zigomiceti	249
7.5.3 Glomeromiceti	250
7.5.4 Ascomyceti	250
7.5.5 Basidiomiceti	251
7.5.6 Licheni	253
7.5.7 Microsporidi	253
7.6 Metazoi	254
7.6.1 Poriferi	254
7.6.2 Cnidari	254
7.6.3 Ctenofori	256
7.6.4 Placozoi, ortonettidi, diciemidi	256
7.6.5 Acelomorfi	257
7.6.6 Gastrotrichi	257
7.6.7 Gnatostomulidi e micrognatozoi	257
7.6.8 Sindermi	258
7.6.9 Platelminti (rabbidofori e catenulidi)	259
7.6.10 Ciclofori	260
7.6.11 Entoprotti	260
7.6.12 Nemertini	260
7.6.13 Briozoi, foronidei, brachiopodi	260
7.6.14 Molluschi	261
7.6.15 Anellidi (inclusi pogonofori, sipunculi ed echiuri)	262
7.6.16 Tardigradi e onicofori	264
7.6.17 Nematomorfi, priapulidi, loriciferi e chinorinchi	265
7.6.18 Nematodi	265
7.6.19 Artropodi	265
7.6.20 Chetognati	269
7.6.21 Echinodermi	269
7.6.22 Emicordati	270
7.6.23 Cefalocordati	270
7.6.24 Tunicati	270
7.6.25 Cranioti (vertebrati)	271
Coda	273
Bibliografia	275
Appendice – Classificazione dei viventi	291
Crediti delle figure	297
Indice dei taxa	299
Indice degli argomenti	315

Introduzione

Una gatta mette al mondo i suoi cuccioli, due lombrichi si accoppiano scambiandosi spermatozoi, un'ape porta il polline raccolto dagli stami di un ranuncolo sui pistilli di un altro ranuncolo. Scene diverse da uno stesso fenomeno biologico, la riproduzione.

La riproduzione è l'argomento di questo libro. In apparenza, sembra trattarsi di un argomento di studio ben definito, che comprende tutto ciò che riguarda i modi, i tempi e i meccanismi attraverso i quali gli esseri viventi producono la loro discendenza. Abbiamo tutti un'idea intuitiva di cosa sia la riproduzione, ma questa è probabilmente basata su osservazioni quotidiane in organismi a noi familiari. In effetti, allargando lo sguardo sulla riproduzione a organismi meno consueti, fino a comprendere l'intero mondo dei viventi, si arriva a un punto in cui i confini dei fenomeni riproduttivi diventano sempre meno distinti e infine sfumano in altri aspetti della biologia degli organismi. Se pensiamo di avere una chiara idea del confine tra il processo riproduttivo e i processi di crescita guardando all'uomo o alla giraffa, la distinzione tra i due processi diventa più difficile da stabilire per una pianta di fragola o per un anellide marino. Se ci pare di poter stabilire con ragionevole chiarezza chi è l'individuo che si riproduce nel caso dell'aquila o della zanzara, i confini dell'individuo sono più difficili da decretare quando ci troviamo di fronte a un corallo. E l'osservazione di un nido di formiche non ci rassicurerà certo nella nostra convinzione di poter sempre facilmente distinguere tra la riproduzione di un individuo e quella di una società.

Queste difficoltà sono ineliminabili, e lavorare a colpi di definizione è un esercizio di arbitrio tassonomico. Certo, non se ne può fare a meno se si vuole comunicare, ma i confini che di volta in volta stabiliamo tra i processi naturali oggetto del nostro studio non corrisponderanno sempre e necessariamente a un "confine naturale" che vorremmo emergesse in modo non equivoco dalla biologia degli organismi che studiamo. La soluzione non potrà che essere un approccio pragmatico. Le definizioni servono e aiutano, ma funzionano in ambiti definiti, oltre i quali possono essere più di impaccio che di aiuto. Dobbiamo rassegnarci. Così è la vita.

Problemi di confini, e di definizioni, ne incontreremo molti nel nostro cammino, proprio perché questo libro si occupa dei fenomeni riproduttivi di tutti i viventi: della scissione binaria di un'alga unicellulare, dello stolone di una sequoia che si separa dalla pianta madre, dell'accoppiamento tra due canguri, della produzione di spore da parte di un fungo porcino, dell'incontro tra il polline di un cardo e l'ovulo di un suo conspecifico. Cercheremo di presentare tutti questi fenomeni usando un linguaggio comune per tutti i viventi, per lo meno in quelli che sono gli aspetti più generali della loro biologia riproduttiva. Questo non è sempre facile, perché nella letteratura specialistica relativa ai diversi gruppi i fenomeni riproduttivi sono descritti usando linguaggi e chiavi di lettura solo marginalmente congruenti.

Ecco allora le principali scelte che abbiamo operato nello stabilire i confini di questo libro e la sua struttura.

La prima e più fondamentale scelta è stata quella di limitarci alla presentazione di una "fenomenologia della riproduzione". La discussione sul valore adattativo delle diverse modalità o strategie riproduttive e i possibili scenari della loro evoluzione, nonché il vastissimo tema della selezione sessuale sono argomenti di grandissimo interesse, ma abbiamo dovuto lasciarli fuori, perché da soli formerebbero benissimo il soggetto di un altro libro. Per questi argomenti verranno forniti consigli di lettura.

Una seconda, ineludibile questione di fondo per un libro sulla riproduzione dei viventi è decidere chi siano i viventi. Cercare di rispondere a questa domanda porterebbe a scrivere un libro ben diverso da questo e abbiamo pertanto operato una scelta in linea con l'approccio pragmatico anticipato poco sopra. Sebbene la riproduzione possa accomunare sistemi materiali di diverso tipo, qui tratteremo solo dei *viventi in senso stretto*, ovvero di viventi cellulari, cioè di sistemi biologici costituiti da una o più cellule.

Rimangono quindi esclusi virus, proteine prioniche ed elementi genetici trasponibili. Alla loro riproduzione dedicheremo solo qualche cenno occasionale, quando rilevante in rapporto ai fenomeni riproduttivi dei viventi in senso stretto.

Ci sono, poi, molti modi possibili di classificare le diverse modalità riproduttive. E ci sono molti criteri diversi, tutti egualmente giustificabili, per dare un determinato peso relativo a ciascuno dei molti argomenti in cui si articola la materia. È bene quindi premettere che daremo un certo risalto a quegli aspetti della riproduzione che hanno ricadute apprezzabili sui processi evolutivi. Per esempio, l'associazione tra il sistema genetico e il sistema riproduttivo di un organismo determina la quantità e la struttura della variazione individuale che si produce a ogni generazione e questa, a sua volta, costituisce la materia prima su cui si esercitano la selezione naturale e altri meccanismi di cambiamento evolutivo. Senza dubbio, il tema della riproduzione si apre verso una quantità enorme di altri temi biologici, dall'ecologia alle applicazioni in medicina, agraria e zootecnia, ma dovremo lasciare queste chiavi di lettura ad altre trattazioni.

Altri aspetti della delimitazione della materia dipendono invece dal gruppo tassonomico considerato. L'intero ciclo vitale di un vivente può essere visto come un insieme di processi che concorrono alla produzione, più o meno fedele, di sue copie. Non c'è aspetto della vita di un organismo che non sia legato alla riproduzione, direttamente o indirettamente. Tradizionalmente, però, con l'espressione *strategie riproduttive* (o *modalità riproduttive*) ci si riferisce solo ad alcuni aspetti della genetica (per esempio, i cromosomi sessuali), dell'anatomia (per esempio, gli organi riproduttori), della fisiologia (per esempio, gli ormoni sessuali), della struttura del ciclo vitale (per esempio, le fasi riproduttive), del comportamento (per esempio, le esibizioni di corteggiamento) che sembrano più direttamente coinvolti nella riproduzione. Questi aspetti variano moltissimo da specie a specie. Non sorprende, quindi, che all'interno dei testi di biologia sistematica, nelle sezioni dedicate alla riproduzione di ciascun gruppo di organismi, si trovino contenuti molto diversi. Ad esempio, la forma del fiore per le piante, l'origine dei gonodotti per gli anellidi, il tipo di comunicazione chimica tra partner per gli insetti, le strategie di corteggiamento per gli uccelli e la durata della gestazione per i mammiferi. Anche qui non potremmo sottrarci a questi vincoli e a causa della specificità di alcuni aspetti abbiamo dovuto tralasciare argomenti importanti. Dedichiamo solo dei cenni, per esempio, a molti argomenti dell'etologia dei vertebrati, come il corteggiamento e le cure parentali, o alla fisiologia della produzione dei semi e dei frutti nelle piante. Anche per questi argomenti verranno forniti consigli di lettura.

Un'ultima nota riguarda la tassonomia. Per una trattazione ad ampio spettro tassonomico è stato necessario adottare uno schema classificatorio per quanto possibile aggiornato, ma allo stesso tempo ragionevolmente consolidato e condiviso. Per comodità di esposizione, non tutti i raggruppamenti tassonomici di cui tratteremo sono rigorosamente monofiletici. Tra i gruppi parafiletici o polifiletici più comuni che menzioneremo vi sono i procarioti (eubatteri e archei), i protisti (eucarioti unicellulari), i policheti (raggruppamento polifiletico di anellidi), i crostacei (artropodi mandibolati non insetti), i rettili (nel senso che esclude gli uccelli), le alghe (protisti fotoautotrofi, rodofite, feofite, clorofite e altri gruppi minori), le briofite (embriofite non tracheofite), le pteridofite (tracheofite non spermatofite), le gimnosperme (spermatofite non angiosperme) e le piante in senso lato (alghe di vari gruppi ed embriofite). L'appendice alla fine del libro mostra l'inquadramento filogenetico e tassonomico dei taxa citati nel testo.

Ecco, infine, una traccia del modo in cui abbiamo articolato la trattazione.

Nel Capitolo 1 introduciamo alcuni concetti fondamentali, partendo da una prima definizione di riproduzione che nel corso del libro si arricchirà di precisazioni, e dalla tradizionale distinzione fra riproduzione sessuale e asessuale. Affronteremo quindi i problemi, delicati anche se la discussione si limita alla sola sfera dei fenomeni, senza varcare i limiti della filosofia, che riguardano la nozione di individuo biologico e quelle, a essa in vario modo correlate, di generazione e di ciclo vitale. Parlando di individuo, dovremo

affrontare anche il rapporto, non sempre chiaramente definito, fra i processi di sviluppo, in particolare quelli relativi alla rigenerazione, e i fenomeni riproduttivi.

Nel Capitolo 2 ci occuperemo dei rapporti fra riproduzione e ciclo vitale. Affronteremo innanzitutto l'alternanza di fasi nucleari (spesso, ma non sempre, rispettivamente aploide e diploide) nell'ambito del ciclo vitale, per considerare poi l'alternanza fra generazioni sessuali e asessuali (cicli metagenetici), anfigoniche e partenogenetiche (cicli eterogonici), gonocoriche ed ermafrodite (cicli eterogenici), solitarie e coloniali, unicellulari e pluricellulari, per concludere con un cenno all'alternanza di generazioni dipendente da polifenismo stagionale e ai diversi modi in cui fasi riproduttive diverse possono distribuirsi entro una stessa generazione.

Il Capitolo 3 è dedicato alla storia naturale della riproduzione. Una prima sezione, relativa alla riproduzione asessuale, affronta le diverse forme di divisione cellulare negli unicellulari, procarioti ed eucarioti. Un breve intermezzo introduce la nozione (anch'essa per alcuni aspetti problematica) di sessualità e descrive fenomeni di sessualità disgiunti dai processi riproduttivi, sia in procarioti che in eucarioti unicellulari. Si passa quindi a caratterizzare i tipi principali di riproduzione sessuale (gametogamia, gamontogamia, autogamia), a precisare la distinzione fra sessi e tipi coniugativi e a descrivere le diverse modalità secondo le quali i ruoli sessuali possono distribuirsi all'interno della popolazione. Brevi paragrafi sono dedicati ai caratteri sessuali secondari e alle condizioni "anomale" di aneuploidia, ginandromorfismo e intersessualità. L'attenzione si sposta successivamente sugli organi riproduttivi dei metazoi e sui loro annessi e sulla morfologia di uova e spermatozoi, per passare quindi agli organi riproduttivi delle piante e alla morfologia dei loro gameti. Infine, viene descritto il destino dei gameti, sia nella tipica riproduzione biparentale, con particolare riguardo ai relativi contesti ecologici, sia nella riproduzione sessuale uniparentale (per autofecondazione, partenogenesi, ginogenesi, androgenesi e ibridogenesi).

Il breve Capitolo 4 affronta il tema dell'investimento nella riproduzione da parte degli organismi, considerando innanzitutto il destino e la cura dei prodotti della riproduzione, dall'alternativa fra oviparità e viviparità fino a un breve cenno alle eventuali cure parentali prestate alla discendenza dall'uno o dall'altro genitore, o da entrambi. Vengono poi considerati alcuni aspetti energetici e metabolici della riproduzione, in particolare la vitellogenesi negli animali e la formazione dell'endosperma nelle piante a fiore, per concludere con un cenno alle diverse strategie di investimento parentale, fra cui i diversi tassi di fecondità, riferiti ai rispettivi contesti ambientali.

Il Capitolo 5 tratta della genetica e citogenetica della riproduzione, iniziando ancora una volta dalla riproduzione asessuale. In proposito, si discute della variazione genetica dovuta a nuove mutazioni, a ricombinazione, a segregazione stocastica o a cause epigenetiche. Passando poi alla riproduzione sessuale, si parla dei meccanismi di scambio genetico nei procarioti, per affrontare quindi più in dettaglio la riproduzione sessuale degli eucarioti. Vengono innanzitutto discusse le diverse fonti di variazione genetica (assortimento indipendente di cromosomi e cromatidi, crossing over e conversione genica alla meiosi, singamia), per affrontare quindi la genetica della trasmissione ereditaria attraverso le diverse modalità di riproduzione sessuale (anfigonia, autofecondazione, partenogenesi meiotica e ameiotica, ginogenesi, ibridogenesi, androgenesi). Gli ultimi paragrafi del capitolo sono dedicati al *sexual leakage* e ad alcuni casi particolari di sessualità negli eucarioti (la coniugazione nei ciliati, il ciclo parasessuale nei funghi e il chimerismo).

Nel Capitolo 6 trattiamo la determinazione del sesso e del tipo coniugativo, considerando sia i sistemi cromosomici o genici di determinazione del sesso, sia quelli dipendenti da fattori ambientali come la temperatura o le interazioni con individui conspecifici, per finire con i casi di determinazione materna del sesso e quella dipendente da sistemi misti. Dedichiamo solo brevi cenni al differenziamento sessua-

le – uno dei temi per i quali, come sopra precisato, rinviamo ad altre opere – per concludere con i tipi coniugativi di funghi e ciliati.

Il Capitolo 7, infine, presenta una rassegna, articolata in linea di massima per phyla, dei fenomeni riproduttivi quali si presentano nei diversi gruppi.

Diversi colleghi hanno contribuito in modo significativo alla realizzazione di quest'opera. Desideriamo ringraziare Ferdinando Boero, Diego Fontaneto, Adriana Giangrande, Marta Mariotti, Pietro Omodeo, Valerio Scali ed Emanuele Serrelli, che hanno rivisto uno o più capitoli del libro e fornito utili consigli per migliorarlo, non necessariamente condividendo le nostre scelte o il nostro punto di vista, nonché Giorgio Bertorelle, Roberto Carrer, Andrea Di Nisio, Carlo Foresta, Andrea Pilastro, Irene Stefanini e Antonio Todaro, che hanno fornito informazioni o aiuto su specifiche questioni.

1

Concetti introduttivi



- 1.1 Una prima definizione di riproduzione
- 1.2 Riproduzione asessuale e sessuale
- 1.3 Generazione, ciclo vitale, sviluppo
- 1.4 Riproduzione e individualità
- 1.5 Riproduzione e senescenza
- 1.6 Confini difficili

Da quando gli esseri viventi si sono formati a partire dai composti inorganici di un pianeta primordiale, più di tre miliardi e mezzo di anni fa, una moltitudine sterminata di organismi si è succeduta attraverso la riproduzione di organismi preesistenti. Il ricambio generazionale attraverso la riproduzione è un elemento imprescindibile della continuità della vita. Non a caso, la capacità di riprodursi è considerata una delle proprietà più importanti che caratterizzano i sistemi viventi, che in questo modo generano altri sistemi materiali in qualche modo simili a loro stessi. Ma andiamo con ordine.

I viventi sono sistemi materiali dotati di un grado di persistenza fisica relativamente modesta, se confrontati con sistemi materiali appartenenti ai domini delle rocce e dei minerali, e la loro esistenza è così affidata a una qualche capacità di “rinnovamento” attraverso il tempo. Le piante che ricoprono le pendici del monte Antelao, sulle Dolomiti bellunesi, non sono le stesse che ne ricoprivano le pendici anche solo 1000 anni fa, non sono gli stessi individui. Per inciso, anche gli individui di quest’anno (2017) che erano già presenti l’anno scorso (2016) sono “gli stessi” solo in parte, essendo stati soggetti a un notevole flusso di materia attraverso crescita e metabolismo, che ne ha modificato profondamente la costituzione a livello molecolare. L’Antelao, invece, mantiene una sua identità da milioni di anni, perché formato dagli stessi atomi (principalmente calcio, carbonio, idrogeno, ossigeno e magnesio) che in altissima misura si mantengono nelle stesse relazioni spaziali, essendo percentualmente trascurabili i movimenti di blocchi di rocce lungo le faglie e i fenomeni di erosione e trasporto superficiale.

I sistemi viventi sopperiscono alla scarsa capacità di persistenza con un’alta capacità di rinnovamento, ma come si realizza questo “processo di rinnovamento”? La risposta sembra semplice: attraverso la riproduzione! Un pino, prima di scomparire come sistema materiale, genera altri pini, e la pineta permane, almeno per un po’, certamente per un tempo più lungo della permanenza del singolo pino. Tuttavia, per quanto in apparenza non vi sia nulla di controverso o di problematico nel concetto di riproduzione, la diversità dei viventi rende in effetti difficile una definizione universale di tale processo e la sua circoscrizione rispetto ad altri processi biologici, solo in apparenza completamente distinti. Il filosofo della biologia Peter Godfrey-Smith non ha esitazioni ad affermare che “l’idea di riproduzione è circondata da incertezze e casi destabilizzanti” (2009, p. 69).

Un’esplorazione ragionata dei processi riproduttivi e delle loro interazioni con altri processi biologici è l’argomento dell’intero libro, mentre l’obiettivo di questo capitolo è solo quello di equipaggiarci con alcuni strumenti concettuali che saranno necessari lungo il nostro viaggio. Lo faremo partendo da alcune definizioni che serviranno a sgomberare il cam-

po da possibili ambiguità e che al tempo stesso introdurranno un linguaggio comune utile all'approccio comparativo, ad ampio spettro tassonomico, che abbiamo inteso adottare in questo libro. L'intento di queste definizioni non è quindi quello di disciplinare attraverso arbitrarie risoluzioni una materia controversa, bensì quello di creare i necessari presupposti per avviare l'esplorazione dei fenomeni biologici che ci proponiamo di intraprendere. Più avanti nel libro, queste definizioni potranno trovare la loro giustificazione o essere ulteriormente precisate.

1.1 Una prima definizione di riproduzione

Come punto di partenza possiamo provare ad abbozzare un concetto di riproduzione informale, o intuitivo, vicino al senso comune della parola. Questo concetto intuitivo si è formato nel corso della storia umana sulla base di conoscenze sul ciclo vitale dell'uomo e su quelli di piante e animali a noi più familiari, conoscenze che hanno radici pre-scientifiche.

Nell'ambito della biologia, la **riproduzione** è spesso definita come il *processo attraverso il quale, da individui preesistenti, vengono prodotti nuovi individui*. Questa definizione, molto sintetica, lascia nell'ombra alcuni assunti che, sempre nel senso comune, sono dati per scontati, ovvero che questi “nuovi individui” i) vengano materialmente generati da porzioni del corpo di individui preesistenti, che assumono così il ruolo di *genitori*, e che ii) siano individui in qualche modo qualificabili come entità dello stesso “tipo” dei genitori. Questa semplice definizione, con le annesse specificazioni, permette di delimitare questo processo rispetto ad altri tipi di produzione di materiale biologico (o di origine biologica) che non vorremmo contare come riproduzione, come i) la crescita corporea di uno stesso individuo, ii) la produzione di prodotti di rifiuto da parte di un organismo, per esempio derivanti dal metabolismo, iii) la secrezione di sostanza organica da parte di un organismo, volta per esempio alla costruzione nidi o rifugi, e iv) l'emergenza di nuovi individui direttamente dal mondo abiotico, la cosiddetta *generazione spontanea* (Figura 1.1, Scheda 1.1).

Al concetto di riproduzione sembrano concorrere due idee principali. Una è l'aggiunta di “nuovi individui” alla collezione di quelli già esistenti. In questa accezione “demografica” della riproduzione, “nuovo” va inteso come *quantitativamente in aggiunta alle entità già esistenti*. La seconda, è l'idea della produzione di “individui nuovi”, rispetto a quelli già esistenti. In questa seconda accezione, “nuovo” va inteso come *qualitativamente diverso rispetto ai tipi preesistenti*. Questi due concetti fanno capo a due diverse accezioni dell'idea di rinnovamento in una popolazione. Secondo il concetto demografico, l'idea è quella di rimpiazzare gli individui che inevitabilmente periscono, ed eventualmente di incrementare la numerosità della popolazione. Secondo il concetto di innovazione, l'idea è quella di porre in essere “qualche cosa di nuovo sotto il sole”. Questi due significati distinti della riproduzione si trovano riuniti in alcune forme di riproduzione, come nelle forme più comuni di riproduzione sessuale, ma non in tutte. Come vedremo nel prossimo Paragrafo, alcune forme di riproduzione consistono solo in un processo di rinnovamento in senso demografico, mentre l'innovazione, comunque ricorrente all'interno della specie, non è esclusivamente associata alla riproduzione.

Questa definizione molto generale di riproduzione non punta a una determinazione ontologica del concetto di riproduzione, ovvero, a stabilire cosa sia la riproduzione per sé, ma piuttosto a fornire una definizione che risulti adeguata a descrivere e a circoscrivere questo fenomeno in termini applicabili a tutti gli organismi viventi.



Figura 1.1 Frontespizio dell'opera di Francesco Redi (1688) che confuta la generazione spontanea negli insetti.

SCHEDA 1.1

Generazione spontanea

Nelle sue storiche *Exercitationes de generatione animalium* del 1651, William Harvey (1578-1657) fissava un fondamentale confine fra il mondo dei viventi e il resto della natura, affermando un fondamentale principio basato proprio sul fenomeno della riproduzione: *omnia ex ovo*, tutti i viventi nascono da un uovo. Con questa espressione, Harvey prendeva nettamente le distanze da una lunga tradizione, ancora viva ai suoi giorni, che ammetteva invece la possibilità di una *generazione spontanea*, cioè della formazione di forme viventi, almeno fra le più semplici, direttamente dalla materia inanimata, in particolare dal fango o da materiali organici in putrefazione. Pochi anni prima, il suo coetaneo fiammingo Jean Baptiste van Helmont (1577-1644) era giunto ad affermare che da una camicia sporca chiusa in un recipiente assieme a qualche chicco di frumento potevano nascere dei topi mentre, in condizioni più naturali, era dal fango degli stagni che nascevano le rane. Fino ad allora, si riteneva dunque che i confini fra l'inanimato e l'animato potessero essere facilmente valicati. Nella seconda metà del Cinquecento, l'enciclopedico studioso bolognese Ulisse Aldrovandi (1522-1605) aveva osservato come i grossi mosconi partoriscono 'vermi' sulla carne, ma non per questo era arrivato a negare la possibilità di una generazione spontanea. Ambiguo, al riguardo, era stato anche il filosofo Pierre Gassendi (1592-1655), che riconosceva che i vermi che si trovano nella polpa dei frutti derivano da uova deposte sui fiori da qualche insetto, ma non rinunciava alla vecchia favola, che troviamo anche nelle *Georgiche* di Virgilio (70-19 a. C.), secondo cui le api si generano dal sangue putrefatto dei tori.

Rifiutata la generazione spontanea, William Harvey distingueva tre possibili modalità riproduttive: ovipara, vivipara e vermipara. Quest'ultima starebbe a indicare la possibilità, da parte di un animale, di dare origine a vermi, cioè a forme animali diverse da sé: esisterebbe dunque un qualche tipo di *generazione equivoca*, nel senso che questa dà origine a figli dissimili dai genitori. Per mezzo delle loro galle, per esempio, alcune piante sarebbero capaci di generare dei piccoli insetti: ne era convinto anche Francesco Redi (1626-1697), lo stesso studioso che con i suoi esperimenti inferse un colpo mortale alla dottrina della generazione spontanea.

Redi impostò e realizzò un vero e proprio programma sperimentale inteso a verificare se *ogni fracidume di cadavere corrotto, ed ogni sozzura di qualsiasi altra cosa putrefatta, ingenera i vermini e gli produce*.

Redi mise in contenitori ben chiusi dei pezzi di carne o piccoli animali morti. Osservò i 'vermi' (larve) che si sviluppavano sul materiale in putrefazione e vide che questi, giunti al massimo accrescimento, si trasformavano in una sorta di uova (pupe) che, a seconda dei casi, prendevano un colore rosso oppure nero. Da queste 'uova', prelevate e isolate in recipienti di vetro, in capo a 1-2 settimane uscivano delle mosche di color verde oppure grossi mosconi neri. Redi a questo punto cominciò a sospettare che i 'vermi' derivassero non dalla carne, ma da mosche simili a quelle in cui essi stessi si trasformano.

Allestì pertanto due gruppi di recipienti: quelli del primo gruppo furono tappati con carta e spago subito dopo avervi inserito un pezzo di carne o un animaletto morto, mentre quelli del secondo gruppo, in cui venivano egualmente posti animaletti o pezzi di carne, venivano tenuti aperti. In conformità con le attese, nei recipienti del secondo tipo, accessibili alle visite da parte delle mosche, si sviluppavano i "vermi", mentre non ne compariva uno solo nei recipienti tappati. Ma vi era ancora un'eventualità da considerare: forse, nei recipienti chiusi i "vermi" non si erano sviluppati per mancanza d'aria e non per la mancata visita da parte di mosche e mosconi. Redi allestì pertanto un'ulteriore serie di esperienze, in cui ai recipienti aperti veniva contrapposta una serie di vasi chiusi soltanto da un tessuto leggerissimo che lasciava passare l'aria, ma non un insetto. Queste esperienze confermarono, ancora una volta, la sua ipotesi: nei recipienti chiusi con il velo, infatti, non compariva mai alcun verme, mentre mosche e mosconi, attirati dall'odore della carne che marciva, si posavano spesso sul velo, deponendovi uova e larve, che non riuscivano però a penetrare nel recipiente. Di qui la conclusione di Redi: *Non invermina adunque, per quanto ho referito, animale alcuno che morto sia*.

Sulla questione della generazione spontanea, però, non era stata ancora pronunciata l'ultima parola. Quanto meno, rimanevano incertezze sul fatto che in tal modo prendessero vita i più piccoli organismi che il microscopio veniva rivelando. Il problema dovrà essere nuovamente affrontato da Lazzaro Spallanzani e ancora più tardi da Pasteur, fino alla completa dimostrazione che tutte le forme di vita oggi esistenti si generano sempre e soltanto da altri organismi a loro simili.

Attorno alla metà del Settecento, John Turberville Needham (1713-1781) aveva mostrato che in infusioni bollite e conservate in recipienti ermeticamente chiusi possono ancora svilupparsi minuscoli organismi ('animalculi') di vario tipo, un risultato che sembrava suggerire una residua validità della dottrina della generazione spontanea. Per Lazzaro Spallanzani (1729-1799), tuttavia, queste esperienze erano più che sospette. Egli replicò pertanto le esperienze del suo avversario, dimostrando che basta un semplice riscaldamento delle infusioni conservate in recipienti ben chiusi, perché in esse non si formino più animalculi. Questi, dunque, non prendono origine da atomi o molecole organiche presenti ovunque, ma solo da 'uova' o 'semi', cioè da specifici primordi animati, presenti nell'aria.

Nel 1810 il birraio Nicolas Appert (1752-1841) introdusse la pratica di sterilizzare in un bagno caldo i recipienti in cui sono state introdotte le sostanze alimentari da conservare, già chiusi e contenenti la minima quantità d'aria possibile. Per questo, una apposita commissione insediata dal Ministero dell'Interno dell'Impero francese attribuì ad Appert un premio di 12.000 franchi, ma Louis-Joseph Gay-Lussac (1778-1850), membro di quella commissione ministeriale, pur riconoscendo la validità del metodo di Appert, riteneva che non fosse il calore

a uccidere i germi della putrefazione, bensì l'assenza di ossigeno. Occorre attendere il 1836 perché Franz Schulze (1815-1873) pubblichi i risultati dei suoi esperimenti, che dimostrano come la presenza o assenza d'aria non influenzi la crescita degli animalculi delle infusioni.

Ancora nel 1859 Felix-Archimède Pouchet (1800-1872) pubblicava un libro dal titolo *Hétérogénéité ou traité de la génération spontanée*, la cui comparsa stimolò

l'Académie des Sciences a bandire, il 30 gennaio 1860, un concorso sull'argomento. Il premio sarà vinto nel 1862 da Pasteur (1822-1895), per la sua dimostrazione che l'aria è piena di 'corpuscoli organizzati' e che i liquidi preventivamente sterilizzati non si contaminano se vengono a contatto, a temperatura ambiente, con aria che a sua volta sia stata sterilizzata.



Vi sono sistemi materiali non biologici (per esempio, informazione digitale) e sistemi biologici a un livello diverso da quello dell'organismo (per esempio, sue parti, come sequenze di DNA, oppure aggregazioni di organismi, come le società) per i quali la definizione che abbiamo dato non si applica o risulta inappropriata (Figura 1.2, Scheda 1.2).

Questa prima definizione di riproduzione, corredata da qualche ulteriore precisazione fornita più avanti in questo capitolo, ci accompagnerà nella nostra esplorazione dei fenomeni della generazione nei viventi. Ritorreremo, più informati, sul concetto di riproduzione alla fine di questo libro.

Figura 1.2 Alcune sequenze di DNA, note come trasposoni, sono in grado di riprodursi alla stregua degli organismi viventi, sebbene con meccanismi diversi. Nella foto, gli effetti della propagazione di queste sequenze sul colore delle cariossidi di un'infiorescenza ("pannocchia") di mais.

SCHEDA 1.2

Altre riproduzioni

Esistono sistemi materiali che non sono considerati organismi viventi, o che non si qualificano come sistemi viventi cellulari, tra i quali virus, proteine prioniche (*prioni*) e sequenze trasponibili di DNA (*trasposoni*), che possono riprodursi in modo diverso dagli organismi viventi. Un'importante differenza è che questi sistemi possono generare 'copie di sé' senza contribuire materialmente alla realizzazione della loro discendenza. In altre parole, il legame causale tra 'genitori' e 'figli' non passa attraverso la trasformazione di una parte del genitore nel figlio (Godfrey-Smith 2009).

Per esempio, nei retrovirus (come l'HIV) il materiale genetico consiste in una sequenza di RNA. Nell'infettare una cellula, il genoma di un'unità virale 'genitore' viene retrotrascritto nel DNA della cellula, mentre al tempo stesso induce quest'ultima a produrre proteine del capsido virale. La sequenza nucleotidica inserita nel genoma dell'ospite viene poi trascritta in molecole di RNA che costituiranno i genomi della generazione di unità virali 'figlie'. Né il materiale genetico, né il capsido della 'generazione filiale' provengono materialmente da molecole del genitore. Il virus genitore è causalmente responsabile della produzione di un nuove unità virali, ma senza contribuirvi con parti del sistema materiale che esso incarna.

In modo analogo, alcuni tipi di elementi genetici trasponibili, i *retrotrasposoni*, vengono da prima trascritti da DNA in RNA e successivamente l'RNA così prodotto viene retrotrascritto in una copia di DNA che si inserisce in una nuova posizione del genoma. Anche in questo caso, la sequenza di DNA dell'elemento di nuova inserzione non proviene materialmente dall'originaria sequenza genitrice.

I prioni sono particolari isomeri conformazionali di alcune glicoproteine in grado di convertire altre molecole della stessa proteina nella loro isoforma. In questo modo, i prioni possono indurre una reazione a catena che porta alla loro moltiplicazione in modo infettivo. I prioni inducono altre molecole (loro isomeri) ad assumere la loro stessa struttura terziaria e quaternaria (fanno copie di sé) senza trasferimento di materia. Alcuni prioni sono associati a condizioni patologiche del sistema nervoso dei mammiferi, per esempio, l'encefalopatia spongiforme bovina (BSE), anche nota come 'morbo della mucca pazza'.

La riproduzione di un sistema materiale può quindi consistere nell'induzione di un altro sistema a produrre (come nel caso di retrovirus e retrotrasposoni) o a trasformarsi (come nel caso delle proteine prioniche) in una copia di sé.

1.2 Riproduzione asexuale e sessuale

Le diverse modalità attraverso le quali i viventi si riproducono possono essere classificate sulla base di criteri che prendono in considerazione differenti tratti distintivi di questo processo. La classificazione tradizionalmente considerata la più basilare è quella che vede contrapporsi la *riproduzione asexuale* (o *vegetativa*) e la *riproduzione sessuale*. Questa distinzione si basa sul rapporto tra produzione di nuovi individui e la produzione di nuove varianti genetiche in una popolazione. Questo argomento sarà sviluppato in dettaglio nel Capitolo 5, ma è bene chiarire in anticipo concetti che incontreremo ripetutamente lungo l'intero libro. La natura asexuale o sessuale della riproduzione ha in effetti grande rilievo per la biologia di una specie, sia nelle relazioni tra l'organismo e l'ambiente, sia nei processi evolutivi che la vedono coinvolta. La distinzione tra riproduzione asexuale e sessuale si fonda sulla caratterizzazione dei cosiddetti *fenomeni sessuali*.

Sono definiti **fenomeni sessuali** (o di **sessualità**) i processi biologici attraverso i quali si creano nuove combinazioni di materiale genetico a partire da sorgenti differenti. Si tratta di fenomeni di riassortimento genetico che possono o meno essere associati alla riproduzione. Essi comprendono l'unione di genomi di diversa origine (per esempio, da due diversi individui, attraverso l'unione di due gameti o il trasferimento orizzontale di geni) e la ricombinazione genica in senso lato (per esempio, quella che si realizza durante la meiosi negli eucarioti) (Capitolo 5). Il fenomeno del *trasferimento orizzontale di geni* (HGT, *Horizontal Gene Transfer*, o anche LGT, *Lateral Gene Transfer*), cioè la trasmissione non genealogica (*non verticale*) di materiale genetico da un organismo a un altro, è estremamente diffuso tra i procarioti, ma è stato descritto anche per molti eucarioti, spesso in relazione a fenomeni di endosimbiosi (Figura 1.3). I fenomeni sessuali si distinguono così, almeno in linea di principio, dai processi di cambiamento dell'informazione genetica che avvengono in un singolo individuo senza apporto di DNA esogeno, come la mutazione genica e cromosomica e la trasposizione genica. Fenomeni sessuali, associati o meno alla riproduzione, interessano praticamente tutti i grandi taxa dei viventi.

La **riproduzione asexuale** è una forma di riproduzione *uniparentale* (ovvero, da un singolo genitore) che non coinvolge fenomeni di tipo sessuale o di derivazione da fenomeni sessuali, come la produzione di gameti. Nella generazione di un nuovo individuo sono quindi assenti il mescolamento di genomi diversi e fenomeni di ricombinazione genetica attraverso meiosi e singamia, tipici della riproduzione sessuale. In prima approssimazione, la riproduzione asexuale genera individui geneticamente identici tra loro e identici al genitore, a formare dei *cloni*, e pertanto viene anche detta *riproduzione clonale*. Tuttavia, la riproduzione asexuale può avere in certi casi un esito non perfettamente clonale (Paragrafo 5.1), e si può avere riproduzione con esito clonale anche per via sessuale (vedi oltre e Paragrafo 5.2.3).

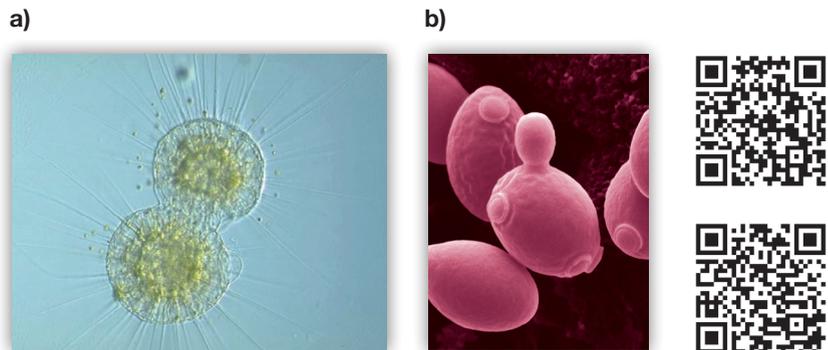
La riproduzione asexuale è la forma più frequente di riproduzione tra gli organismi unicellulari, procarioti ed eucarioti, ma è molto comune anche tra gli organismi pluricellulari. In alcuni gruppi, per esempio i batteri e i protisti euglenozoi, è il modo esclusivo di riproduzione. Tuttavia, molto più spesso, la riproduzione asexuale coesiste con la riproduzione sessuale in uno stesso organismo, come forma esclusiva di riproduzione in alcune fasi del ciclo vitale (per esempio nella fase di polipo negli cnidari medusozoi), o come opzione riproduttiva contemporanea a quella sessuale (come nel caso di molte piante, riproduzione asexuale *facoltativa*) (Capitolo 2). In ogni caso, l'esclusiva riproduzione asexuale di un organismo non preclude fenomeni di sessualità indipendenti dalla riproduzione, come la coniugazione nei batteri (Paragrafo 5.2.1).



Figura 1.3 Il genoma del tunicato solitario *Ciona* contiene un gene per la sintesi della cellulosa derivato per trasferimento orizzontale di geni da batteri simbiotici. Questo evento di riassortimento genetico non associato alla riproduzione sarebbe avvenuto in un antenato comune di tutti gli urocordati, più di 500 milioni di anni fa.

In letteratura vi è una diffusa consuetudine a valutare in modo difforme gli esiti di forme di *riproduzione asessuale simmetrica*, come la scissione binaria, dove il corpo del genitore si ripartisce equamente tra i figli, e forme di *riproduzione asessuale asimmetrica*, come la gemmazione, dove una porzione minoritaria del corpo del genitore, che sopravvive all'atto riproduttivo come individuo distinto, viene a formare il corpo del figlio. Nella scissione binaria di un'euglena (Figura 1.4a), le cellule che si ottengono sono considerate sorelle, entrambe figlie di un individuo che dividendosi ha cessato di esistere. Diversamente, nella gemmazione di una cellula del comune lievito del pane, la cellula più grande è considerata la madre mentre quella che origina dalla gemma è considerata sua figlia (Figura 1.4b). Questa disparità di trattamento potrebbe sembrare piuttosto irrazionale. In primo luogo, è possibile immaginare uno spettro completo di casi intermedi di ripartizione di risorse tra individui che si dividono (Capitolo 3), e non è ovvio dove dovrebbe collocarsi il confine tra considerarli fratelli o genitore e figlio. In secondo luogo, viene a mancare un criterio univoco per assegnare i prodotti della riproduzione alle generazioni filiale o parentale (Paragrafo 1.3.1). Al di là delle apparenze, tuttavia, questa distinzione è giustificata, almeno in certi casi, da una parallela disparità di comportamento dei prodotti della riproduzione rispetto al processo di invecchiamento (senescenza). Le due cellule di euglena, come due sorelle, hanno le stesse aspettative di vita, mentre la cellula madre del lievito genera un individuo con una aspettativa di vita superiore alla sua, come un figlio; lo stesso rapporto che si osserva tra un'edera "madre" e una giovane pianta di edera sviluppatasi da un rametto distaccatosi dalla essa (talea). Approfondiremo questo aspetto della riproduzione asessuale nel Paragrafo 1.5. Nella riproduzione asessuale asimmetrica, il termine generico **propagulo** può essere usato per indicare la parte del corpo del genitore che si differenzia in quello che diverrà il corpo del figlio, indipendentemente dalla sua costituzione unicellulare o pluricellulare o dalla costituzione unicellulare o pluricellulare del genitore.

Figura 1.4 Riproduzione asessuale simmetrica (scissione binaria) nell'eliozoo *Actinosphaerium* (a) e riproduzione asessuale asimmetrica (gemmazione) nel lievito *Saccharomyces cerevisiae* (b).



La **riproduzione sessuale** è una forma di riproduzione che genera nuovi individui con un corredo genetico ottenuto dall'associazione e/o dal riassortimento di materiale genetico di differente origine. Nella forma più canonica di riproduzione sessuale, il nuovo genoma si forma dall'unione di copie (parziali) dei genomi di due genitori attraverso la fecondazione (Figura 1.5).

Figura 1.5 Accoppiamento tra due testuggini (*Chelonoidis carbonaria*). Un esempio della fase iniziale della forma più canonica di riproduzione sessuale biparentale.



Questa è la *riproduzione sessuale biparentale*. Ma vi possono essere anche forme di *riproduzione sessuale uniparentale*, dove il genoma del singolo genitore viene modificato e riorganizzato a costituire quello della prole, per esempio nella partenogenesi (Paragrafo 5.2.3.2) o nell'autofecondazione (Figura 1.6, Paragrafo 5.2.3.3). La riproduzione sessuale si ritrova in tutti gli eucarioti pluricellulari e nella maggior parte dei protisti (sono esclusi, per esempio, ciliati ed euglenozoi), e comunque senza che questo necessariamente precluda altre forme di sessualità o altre forme di riproduzione. Della vastissima letteratura sull'argomento segnaliamo il libro di Bell (1982).

Nella letteratura scientifica non specialistica, ma anche in molta parte di quella specialistica, è in uso una terminologia difforme da quella adottata in questo libro, di prevalente derivazione anglosassone, che fa coincidere di fatto la riproduzione asessuale con la riproduzione uniparentale, per cui, per esempio, vengono definiti come asessuali anche organismi che si riproducono per partenogenesi o per autofecondazione. Oppure, vengono classificati come esempi di riproduzione asessuale casi specifici di partenogenesi (per esempio, la partenogenesi ameiotica) e di autofecondazione (per esempio, l'autofecondazione di un individuo omozigote al 100%) nei quali la riproduzione sessuale ha un esito clonale, confrontabile con quello della riproduzione asessuale (Capitolo 5).

Seguendo le indicazioni di Boyden (1950), qui si è deciso di adottare una nomenclatura più aderente al significato della sessualità. Casi di riproduzione uniparentale che coinvolgono fenomeni sessuali (come la ricombinazione nell'autofecondazione), o che derivano da processi propri della riproduzione sessuale (come la formazione di uova nella partenogenesi), vengono trattati nell'ambito della riproduzione sessuale anche se hanno un esito clonale (Paragrafo 5.2).

In riferimento alla doppia valenza demografica e di innovazione della riproduzione, discussa nel Paragrafo precedente, la demarcazione tra riproduzione asessuale e sessuale che abbiamo appena stabilito implica la possibilità che si abbia innovazione senza riproduzione e senza incremento demografico, attraverso la sola sessualità, oppure riproduzione, anche sessuale, senza sessualità e senza introduzione di alcuna novità genetica. Tuttavia, il lettore è avvisato di fare attenzione, quando vorrà intraprendere un'esplorazione autonoma della vastissima letteratura sull'argomento.

1.3 Generazione, ciclo vitale, sviluppo

La necessità di introdurre alcune definizioni non si limita al solo problema della riproduzione. Nel corso del libro faremo frequente uso di altri termini per i quali autori diversi hanno dato definizioni per certi versi discordanti. Il significato da attribuire a ciascuno di questi termini potrebbe aprire un dibattito senza fine, tuttavia, nello stile pragmatico che abbiamo deciso di adottare, forniremo a questo punto alcune definizioni, che potremmo qualificare come "operative". In altre parole, queste definizioni non puntano a imporre la nostra visione personale della materia, ma servono piuttosto a uno scopo pratico, quello di rendere quanto più possibile chiari e meno ambigui gli argomenti del libro e di allertare il lettore su una nomenclatura scivolosa, che dovrà considerare nell'approfondimento autonomo di questi temi. Tra i concetti da chiarire attraverso definizioni operative vi sono quelli di *generazione*, di *ciclo vitale* e di *sviluppo*.

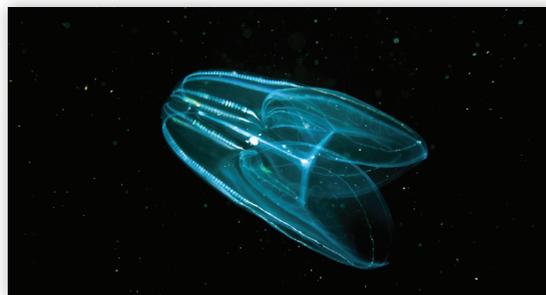


Figura 1.6 La maggior parte degli ctenofori sono ermafroditi simultanei capaci di autofecondazione, una forma di riproduzione sessuale uniparentale.

1.3.1 Generazione

Nel linguaggio comune, il verbo “generare” può essere usato come sinonimo di “produrre”, ma qui lo useremo in un’accezione più restrittiva, intendendo solo *la produzione di discendenza attraverso la riproduzione*. Ristretto in questo modo il significato del verbo, il sostantivo “generazione” può a questo punto indicare sia *l’atto di produrre qualche cosa attraverso la riproduzione*, ovvero il processo stesso della riproduzione, sia *un insieme di individui venuti in essere attraverso la riproduzione*, ovvero il risultato di un processo riproduttivo.

Mentre “generazione” nel senso del processo riproduttivo non pare necessitare di ulteriori precisazioni, l’uso di “generazione” nella seconda accezione si presta a qualche ambiguità e se ne rileva un uso piuttosto eterogeneo in letteratura. Definiamo allora **generazione *nesima*** come *l’insieme degli individui generati attraverso n eventi riproduttivi a partire da un individuo o da una coppia capostipite* (Figura 1.7). Tutta la discendenza di un individuo che si riproduce più volte nel corso della vita (individuo iteroparo, vedi Capitolo 2) conta quindi per una sola generazione. Ad esempio, tutta la prole di un’elefantessa, che si è riprodotta più volte nel corso di svariate stagioni riproduttive, costituisce un’unica generazione (*generazione filiale*) che segue quella cui essa stessa appartiene (*generazione parentale*). Così come appartengono alla stessa generazione due semi di sequoia generati dalla stessa pianta madre a distanza di 2000 anni l’uno dall’altro. Diversamente, costituiscono tre generazioni distinte una pianta madre (generazione parentale), una pianta figlia sviluppatasi da un propagulo vegetativo distaccatosi dalla prima (prima generazione filiale) e un’ulteriore pianta sviluppatasi da un propagulo vegetativo distaccatosi da quest’ultima (seconda generazione filiale). L’appartenenza a una determinata generazione è evidentemente un carattere relativo, che dipende dalla scelta del capostipite di riferimento.

Questa definizione, che potremmo etichettare come *genealogica*, è centrata sull’individuo, e ci sarà utile nelle descrizioni dei cicli vitali e dei processi riproduttivi in organismi diversi.

Ma esistono altri modi in cui le generazioni sono definite. Negli studi di dinamica delle popolazioni, si tende a considerare appartenenti a una stessa generazione tutti gli individui nati durante una stessa stagione riproduttiva, più propriamente detti membri di una stessa *coorte*.

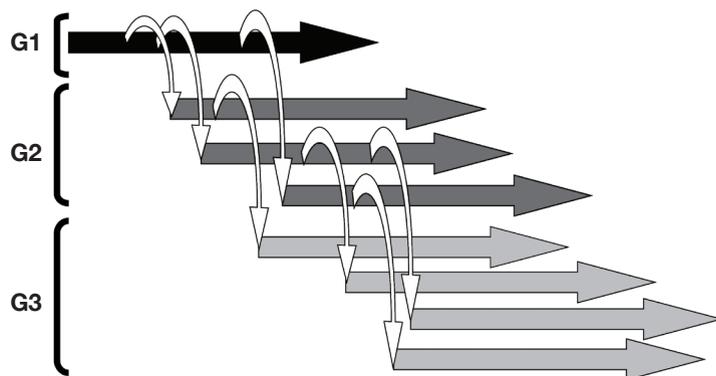


Figura 1.7 Rappresentazione schematica del concetto di generazione adottato nel testo. Le frecce orizzontali rappresentano lo sviluppo di altrettanti individui appartenenti a tre generazioni (G1-G3). Le frecce curve rappresentano episodi riproduttivi. Individui prodotti in momenti successivi da individui diversi (o anche dallo stesso individuo) di una stessa generazione (parentale) costituiscono un’unica generazione (filiale). Da notare che individui di una determinata generazione possono venire in essere prima di altri individui di una generazione precedente. Per semplicità è mostrata una forma di riproduzione uniparentale.

Nelle specie con *generazioni separate*, dove ad esempio tutti gli adulti di una determinata annata muoiono dopo essersi riprodotti, lasciando posto agli individui di una generazione successiva, è ancora possibile stabilire una corrispondenza tra i concetti di generazione genealogico e popolazionale (o tra generazioni e coorti). Invece, nelle specie con *generazioni sovrapposte*, dove è possibile l'accoppiamento tra individui di età diversa, l'attribuzione di un individuo a una determinata generazione in senso genealogico può essere minata dalla riproduzione sessuale. A quale generazione appartiene un afide generato dall'incrocio di una femmina e un maschio che hanno alle loro spalle, rispettivamente, 11 e 8 generazioni di femmine partenogenetiche a partire dalla stessa femmina fondatrice (Paragrafo 2.3)? Oppure, a quale generazione appartiene la prole nata dall'accoppiamento di una femmina con un suo figlio (*accoppiamento edipico*), cosa che avviene regolarmente in alcuni acari (per esempio, *Histosoma murchei*; Figura 1.8) e in alcuni nematodi (per esempio, *Gyri-nicola batrachiensis*) (Adamson e Ludwig 1993)? Questi individui saranno al tempo stesso figli e fratellastri (avendo la stessa madre) del padre e figli e nipoti (figli di un figlio) della madre!

Altri autori hanno suggerito concetti di generazione ancora diversi. Per Gorelick (2012), il cambio di generazione avviene alla meiosi e alla singamia. Così tutti i gameti prodotti da un individuo diploide apparterrebbero a una generazione aploide successiva, anziché rappresentare una parte di sé, come prodotto del suo sviluppo, o una fase transitoria intergenerazionale. I prodotti della fusione di quei gameti formerebbero poi un'ulteriore generazione di individui diploidi. Diversamente, Minelli (2014) distingue tra "generazione demografica", un insieme di individui prodotti per riproduzione sessuale o asessuale, e "generazione genetica", un insieme di individui prodotti per riproduzione sessuale o per pura sessualità. Un individuo che avesse subito una trasformazione genetica attraverso un processo sessuale, passerebbe a una successiva generazione genetica pur rimanendo nella stessa generazione demografica. Lasciamo al lettore l'eventuale approfondimento di queste proposte e la valutazione dei loro vantaggi e limiti.

L'aspetto più importante del concetto di generazione adottato in questa sede, e che si differenzia in modo significativo da altri punti di vista, è che esso considera in modo paritetico la riproduzione sessuale e quella asessuale. Per alcuni autori, quella che viene indicata come riproduzione asessuale altro non sarebbe che una forma di crescita dell'individuo (Paragrafo 1.6.2), e quella che qui viene considerata come una successione di generazioni non sarebbe che un processo di espansione e trasformazione del soma di un singolo individuo.

1.3.2 Ciclo vitale

Come il concetto di riproduzione, anche il concetto di "ciclo vitale" sembra ben fondato nel senso comune. A titolo di esempio, vediamo come viene comunemente descritto il ciclo vitale di un lombrico. Per pura convenzione, iniziamo la descrizione a partire da un uovo fecondato. L'uovo si trova nel terreno, in un astuccio protettivo (*ooteca*). All'interno di questo, lo zigote prolifera per mitosi realizzando quello che viene indicato come sviluppo embrionale e costruendo attraverso complessi processi morfogenetici il soma di un individuo che a un certo punto sarà pronto per affacciarsi al mondo esterno. Alla schiusa questo è un giovane, del tutto simile al futuro adulto, che condurrà vita libera nel terreno, nutrendosi e crescendo e continuando il suo sviluppo.

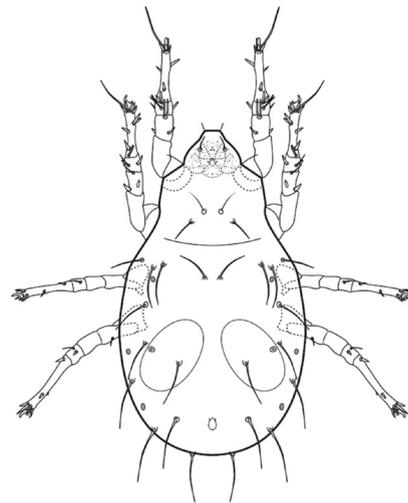


Figura 1.8 Una femmina dell'acaro *Histosoma murchei* pratica esclusivamente una forma di accoppiamento edipico. Femmine vergini parassitano i bozzoli di lombrico, deponendovi 2-9 uova dalle quali schiuderanno in capo a due o tre settimane solo maschi. Questi maschi maturano in circa due giorni, si accoppiano con la madre, e muoiono. La madre così fecondata depone quindi circa 500 nuove uova dalle quali nasceranno solo femmine, che una volta sviluppate cercheranno nuovi bozzoli da parassitare.



Figura 1.9 Le due generazioni del ciclo vitale multigenerazionale di una felce (qui *Onoclea sensibilis*): il gametofito aploide, il tallo alla base, e lo sporofito diploide, la fronda eretta.



A un certo punto di tale processo di crescita e maturazione esso diverrà competente per la riproduzione, diverrà cioè “riproduttivamente maturo”. Trovato un compagno, durante un amplesso passerà al partner i suoi spermatozoi e simultaneamente riceverà quelli del compagno (i lombrichi sono ermafroditi simultanei). Dalla fecondazione delle sue uova da parte degli spermatozoi del suo compagno, e dalla fecondazione delle uova di quest’ultimo da parte dei suoi spermatozoi, si formeranno gli zigoti di una nuova generazione di lombrichi.

Un ciclo descritto in questo modo traccia la serie di trasformazioni e di eventi che a partire da un dato stadio biologico di un dato organismo portano a ottenere lo stesso stadio in una generazione successiva: da un uovo a un uovo, ma anche da un adulto a un adulto, o da un embrione a un embrione. In un processo ciclico, la scelta di quale momento considerare come stadio iniziale non può essere che una scelta arbitraria, o convenzionale.

Tuttavia, il semplice schema di ciclo vitale da cui abbiamo preso le mosse non si applica a tutti i viventi, i cui cicli vitali sono in effetti estremamente diversificati. Senza addentrarci in un’analisi che sarà argomento del Capitolo 2, anticipiamo qui un’importante distinzione che prelude a un concetto più generale di ciclo vitale. Il ciclo del lombrico appena descritto è infatti un esempio di **ciclo vitale monogenerazionale**, ovvero di un ciclo in cui si ritorna a una stessa *forma organizzativa* dell’organismo (l’animale vermiforme) in una stessa *fase di sviluppo* (per esempio, il giovane all’inizio della sua vita libera) attraverso una sola generazione. Ma vi sono organismi che hanno un **ciclo vitale multigenerazionale**. Per esempio, lo sporofito di una felce (prima generazione), che si sviluppa da un uovo fecondato, produce spore da ciascuna delle quali si sviluppa un gametofito (seconda generazione), che produrrà gameti che si fonderanno a formare le cellule fondatrici degli sporofiti del ciclo successivo. Nel ciclo di una felce (Figura 7.11) vi sono almeno due generazioni (sporofito e gametofito), costituite da due distinte forme organizzative dell’organismo, una che da uno zigote si sviluppa in una macroscopica pianta frondosa diploide, l’altra che da una spora si sviluppa in un minuscolo tallo aploide (Figura 1.9). Le due generazioni sono separate da due fasi riproduttive: la produzione delle spore dello sporofito e la produzione e l’incontro dei gameti del gametofito. I cicli multigenerazionali sono detti, in senso lato, cicli con alternanza di generazioni. In molti organismi, il ciclo vitale attraversa un grande numero di generazioni che possono differire per il corredo genetico, la morfologia e l’ambiente di vita. La via attraverso cui si chiude un ciclo, ritornando alla forma di partenza, può essere molto tortuosa (Capitolo 2).

Definiamo a questo punto il **ciclo vitale** (o **ciclo biologico**) di un organismo come *la serie delle trasformazioni di sviluppo e di fasi riproduttive che conducono da un determinato stadio di sviluppo di una determinata forma organizzativa, allo stesso stadio di sviluppo della stessa forma organizzativa in una generazione successiva*. Il ciclo vitale riassume i processi di trasformazione fisica di un organismo e i processi di propagazione che gli garantiscono una discendenza. Può comprendere uno o più processi di sviluppo e una o più fasi riproduttive (Figura 1.10).

La caratterizzazione di un ciclo vitale è legata alla possibilità di distinguere sempre gli eventi riproduttivi, che implicano il passaggio a una nuova generazione, dai processi di sviluppo, che sono invece trasformazioni del singolo individuo. Vedremo che questo non è sempre facile (Paragrafo 1.6.3), ma prima dobbiamo parlare di sviluppo.

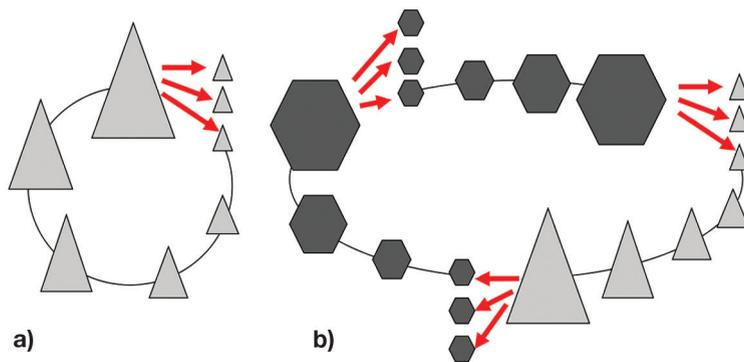


Figura 1.10 Rappresentazione schematica del concetto di ciclo vitale. a) Ciclo vitale monogenerazionale, in cui vi sono un'unica generazione, un'unica forma organizzativa (triangolo), un unico processo di sviluppo, un'unica fase riproduttiva (freccie). La fase riproduttiva è considerata unica anche se uno stesso individuo può riprodursi più volte. b) Ciclo vitale multigenerazionale, in cui si succedono più generazioni (in questo caso tre), più forme organizzative (in questo caso due, triangolo ed esagono), più processi di sviluppo (uno per generazione), e più fasi riproduttive (una per generazione, frecce). Per semplicità è mostrata una forma di riproduzione uniparentale.

1.3.3 Sviluppo

Un'enunciazione molto diffusa nella letteratura, ma alquanto semplicistica, per non dire sbagliata, definisce lo sviluppo come la serie delle trasformazioni di un individuo dall'uovo allo stadio adulto. Questa definizione ha evidenti limiti: i) si applica solo ai processi di sviluppo che si instaurano a partire da un uovo e ii) di fatto suggerisce un'un'idea di sviluppo che si applica solo agli organismi pluricellulari. Un minimo di conoscenze sui cicli vitali di piante, funghi e organismi unicellulari rivela che un uovo non è necessariamente il punto di partenza obbligato di un processo di sviluppo, perché questo, per esempio, può prendere avvio anche da una spora o da un frammento del corpo del genitore (Capitolo 3). Inoltre, i cicli vitali di organismi unicellulari prevedono, al pari di quelli degli organismi pluricellulari, fasi di crescita e maturazione che sono fondamentali per la progressione del ciclo, e che solo una forma di "sciovinismo pluricellulare" potrebbe impedirci di etichettare come fasi di sviluppo, visto che a pieno titolo si riconoscono essere parte dei processi di sviluppo delle cellule degli organismi pluricellulari.

Un concetto dello sviluppo così restrittivo non consente un'ampia analisi comparativa dei cicli vitali e dei processi riproduttivi come quella oggetto di questo libro. Vorremmo poter associare l'idea di sviluppo alla vita embrionale, larvale e adulta di uno scarabeo, ma anche alla germinazione di una spora, alle trasformazioni morfogenetiche della singola cellula che costituisce il soma di un tripanosoma, ai cambiamenti strutturali a livello molecolare che preludono alla scissione di un batterio.

Un'idea, per certi versi molto pratica, potrebbe essere quella di partire dalla definizione di ciclo vitale, e considerare sviluppo tutti quei processi di trasformazione che sono complementari alla riproduzione. In un ciclo vitale possiamo avere una o più fasi riproduttive, affidate ad altrettante generazioni, a loro volta associate a un ugual numero di processi di sviluppo (Figura 1.10). Da questa idea emerge la seguente definizione: lo **sviluppo** è l'insieme delle trasformazioni di un individuo dalla sua individuazione (comunque si decida di definirla) fino alla sua scomparsa (comunque si decida di definirla). Si noti che abbiamo parlato di "individuazione" e di "scomparsa", piuttosto che di "nascita" e "morte". Nascita spesso si riferisce a un momento particolare nel mezzo

dello sviluppo di un organismo, come il parto nei mammiferi, la schiusa dell'uovo negli uccelli e la germinazione del seme nelle piante a seme. Morte indica generalmente la cessazione di un individuo a causa di un trauma (per esempio, mangiato da un altro individuo) o per invecchiamento, e non comprende la fine di un individuo unicellulare dovuta alla sua divisione in due cellule figlie, dove effettivamente, adottando una formula poliziesca, “non si trova il cadavere” (Paragrafo 1.2).

Una definizione così generale ci porta ovviamente verso molti “confini difficili”, solo alcuni dei quali però ci interessano in questa sede. Per esempio, in un testo di biologia dello sviluppo sarà necessario specificare nel dettaglio quali trasformazioni di un individuo verranno trattate nell'ambito dei processi di sviluppo, per esempio crescita, differenziamento, morfogenesi, invecchiamento e rigenerazione, e quali andranno lasciate ad altre discipline della biologia, ad esempio alla fisiologia e alle scienze del comportamento, che si occupano in generale di trasformazioni reversibili, su una scala temporale relativamente ristretta.

Qui, invece, sarà più importante discutere il confine difficile tra le trasformazioni di un individuo, che rimane se stesso, e i suoi processi biologici che di fatto a un certo punto vedranno comparire un individuo nuovo e distinto dal primo. Nello sviluppo della gemma di un'idra, a che punto collochiamo il passaggio da “appendice laterale del corpo della madre” a “individuo figlio”? Solo al momento del distacco fisico? O prima? A che punto un uovo di *Drosophila*, formato durante il processo di sviluppo di una femmina matura, diviene la prima cellula, la cellula fondatrice, di un individuo altro da essa, sebbene suo discendente? Al momento della fecondazione? O dopo? Molti esempi di questo e altri “confini difficili” (Paragrafo 1.6) sono illustrati nel Capitolo 3.

Al lettore non sarà sfuggito che, come nel caso della riproduzione, la definizione di sviluppo non può prescindere da un concetto esplicito di individuo, la cui discussione è l'argomento del prossimo Paragrafo.

1.4 Riproduzione e individualità

Nell'idea di riproduzione, il concetto di individuo occupa una posizione centrale. Sia nell'accezione “demografica” di riproduzione, dove si pone l'accento sulla comparsa di “nuovi individui”, sia in quella “innovista”, dove si pone l'accento sulla comparsa di “individui nuovi”, una qualche formalizzazione del concetto di individuo è evidentemente imprescindibile. Ma che cos'è un individuo in biologia? Il tentativo di rispondere a questa domanda ha fatto scorrere fiumi di inchiostro attraverso numerosi articoli e monografie in biologia e in filosofia della biologia (Huxley 1912; Buss 1987; Wilson e Barker 2013), ma la risposta è che non c'è una risposta univoca. Analizziamo il problema seguendo lo schema proposto da Santelices (1999).

Per un sistema biologico a livello dell'organismo, con **individuo** si suole generalmente indicare un'entità ben integrata, ragionevolmente ben delimitata nello spazio e nel tempo, caratterizzata da omogeneità e unicità genetica, nonché da unità e autonomia fisiologica. Tuttavia, se qualcuno immagina che in tutti i casi in cui si parla di individuo in riferimento a organismi viventi, queste entità godano di tutti questi attributi, o che la mancanza di uno o più di questi attributi costituisca un'eccezione, si sbaglia. Vediamo questi attributi uno per volta.

1.4.1 Unicità genetica dell'individuo

Un individuo sarebbe caratterizzato dall'aver un genoma esclusivo. Individui che mancano di questa caratteristica sono, ciò nonostante, tutti quelli che hanno avuto origine per una qualche forma di riproduzione con esito clonale. Hanno virtualmente lo stesso

genoma due amebe che si sono appena originate per fissione da un'ameba genitore, tutte le pianticelle di fragola derivate da uno stesso stolone e due gemelli identici della nostra specie. In tutti questi casi, e in particolare per quello dei gemelli umani, saremmo però portati a riconoscere questi come individui distinti. Tutte le forme di riproduzione asessuale e tutte le forme di riproduzione sessuale con esito clonale rappresentano quindi un problema per una definizione di individualità che esige unicità genetica.

1.4.2 Uniformità genetica dell'individuo

Un individuo sarebbe caratterizzato dall'avere una o più copie di uno stesso genoma. Questa caratteristica va sempre intesa in modo approssimato. Infatti, è altamente improbabile che i diversi nuclei di un organismo unicellulare plurinucleato, o i nuclei delle diverse cellule di un organismo pluricellulare presentino genomi identici al 100%. Quando ci si riferisce all'identità genetica tra i membri di un clone (come le cellule di un organismo pluricellulare), è implicito che si stiano trascurando le mutazioni accumulate nelle successive divisioni a partire dalla cellula capostipite, o le differenze dovute alla casuale ripartizione dei genomi degli organelli citoplasmatici nelle cellule eucarioti o i genomi dei plasmidi nelle cellule procarioti (Capitolo 5).

Tuttavia, di là da questo (scontato) livello di eterogeneità genetica intraorganismica (*intraorganismal genetic heterogeneity*, IGH), condiviso da tutti gli organismi pluricellulari, individui che mancano di uniformità genetica in modo più sostanziale sono tutti quelli per i quali il mosaicismo genetico o il chimerismo sono un tratto caratteristico del normale processo di sviluppo.

Si ha *mosaicismo genetico* quando in uno stesso individuo si ritrovano genomi diversi, originati dal genoma di un'unica cellula capostipite (Paragrafo 5.1.1.3). Per esempio, nello zigote del mitilo si trovano sia mitocondri di origine materna che mitocondri di origine paterna, con il relativo genoma, tuttavia nei maschi adulti il DNA mitocondriale di origine paterna è predominante nei tessuti delle gonadi, mentre quello di origine materna predomina nei tessuti somatici (Paragrafo 5.2.3.1). Ma senza andare a scomodare esempi particolari, anche la semplice eterogeneità genetica intraorganismica che di norma si tende a considerare trascurabile può divenire rilevante in organismi molto vecchi, o molto grandi (cioè con molte cellule), nei quali cellule diverse del corpo dello stesso individuo sono separate da moltissimi cicli mitotici. In una vecchia quercia, si saranno accumulate numerosissime mutazioni nei meristemi che ogni anno danno origine a nuovi rami e a nuovi fiori (Figura 1.11). A causa dell'organizzazione modulare di queste piante, ogni mutazione in un meristema viene ereditata da tutta la branca che da questo si sviluppa e ogni branca terminale può essere un sito indipendente di riproduzione sessuale (e forse, in prospettiva evolutiva, di selezione), così il corredo genetico delle cellule che formano polline e ovuli in una branca può essere sensibilmente diverso da quello di cellule simili in un'altra branca dello stesso individuo. Il più recente antenato comune di due cellule riproduttive della stessa quercia potrebbe essere vissuto secoli addietro, tanto quanto il capostipite di una intera popolazione di individui in una specie con un ciclo vitale annuale. In organismi come le piante, dove nel corso dello sviluppo non c'è una precoce segregazione delle cellule destinate a produrre gameti, riconosciamo un altro confine difficile tra sviluppo ed evoluzione, ma questo lo lasciamo volentieri ad altre trattazioni (vedi, per esempio, Godfrey-Smith 2009).



Figura 1.11 Una vecchia quercia può presentare elevata eterogeneità genetica intraorganismica, semplicemente a causa del lungo tempo e della numerosità dei cicli mitotici che possono separare due diverse linee cellulari.



Figura 1.12 La spugna d'acqua dolce *Spongilla* può formare individui chimerici per fusione di più larve.

Una *chimera* (in biologia, non nella mitologia) è invece un individuo pluricellulare costituito da popolazioni di cellule originate da più di una cellula capostipite (Paragrafo 5.2.5). Gametofiti chimerici, che originano dalla fusione di più spore, sono stati descritti per l'alga rossa *Gracilaria chilensis* (Santelices *et al.* 1996). Larve (planule) conspecifiche di coralli si fondono spesso tra loro prima di trasformarsi in polipi (Harrison 2011) e una fusione tra larve della stessa specie è stata osservata anche nelle spugne d'acqua dolce come *Spongilla* (Figura 1.12; Brien 1973). Tra i funghi, individui chimerici possono facilmente originare dalla fusione citoplasmatica tra ife di individui distinti. Ma vi sono casi anche tra i mammiferi. Scimmie del genere *Callithrix* partoriscono generalmente due fratelli dizigotici (gemelli diversi). Ma non si tratta di gemelli "normali". Durante la gravidanza si stabiliscono connessioni tra le due placente così che avvengono scambi di cellule tra i due embrioni. Quando

questi vengono alla luce, ciascuno dei due è un miscuglio di cellule derivate dagli indipendenti eventi di fecondazione di due uova distinte (Ross *et al.* 2007). Il caso è ancora più notevole quando i due embrioni che si fondono sono di sesso diverso. Così, attraverso questa forma di riproduzione si ottengono due "individui genetici" e due "individui fisiologici", ma i due individui genetici sono distribuiti tra i due individui fisiologici.

Un fatto forse poco noto è che una forma frequente di chimerismo interessa anche le femmine adulte della nostra specie (assieme alle femmine di altri mammiferi placentati). A seguito di una gravidanza, cellule del sangue originate dalle cellule del feto possono rimanere in circolazione e moltiplicarsi nella madre per decenni dopo il parto (*microchimerismo materno-fetale*, Evans *et al.* 1999).

1.4.3 Autonomia e unità fisiologica dell'individuo

Un individuo sarebbe caratterizzato dall'essere un'unità morfo-funzionale vivente indivisa, in grado di relazionarsi in modo indipendente con l'ambiente, il che comprende il poter rispondere in modo adeguato agli stimoli ambientali e la capacità di riprodursi.

Individui che mancano di queste caratteristiche sono tutti i membri di colonie altamente integrate, come quelle di alcuni invertebrati marini. Gli idrozoi coloniali conosciuti come caravelle portoghesi (*Physalia*) funzionano come un'unità integrata al punto che sono spesso scambiati per meduse; in ciascuna colonia coesistono diversi tipi di individui (*zooidi*) tra i quali solo alcuni (*gonozoidi*) sono in grado di riprodursi. Nelle colonie della clorofita unicellulare *Volvox*, solo le speciali cellule riproduttive dette *gonidi*, che si trovano all'interno della sfera formata dalle cellule somatiche flagellate, possono riprodursi asessualmente per formare nuove colonie figlie.

Individui che mancano di autonomia riproduttiva sono anche i membri delle caste sterili di alcune società animali. Tra queste specie, che vengono dette eusociali, vi sono molte specie di api, vespe, formiche, termiti e, unico caso tra i mammiferi, l'eterocefalo (*Heterocephalus glaber*). Individui che non partecipano alla riproduzione sono anche le giovani ninfe "soldato" di alcuni afidi (Stern 1994), le redie "soldato" di alcuni trematodi (Hechinger *et al.* 2011) e le larve "soldato" delle piccolissime vespe parassitoidi del genere *Copidosoma* (Grbic *et al.* 1992). In altri animali, uova, embrioni o larve sono destinati a fungere da cibo per i loro fratelli: è il caso delle *uova trofiche* di alcune formiche e di altri insetti sociali (Crespi 1992), degli *embrioni trofici* di un verme piatto d'acqua dolce, la planaria *Schmidtea mediterranea* (Harrath *et al.* 2009) e delle *larve trofiche* di alcune popolazioni di *Salamandra* (Buckley *et al.* 2007) (Paragrafo 4.4.4).

Colonie e società avanzate pongono un problema all'interpretazione del processo riproduttivo, nella misura in cui, per motivi diversi, il soggetto della riproduzione potrebbe essere riconoscibile nell'uno o nell'altro dei livelli dell'organizzazione biologica, per esempio in un singolo zooide di una colonia o nella colonia nel suo insieme, vista in questo caso come un "superorganismo" (Figura 1.13). Torneremo su questo argomento nel Capitolo 2.

Ma l'autonomia non è un problema solo per le specie coloniali. Nei muschi e nelle epatiche, lo sporofito vive a spese del gametofito che lo ha generato, mentre nelle spermatofite sono i gametofiti maschile e femminile a vivere a spese dello sporofito che li ha generati. In alcuni pesci lofiformi abissali, il maschio, dopo una breve vita indipendente, si attacca a una femmina, entra in intimo contatto con i tessuti di quest'ultima e diviene un'appendice di lei, alimentata dal suo sistema circolatorio: un'appendice in grado di produrre spermatozoi (Miya *et al.* 2010). Il maschio perde la sua autonomia (*parasitismo sessuale*), mentre da questa unione si forma, di fatto, un individuo ermafrodita chimerico (Paragrafo 3.5.2.1).

1.4.4 Quanti tipi di individuo?

Santelices (1999) va oltre l'elencazione dei problemi che rendono difficile una definizione di individuo, cercando di definire diversi "tipi di individuo" caratterizzati dalla presenza/assenza delle caratteristiche che abbiamo appena visto (Figura 1.14).



Figura 1.13 Le colonie altamente differenziate dell'idrozoa noto come caravella portoghese (*Physalia physalis*) sono formate da diversi tipi di individuo (pneumatoforo, gastrozoidi, dattilozoidi, gonozoidi). A causa dell'elevata specializzazione e integrazione funzionale dei singoli individui e della loro non-autonomia, nel suo insieme una colonia può essere vista come un "superorganismo".

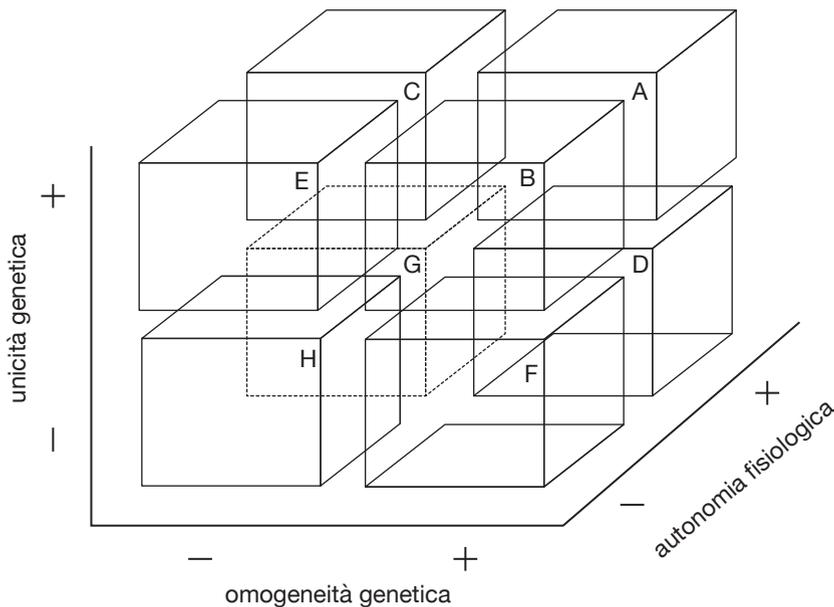


Figura 1.14 Otto tipi di individuo caratterizzati da presenza (+) o assenza (-) di tre attributi: unicità genetica, omogeneità genetica, autonomia fisiologica. A, individui che possiedono tutti tre gli attributi (per esempio, *Drosophila melanogaster*). B, individui che mancano di una qualche forma di autonomia (per esempio, operaia di *Apis mellifera*). C, individui che mancano di omogeneità genetica, formandosi come individui chimerici (per esempio, *Callithrix kuhlii*) o divenendo mosaici genetici nel corso della vita (per esempio, *Quercus robur*). D, individui che mancano di unicità genetica, riproducendosi in modo clonale (per esempio, rotiferi bdelloidei). E, individui caratterizzati esclusivamente da unicità genetica, come individui chimerici a riproduzione sessuale privi di autonomia (questa categoria potrebbe essere solo ipotetica). F, individui caratterizzati esclusivamente da omogeneità genetica (per esempio, gli zooidi di *Physalia physalis*). G, individui caratterizzati esclusivamente da autonomia fisiologica, come individui chimerici che si possono riprodurre clonalmente (per esempio, *Spongilla lacustris*). H, individui chimerici con propagazione clonale, instabilità genetica e mancanza di autonomia (per esempio, *Gracilaria chilensis*).

Senza entrare nel merito di questa proposta, che è comunque dipendente dall'arbitraria scelta di come classificare le caratteristiche da combinare, è evidente che tra i viventi le unità che chiamiamo individuo possono avere caratteristiche molto diverse. In altre parole, ci sono evidentemente diversi tipi di individuo.

La difficoltà nel definire univocamente l'individuo nell'ambito della biologia riproduttiva fa eco a difficoltà analoghe in biologia dello sviluppo e in biologia evolutiva, alle quali dedichiamo solo un cenno.

Nell'approccio ecologico ai processi dello sviluppo (*ecological developmental biology*, Gilbert e Epel 2015), i confini dell'individuo tendono a confondersi a causa delle sue relazioni con l'ambiente in cui vive. L'esempio più vistoso è la nutrita comunità di microrganismi simbiotici che “abita” il corpo della maggior parte dei viventi, e che è necessaria al normale sviluppo e al regolare funzionamento dell'organismo. Il nostro apparato digerente ospita un numero di cellule batteriche dello stesso ordine di grandezza delle cellule (“umane” in senso stretto) del nostro intero corpo ($3.5 \cdot 10^{13}$, Sender *et al.* 2016). Queste cellule batteriche appartengono ad almeno 1000 specie diverse e portano complessivamente un corredo genetico sei volte superiore al nostro (Casiraghi 2011).

La simbiosi rappresenta anche un problema quando si voglia ricorrere alla risposta immunitaria per definire un individuo, come suggerito ad esempio da Pradeu (2010). Per Pradeu, se un organismo non reagisce con una reazione immunitaria alla presenza di cellule estranee (*non-self*), spesso necessarie alla sua sopravvivenza, queste sarebbero da considerarsi parte dell'individuo. Esempi di queste “estensioni” dell'individuo sarebbero i batteri fotoluminescenti degli organi luminosi dei cefalopodi, i batteri intestinali degli animali cui abbiamo accennato poco sopra e i batteri fissatori di azoto o i funghi che facilitano l'assorbimento di fosforo nelle piante. Al contrario, cellule presenti all'interno dell'organismo che scatenano una reazione immunitaria di quest'ultimo non dovrebbero essere considerate parte dell'individuo. Esempi di questi “invasori” dell'individuo sarebbero tutti i microrganismi patogeni e parassiti. Ma se per una qualsiasi deficienza del sistema immunitario un parassita non venisse riconosciuto come tale dall'ospite, ospite e parassita sarebbero un solo individuo? Oppure, se un organismo avesse una malattia auto-immune, ci troveremo di fronte a più individui? Come abbiamo visto in precedenza, le intime, e spesso complesse, relazioni tra organismo e ambiente rendono difficile una delimitazione fisiologica dell'individuo (Gorelick 2012).

Nell'ambito della biologia evolutiva, il problema della definizione dell'individuo è associato a quello dell'identificazione di una putativa unità di selezione fondamentale, come bersaglio privilegiato della selezione naturale. A quale livello, o a quali livelli, opera la selezione naturale e a quale livello, o a quali livelli, si manifestano gli adattamenti che essa produce? La selezione naturale si esercita primariamente tra individui, tra gruppi di organismi individuali, tra geni o tra specie? Tutti questi enti possono rispondere al concetto di individuo (Ghiselin 1974). Il moderno approccio teorico al problema dei livelli di selezione (Fusco 2011) si inquadra nella recente teoria della selezione multilivello (Okasha 2006).

Il legame tra riproduzione e individualità è in qualche modo inevitabile. La riproduzione ha a che fare con la produzione di nuovi enti, e questi devono corrispondere a qualche tipo di individuo che si può contare. Ma, come suggerisce Godfrey-Smith (2009), sulla questione di cosa si debba o sia utile intendere come individuo dovremmo sviluppare un approccio più rilassato, o pluralistico. La risposta dipende dal problema biologico che ci prefiggiamo di indagare o di rappresentare e/o dalla biologia del gruppo tassonomico sotto esame.

1.5 Riproduzione e senescenza

Nella sua accezione demografica, la riproduzione permette la persistenza di una specie anche se i singoli membri della specie vanno perduti (periscono) in continuazione. Su un periodo di tempo non troppo corto, il tasso di mortalità in una popolazione non è mai nullo.

I singoli individui delle specie viventi non durano in eterno. Il carattere perituro dei viventi ha due cause principali. In primo luogo, un individuo può morire a cagione di eventi accidentali, legati alle sue interazioni con i fattori biotici (per esempio, predatori e parassiti) e abiotici (per esempio, temperatura e radiazioni oltre la soglia di tolleranza dell'organismo) del suo ambiente di vita. In secondo luogo, sin dalla nascita, il percorso di sviluppo di un individuo può prevedere una durata limitata della vita: in questo caso, anche in condizioni ambientali ideali alla sua sopravvivenza e a fronte di una disponibilità illimitata di risorse necessarie al suo mantenimento, esso non può salvarsi da "morte certa". Questo è il risultato non eludibile di quel fenomeno dello sviluppo che prende il nome di **senescenza**, o **invecchiamento**, tecnicamente l'incremento del tasso di mortalità con l'aumentare dell'età (Figura 1.15).

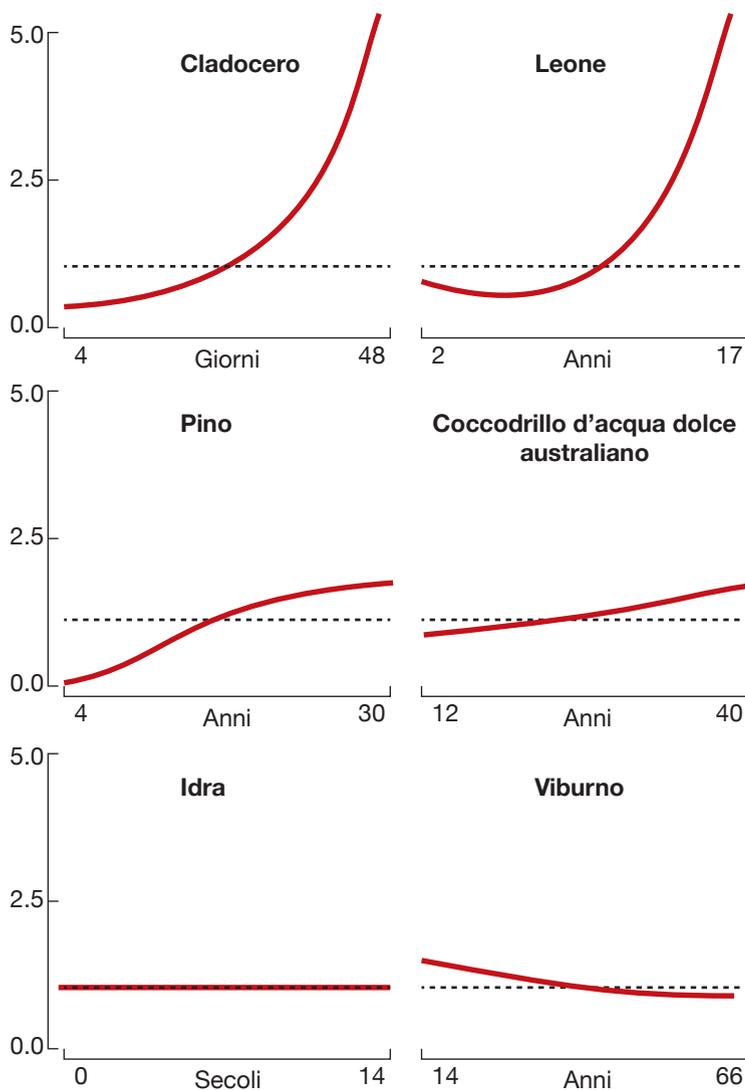


Figura 1.15 Esempi di curve di mortalità in dipendenza dall'età. La mortalità relativa specifica di ciascuna età è mostrata dalla maturità riproduttiva fino all'età in cui sopravvive solo il 5% di una coorte di individui (individui nati uno stesso anno o, per quelli con un ciclo vitale di durata inferiore all'anno, nati in uno stesso periodo della stessa stagione riproduttiva). La mortalità relativa è calcolata rispetto al valore medio della mortalità nell'arco di tempo considerato. Specie con una durata della vita molto diversa possono mostrare lo stesso decorso relativo della senescenza. *Hydra* e *Viburnum* non mostrano segni di senescenza.

Per la maggior parte dei viventi, l'aspettativa di vita di un individuo appena generato è maggiore di quella di un individuo che ha già vissuto un tratto del suo ciclo vitale. Ciò che accade è che a un certo punto della vita di un individuo ha inizio un processo di deterioramento della funzionalità dell'organismo che (progressivamente oppure in modo repentino, a seconda delle specie) porta infine alla morte. In alcuni casi, come in molte piante annuali, nel polpo e nel salmone del Pacifico, la senescenza si innesca velocemente nel momento in cui l'organismo si riproduce sessualmente. Ciò che dell'individuo può sopravvivere a questo inesorabile processo degenerativo sono al più le cellule che sotto forma di gameti, spore o propaguli ritroveremo come fondatori della generazione successiva.

Mentre il problema del depauperamento delle popolazioni per cause accidentali riguarda tutti gli organismi viventi, che possono tutti morire, il fenomeno della senescenza non interessa tutti i viventi allo stesso modo. Non sembrano presentare senescenza la maggior parte dei procarioti e molti protisti, tra i quali diverse specie di amebozoi, criptofite, clorofite, apicompleksi, euglenozoi e radiolari (Finch 1990). Inoltre, non vi sono prove certe di senescenza in alcune piante che vivono molto a lungo, oltre i 4000 anni, come certe conifere (*Pinus longaeva* e *Sequoiadendron giganteum*; Figura 1.16), alcune spugne e anemoni di mare, le idre (Martinez 1997), le regine di diverse specie di insetti sociali (api, formiche, vespe e termiti), alcuni policheti tubicoli (*Lamellibrachia*) e certi bivalvi (*Arctica*) (Fahy 2010). Nel ciclo vitale dell'idrozoo *Turritopsis* la medusa può ritornare allo stadio precedente di polipo, così apparentemente invertendo la direzione del suo sviluppo e quindi sfuggendo alla senescenza (Piraino *et al.* 1996; vedi Scheda 3.4). Tutti questi organismi sono reputati potenzialmente immortali, ma vedi la Scheda 1.3 per un approfondimento del concetto di immortalità.



Figura 1.16 La sequoia *Sequoiadendron giganteum*. Questa conifera, che può vivere più di 3500 anni, è uno tra gli organismi che non mostrano segni di senescenza.

Per quegli organismi invece, e sono la maggioranza, che presentano senescenza, la riproduzione non dovrà solo mettere in essere nuovi individui, in aggiunta a quelli già presenti, o rimpiazzare quelli deceduti; essa dovrà anche fare sì che i nuovi nati siano “effettivamente giovani”, cioè che abbiano, per così dire, riportato indietro “l’orologio della senescenza”. Generare individui giovani a partire da individui vecchi è un imperativo per la continuità della vita (Turke 2013). Ciò avviene di fatto in modi molto diversi.

La riproduzione sessuale ha certamente questa capacità di ringiovanire. Nei processi citogenetici che portano alla formazione dei gameti negli organismi pluricellulari, o che preparano un individuo unicellulare aploide alla fusione con un altro individuo, l’orologio della senescenza viene effettivamente azzerato. L’aspettativa di vita di un uovo fecondato (zigote) è decisamente superiore a quella dei due genitori; entro certi limiti, variabili da specie a specie, è anche indipendente dall’età dei genitori. Negli organismi pluricellulari che si riproducono solo sessualmente, si potrebbe dire (e si dice) che le cellule della linea germinale (quelle che danno origine ai gameti, Capitolo 3) godono di una qualche speranza di immortalità attraverso le successive generazioni, mentre le cellule della linea somatica (tutte le altre cellule del corpo) sono destinate a morire con la morte dell’individuo. In molti organismi, per esempio in molti animali, le cellule della linea somatica sono individuate precocemente e in modo irreversibile nel corso dello sviluppo, mentre in altri organismi, tipicamente nelle piante, non vi è una separazione netta tra le cellule delle due linee (Paragrafo 3.4).

Questa proprietà della riproduzione sessuale sembra essere una prerogativa anche dalla sessualità in senso lato. I ciliati si riproducono esclusivamente per via asessuale, in molte specie per scissione binaria, ma praticano comunemente una forma di sessualità chiamata *coniugazione* (Figura 1.17, Paragrafi 3.2.2 e 5.2.5). Nella coniugazione, due individui (*coniuganti*) si uniscono temporaneamente, scambiano materiale genetico e poi nuovamente si separano. Il risultato di questo scambio è una coppia di individui indipendenti (*ex-coniuganti*) geneticamente identici tra loro, ma geneticamente differenti da entrambi i coniuganti. Nella maggior parte dei ciliati, il clone che si genera dalle divisioni di un *ex-coniugante* mostra una forma di senescenza (**senescenza clonale**), che si manifesta nell'esistenza di un limite al numero di divisioni cellulari nella propagazione del clone, che può variare da specie a specie, ma anche tra linee diverse di una stessa specie. Tra diverse linee di *Tetrahymena* questo limite varia tra 40 e 1500 divisioni (Finch 1990). Addirittura, il clone attraverso delle fasi maturative che in un organismo pluricellulare non esiteremmo a etichettare come fasi di sviluppo. Durante un periodo iniziale di "immaturità sessuale" del clone (misurato in numero di divisioni a partire dall'ultimo evento di coniugazione) gli individui possono solo moltiplicarsi asessualmente, senza potersi coniugare. Segue poi un periodo di "maturità sessuale" durante il quale saranno fisicamente in grado di coniugarsi. Gli individui che lo faranno, emergeranno da questa esperienza geneticamente modificati, ma anche in qualche modo ringiovaniti, avendo nuovamente innanzi a loro il numero massimo di divisioni cellulari possibile per la specie. Lo stesso effetto può essere ottenuto attraverso un'altra forma di sessualità, l'autogamia, dove un unico individuo ricombina il proprio genoma attraverso la meiosi e la fusione dei prodotti della stessa meiosi, in una sorta di autofecondazione. Gli individui che non si coniugheranno, invece, potranno continuare a moltiplicarsi, ma entreranno in un periodo di graduale senescenza, che rallenterà progressivamente le divisioni cellulari e porterà infine all'estinzione del clone. Se praticeranno la coniugazione durante questa fase di senescenza, gli *ex-coniuganti* avranno un'aspettativa di vita inferiore al valore massimo della specie (Figura 1.18).



Figura 1.17 Due parameci (*Paramecium caudatum*) durante la coniugazione. Lo scambio sessuale ha l'effetto di "ringiovanire" i due coniuganti, fino ad azzerare gli effetti della senescenza clonale.

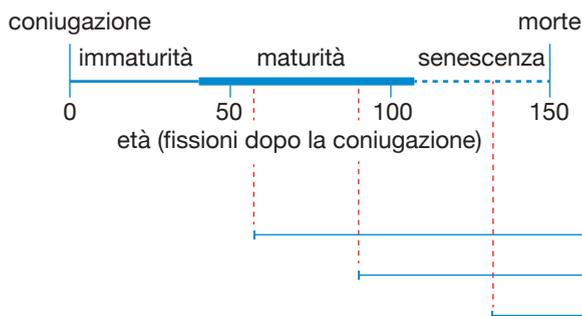


Figura 1.18 Senescenza clonale nei ciliati. Durante un periodo iniziale di 'immaturità sessuale' del clone (misurato in numero di fissioni dalla coniugazione) gli individui possono solo moltiplicarsi asessualmente, senza potersi coniugare. Quegli individui che andranno in coniugazione durante la successiva fase di 'maturità sessuale' del clone (linee tratteggiate verticali), daranno vita a nuovi cloni con un'aspettativa di vita (in numero di divisioni cellulari) pari al valore massimo per la specie (nell'esempio, 150). Quelli che non andranno in coniugazione entreranno in una fase di sensibile senescenza, dove le divisioni rallenteranno fino ad arrestarsi. Se andranno in coniugazione durante questa terza fase, tardiva, della propagazione del clone, i nuovi cloni avranno un'aspettativa di vita che risentirà negativamente dell'età dell'individuo coniugante fondatore.

Questa capacità dei processi sessuali, associati o meno alla riproduzione, di riportare il processo di senescenza al punto di partenza è spesso considerata una prerogativa del riarrangiamento del materiale genetico che si realizza attraverso la meiosi. Tuttavia, anche la riproduzione asessuale e la riproduzione sessuale che non prevede meiosi possono presentare, almeno in alcuni casi, una capacità di ringiovanimento.

Per esempio, la riproduzione vegetativa in molte piante possiede questa caratteristica. Un rametto staccatosi da un vecchio salice ha buone probabilità di attecchire e svilupparsi in un nuovo, giovane individuo con un'aspettativa di vita che non dipende dall'età del genitore. Vi sono cloni di pioppo tremolo di età stimata in più di 80.000 anni (Paragrafo 1.6), del creosote (*Larrea tridentata*, una pianta della famiglia delle zigofillacee) di quasi 12.000 anni e della felce aquilina (*Pteridium aquilinum*) di quasi 1500 anni (Gardner e Mangel 1997). Questa asimmetria negli effetti della senescenza tra "individuo generante" e "individuo generato" in modo asessuale può manifestarsi anche nella semplice divisione di un organismo unicellulare. Come abbiamo già ricordato, le singole cellule del lievito *Saccharomyces cerevisiae* si dividono in modo ineguale, cosicché la più grande è detta cellula madre mentre la più piccola è detta cellula figlia (Figura 1.4b). La cellula madre è soggetta a una forma di senescenza (*senescenza replicativa*), in quanto vi è un limite (circa 50) al numero di cellule figlie che essa è in grado di produrre prima di cessare definitivamente di dividersi. Fino a una certa "età" della cellula madre, le cellule figlie non risentiranno della sua storia pregressa, e il potenziale replicativo (il numero di divisioni ancora possibili) di una cellula figlia, che presto si comporterà come cellula madre, sarà pertanto al suo valore massimo. Tuttavia, con l'aumentare dell'età della cellula madre, le figlie cominceranno a risentire parzialmente dell'età della madre, distaccandosi da essa con un potenziale replicativo già ridotto rispetto al massimo possibile (Henderson e Gottschling 2008) (Figura 1.19). Una forma di senescenza associata a una divisione cellulare asimmetrica è stata recentemente scoperta anche nei batteri, dove l'asimmetria può manifestarsi a livello morfologico (in *Caulobacter crescentus*, Ackermann *et al.* 2003), oppure anche solo a livello biochimico (in *Escherichia coli*, Stewart *et al.* 2005).

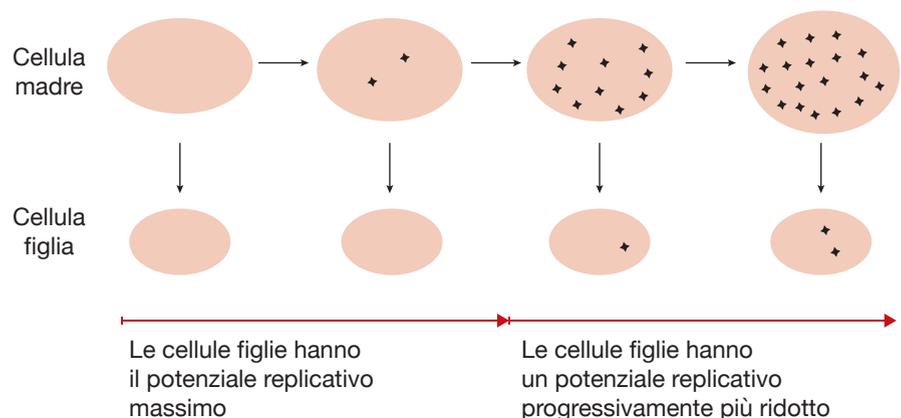


Figura 1.19 Senescenza clonale asimmetrica nel lievito *Saccharomyces cerevisiae*. A ogni divisione la cellula madre accumula dei fattori di senescenza (croci), mentre la cellula figlia ne è priva. Così le cellule madri avranno un potenziale replicativo (numero di divisioni ancora possibili) progressivamente declinante, mentre le cellule figlie disporranno di un potenziale replicativo pieno. Tuttavia, nella seconda metà della serie di divisioni della cellula madre una quantità crescente di fattori di senescenza comincerà a essere distribuita anche alle cellule figlie. Di conseguenza, queste emergeranno dalla divisione della cellula madre con un potenziale replicativo ridotto.

In altri organismi la riproduzione asessuale sembra invece produrre una forma di senescenza clonale. È questo il caso dei ceppi naturali del fungo ascomicete *Podospora anserina*, di alcuni ceppi della muffa del pane *Neurospora*, dell'oligochete *Paranais litoralis* e del platenelminthe rhabdocelo *Stenostomum incaudatum*, nonché dei cloni di diverse specie di rotiferi monogononti (Gardner e Mangel 1997).

Un caso notevole è quello offerto da diverse specie di bambù. In queste graminacee, che possono vivere molti anni, tutti gli individui di una stessa specie fioriscono, producono semi e poi muoiono in modo sincronizzato durante una stessa stagione. Vi sono specie con cicli di fioritura di 30, 60 e addirittura 120 anni (Paragrafo 4.3). Le piante nate dai semi depositi un determinato anno potranno vivere fino alla loro fioritura, ma anche tutte le nuove piante che si saranno prodotte più tardi per via asessuale, da rizomi striscianti o anche per talea, fioriranno e periranno con le altre, come se fossero nate con l'età del loro progenitore sviluppatosi dal seme.

Il potere di ringiovanimento della riproduzione, anche in assenza di meiosi, è testimoniato inoltre da casi di riproduzione sessuale con esito clonale, come nella partenogenesi ameiocita (Capitolo 5). Tali forme di riproduzione non potrebbero perpetuarsi attraverso più generazioni, se non prevedessero qualche forma di ringiovanimento, almeno ogni qualche generazione, come è stato visto nei rotiferi bdelloidei (Gardner e Mangel 1997). In effetti, i rotiferi bdelloidei si riproducono per partenogenesi ameiocita da milioni di anni, e un recente studio a livello genomico nella specie *Adineta vaga* ha permesso di escludere anche episodi rari o criptici di scambio sessuale (Flot *et al.* 2013). Alcuni cloni di coleotteri curculionidi partenogenetici europei persistono almeno fin dalla ritirata dei ghiacciai pleistocenici (Figura 1.20; Hughes 1989). Le generazioni partenogenetiche nei cicli vitali eterogonici (Paragrafo 2.3) di cladoceri e afidi (Figure 7.19 e 7.20) non mostrano segni di senescenza clonale.

In tutti questi casi di riproduzione clonale, i singoli individui hanno in effetti durata di vita limitata, ma la riproduzione genera prole giovane, come nel caso della riproduzione sessuale o della semplice sessualità.

1.6 Confini difficili

Delimitare il processo biologico che chiamiamo riproduzione rispetto ad altri processi biologici non è così facile come potrebbe sembrare a prima vista. Un'esplorazione di questi "confini difficili" o, se si preferisce, di queste zone grigie, non è un esercizio accademico fine a se stesso. Osservare da vicino i limiti delle nostre descrizioni dei fenomeni naturali, e di quelli biologici in particolare, serve a sviluppare la consapevolezza che ogni sistema descrittivo, con la terminologia a esso associata, rispecchia, in modo esplicito o meno, una classificazione arbitraria, anche se motivata, dei fenomeni naturali oggetto di indagine. Ogni sistema descrittivo può presentare vantaggi e svantaggi, essere adeguato a rispondere ad alcune domande e allo stesso tempo essere inadeguato a rispondere ad altre. In certi casi potrebbe rivelarsi addirittura di ostacolo all'indagine stessa, celando la sostanziale unitarietà di fenomeni che per qualche ragione sono classificati sotto etichette distinte. Assieme a quello di "riproduzione", non sono pochi i concetti biologici che andrebbero visti più come strumenti di indagine e di comunicazione, che come sintesi di una conoscenza.

Una discussione approfondita di questi confini difficili richiederebbe di anticipare in questo capitolo problematiche che si fondano su fenomeni e concetti che hanno bisogno di adeguato spazio e che discuteremo nel resto del libro. Al confine critico tra riproduzione e sviluppo dell'individuo abbiamo già fatto cenno nel Paragrafo 1.3.3. Qui ci limitiamo a tratteggiare il problema in riferimento ad altri tre concetti chiave, rimandando ai successivi capitoli una loro illustrazione più approfondita attraverso esempi.



Figura 1.20 Popolazioni partenogenetiche del coleottero curculionide *Otiorhynchus scaber* persistono almeno dalla fine del Pleistocene.

SCHEMA 1.3

Sesso e morte

Il titolo decisamente *pulp* di questa scheda non è un binomio a effetto ideato dagli autori di questo libro, ma è una formula non infrequente che si ritrova in articoli e monografie sul rapporto tra sessualità e senescenza (per esempio, Bell 1988; Clark 1996; Biddle *et al.* 1997; Sterelny e Griffiths 1999).

Senza entrare nei dettagli di un argomento proprio della biologia dello sviluppo, la *senescenza* (o *invecchiamento biologico*) è un processo cumulativo di cambiamenti a diversi livelli dell'organizzazione corporea di un organismo, da quello molecolare a quello cellulare e dei tessuti, che con il passare del tempo corrompe il metabolismo e le strutture corporee, producendo un deterioramento delle qualità dell'organismo che porta infine alla morte.

In effetti, il problema della senescenza è più legato al concetto di immortalità che a quello della morte, intesa come cessazione dell'esistenza di un individuo. In biologia, per immortalità non si intende l'impossibilità di morire, una qualità riservata a certe figure mitologiche o a certi supereroi dei fumetti. Tutti i viventi possono morire, a causa di traumi, malattie, o semplicemente mangiati da qualche altro vivente. In biologia, l'*immortalità*, riferita a una cellula o a un individuo, è piuttosto una potenzialità. Essa è definita come l'assenza o l'arresto della senescenza, oppure, in alternativa, come il mancato incremento del tasso di mortalità con l'aumentare dell'età. Un individuo o una cellula che non invecchia, o che cessa di invecchiare a un certo punto della sua esistenza, è detto *biologicamente immortale*.

Ma cerchiamo di capire bene cosa vuol dire essere immortali. La maggior parte dei procarioti e molti protisti non presentano segni di senescenza e sono quindi a pieno titolo annoverati tra gli immortali. Tuttavia, anche questi organismi si riproducono, e questo non è un fatto irrilevante. Consideriamo un'ameba, che si riproduce per scissione binaria. Se di generazione si tratta, un individuo cessa di esistere nel momento in cui, dividendosi, genera le due cellule figlie. Questa scomparsa, che si potrebbe ritenere un semplice prodotto della nostra arbitraria definizione di individuo e di generazione, un problema più per la burocrazia dell'ufficio anagrafe che per la biologia, ha invece grande importanza. La singola ameba non potrebbe mantenersi indefinitamente in vita senza dividersi e quindi come individuo non è nemmeno potenzialmente immortale. Nel corso della vita di un organismo, specie se lunga, si accumulano inevitabilmente danni irreparabili a livello molecolare, nel DNA ma non solo, per motivi puramente accidentali, ma governati dall'inesorabile secondo principio della termodinamica, che lo porterebbero comunque alla morte. Solo la riproduzione, attraverso la "diluzione" nella discendenza delle molecole danneggiate, e la selezione naturale purificante nella discendenza sono in grado di mantenere un clone in buona salute. In un certo senso, la riproduzione ha un effetto ringiovanente anche su organismi che non invecchiano!

Gli eucarioti pluricellulari sono per la maggior parte "comuni mortali", ma non tutte le cellule del loro corpo sono soggette a senescenza allo stesso modo. In particolare, per quelle specie con una separazione precoce tra cellule della linea somatica e cellule della linea germinale, spicca la contrapposizione tra il destino mortale delle prime e la potenziale immortalità delle seconde. I gameti che queste ultime producono sono visti come "scialuppe di salvataggio intergenerazionali" capaci di mettere in salvo i geni di una nave (il soma) inevitabilmente destinata ad affondare (Awise 2008). Ma in cosa differiscono queste cellule dai destini così diversi? La risposta risiede in parte nel fatto che le cellule della linea germinale sono apparentemente esenti da una forma di senescenza che invece affligge quelle della linea somatica, legata alla replicazione del DNA che precede la divisione cellulare. Poiché nella replicazione di molecole lineari di DNA, come quelle che costituiscono i cromosomi degli eucarioti, la DNA polimerasi non arriva a completare l'estremità 5' dei nuovi filamenti, cicli ripetuti di replicazione determinano la formazione di molecole di DNA sempre più corte. Tale insormontabile "problema tecnico" è risolto dalla cellula relegando questa inevitabile erosione ai *telomeri*, sequenze di DNA non codificante (per così dire, a perdere) che si trovano alle estremità dei cromosomi. Tuttavia, a ogni divisione cellulare, il segmento di DNA telomerico si riduce in lunghezza, fino a che, esaurite le sequenze telomeriche, la cellula non è più in grado di dividersi. Nelle cellule somatiche, il numero massimo di divisioni (30-50) è conosciuto come *limite di Hayflick*. L'accorciamento dei telomeri a causa della replicazione del DNA avviene anche nelle cellule della linea germinale, ma in queste è anche espresso un particolare enzima, la *telomerasi*, in grado di allungare la sequenza telomerica. Ciò consente alle cellule della linea germinale di eludere questa forma di senescenza e di replicarsi virtualmente senza limiti. Alti livelli di espressione della telomerasi sono registrati anche alla meiosi. Purtroppo, studi sulla relazione tra l'erosione dei telomeri e la senescenza sono ancora relativamente pochi e limitati a un numero ristretto di organismi modello (Monaghan e Haussmann 2006).

Questi fatti nel complesso giustificano il particolare significato attribuito ai fenomeni sessuali in relazione alla senescenza nella perpetuazione del ciclo vitale di molti eucarioti. Tuttavia, anche qui, come nel caso della riproduzione clonale, non va dimenticato il ruolo della riproduzione in quanto tale. In effetti, i gameti vengono prodotti in numero generalmente molto maggiore di quello che sopravvive negli individui della generazione successiva, e anche qui la selezione naturale purificante ha un ruolo importante nel contrastare un progressivo deterioramento della costituzione molecolare degli organismi, attraverso l'eliminazione dei gameti con caratteri degenerati (Awise 2008).

1.6.1 Riproduzione vs. trasformazione

La riproduzione è un processo di rinnovamento della materia organica. Tuttavia questa ciclica “ripartenza” può avvenire attraverso modalità che sfumano in processi che ci sembrano a prima vista completamente distinti dalla riproduzione, come le trasformazioni alle quali va incontro uno stesso individuo nel corso della sua vita. Il solo processo di sviluppo può prevedere trasformazioni assai profonde della costituzione corporea di un individuo, a tutti i livelli della sua organizzazione, da quello molecolare fino alla stessa forma e alle funzioni dell’intero organismo. Ci sono trasformazioni che dovrebbero contare come passaggio da una generazione alla successiva?

Nell’ammettere la riproduzione asessuale tra le forme possibili di riproduzione, abbiamo sancito che si può avere riproduzione senza che venga introdotta novità genetica, e quindi valutando come condizione sufficiente per un fenomeno riproduttivo il solo aspetto demografico del processo. Dovremmo allora considerare come condizione sufficiente per essere considerato un fenomeno riproduttivo anche il solo aspetto di innovazione genetica che un determinato processo comporta? E se sì, quali trasformazioni dovrebbero contare come passaggio da una generazione all’altra? Ancora una volta il nodo della questione sta nella definizione di individuo.

Pochi sosterebbero che i mutamenti del corredo genetico di un singolo individuo che avvengono senza apporto di DNA esogeno (ad esempio, una mutazione genica) dovrebbero contare come generazione di un nuovo individuo. Mettere in discussione l’identità dell’individuo dopo una tale trasformazione equivale a negare la possibilità che un individuo possa rimanere se stesso attraverso un qualche cambiamento delle sue qualità, e in ultima analisi significa negare l’estensione temporale di un individuo e la sua continuità storica.

Tuttavia, ci sono opinioni diverse per quanto riguarda i fenomeni di sessualità, ovvero quei cambiamenti del corredo genetico di un individuo che avvengono grazie alla ricombinazione di DNA a partire da sorgenti differenti. Per esempio, per Gorelick (2012) tutti i gameti prodotti da un individuo diploide sarebbero altrettanti nuovi individui aploidi, perché prodotti attraverso il processo sessuale della meiosi. Oppure, per Minelli (2014) due ex coniuganti sarebbero due nuovi individui genetici rispetto ai coniuganti da cui sono originati, perché “trasformati” attraverso i processi sessuali della meiosi e della singamia.

La visione più largamente condivisa su questo problema, e quella adottata in questa sede, è che, da soli, i fenomeni di sessualità non contano come riproduzione, il che equivale a dire che esiste una categoria di fenomeni sessuali disgiunta dalla categoria della riproduzione sessuale. La coniugazione dei batteri e la coniugazione dei ciliati sono esempi di sessualità senza riproduzione. Di là dal maggiore consenso che esiste su questo punto di vista, esso si giustifica anche da un punto di vista quantitativo. Molti eventi di sessualità, per esempio del tipo trasferimento orizzontale di DNA, possono essere incospicui al punto da avere un’incidenza sul genoma di gran lunga inferiore a un’ordinaria, e ben più frequente, mutazione puntiforme. Dovremmo dire che un batterio, dopo aver acquisito del DNA dall’ambiente circostante (un fenomeno di sessualità batterica noto come *trasformazione*; vedi Paragrafo 5.2.1) ha generato un nuovo individuo, indipendentemente da quanto DNA ha acquisito e da come o in che misura lo ha incorporato nel proprio genoma?

Questi sono i problemi che si trovano al confine tra la riproduzione e le trasformazioni genetiche di un individuo, ma il problema si ripropone anche al confine con trasformazioni dell’organizzazione del corpo di un organismo che non toccano in alcun modo i geni. È questo il caso di alcune forme di metamorfosi, per la cui trattazione rimandiamo al Paragrafo 2.2.

1.6.2 Riproduzione vs. crescita

Per alcuni autori, l'identità genetica è il criterio fondamentale per la definizione di un individuo. In questa visione, qualsiasi forma di propagazione clonale, che ha l'effetto di moltiplicare il genotipo di un individuo senza che questo venga (in buona misura) modificato, non è vista come riproduzione, bensì come crescita dello stesso individuo. Un prato di soffioni (Figura 1.21; *Taraxacum*, asteracee), una pianta che si propaga per apomissi (Paragrafo 3.6.2), dovrebbe essere visto come un “grande albero diffuso” che non ha investito risorse energetiche e materiali e nella costruzione di un tronco legnoso, di rami e di un sistema radicale persistente (Janzen 1977). L'intero prato sarebbe un enorme “individuo genetico” sparso, costituito da numerosi “individui fisiologici” separati, ciascuno dotato di capacità di crescere ulteriormente ed eventualmente di riprodursi. La differenza rispetto alla crescita di una quercia starebbe solo nel fatto che questa cresce invece per aggiunta di moduli dotati di capacità riproduttiva (i rami) che rimangono fisicamente connessi.

Molte piante, molti invertebrati e molti funghi, oltre alla maggior parte degli organismi unicellulari, sono in grado di propagarsi senza introdurre “novità genetica”, generando nuovi individui da porzioni del corpo del genitore, oppure, nella visione alternativa, facendo crescere nuovi moduli corporei più o meno connessi.



Figura 1.21 Un prato di soffioni (*Taraxacum*). A causa della riproduzione per apomissi, un'intera popolazione potrebbe essere vista come un “grande individuo genetico diffuso” costituito da numerosi “individui fisiologici” separati (le singole piante nate da seme).

Questo fenomeno è talmente diffuso tra le piante che i botanici hanno pensato di introdurre due termini distinti per indicare altrettanti tipi di “individuo vegetale”. Un *genet* è un insieme di entità geneticamente identiche (che possono essere considerate individui o moduli di un individuo) derivati per moltiplicazione clonale a partire da un singolo individuo fondatore, geneticamente unico. Tutti i meli della varietà “Red delicious”, che sono derivati per talea da un unico albero vissuto in Iowa (USA) alla fine del 1800, costituiscono un unico *genet*, come formano un unico *genet* tutti i polipi di una colonia di corallo. Un *ramet* è invece un'entità biologica anatomicamente e fisiologicamente delimitata, indipendentemente dalla sua costituzione genetica, e può quindi anche essere membro di un *genet*. Ciascun albero di mela “Red delicious” e ciascun polipo di una colonia di corallo è un *ramet*.

Un caso emblematico di riproduzione vegetativa o, in alternativa, di crescita individuale, è fornito da una “entità vegetale” conosciuta con il nome di *Pando* (o il *Gigante tremante*; Figura 1.22). Quello che sembra un bosco costituito da molti “individui alberi” di pioppo tremulo (*Populus tremuloides*), che si estende su circa 45 ettari nello stato americano dello Utah, altro non è che un clone di un singolo individuo maschio che costituirebbe secondo alcuni un unico organismo vivente, che pesa circa 6600 tonnellate

ed è formato da circa 47.000 tronchi che continuamente decadono e vengono rigenerati da un unico, gigantesco sistema radicale. Questo organismo avrebbe circa 80.000 anni e sarebbe così l'organismo vivente più pesante e più vecchio conosciuto.



Figura 1.22 Questo bosco di pioppo tremulo (*Populus tremuloides*) che vegeta nello stato americano dello Utah è in effetti un singolo clone che condivide un unico sistema radicale. Considerato come un singolo individuo, sarebbe l'organismo vivente più pesante e più vecchio conosciuto.

Pando pone dei problemi alla sua valutazione nell'ambito del *Guinness dei primati* che vertono proprio sul confine difficile argomento di questo Paragrafo. Poiché il sistema radicale di *Pando* si è probabilmente frammentato nel corso del tempo in un insieme di sottosistemi contigui ma disconnessi, dovrebbe ancora essere considerato un singolo individuo? Le mutazioni somatiche accumulate in un arco di tempo così lungo lo rendono geneticamente molto eterogeneo rispetto al livello di variazione genetica generalmente ammessa per poter parlare di clone. Dobbiamo considerare un individuo unico un sistema geneticamente eterogeneo quanto una tipica popolazione di individui di una specie?

1.6.3 Riproduzione vs. rigenerazione

Tra i processi di produzione di materia organica vivente vi è la rigenerazione. La rigenerazione è un processo di sviluppo che consente a un individuo di rimpiazzare una parte perduta del suo corpo. Apparentemente non vi è alcuna possibilità di scambiare la rigenerazione per riproduzione, o viceversa. Ma non è sempre così, in particolare per quegli organismi capaci di rigenerazione completa (*whole-body regeneration*), come per esempio, tra gli animali, molti cnidari, anellidi e plattelminti (Hinman e Cary in stampa).

Nelle più comuni forme di riproduzione asessuale degli organismi pluricellulari, una parte del corpo del genitore si differenzia in quello che diverrà il propagulo (una mitospora o una gemma) fondatore di un individuo della generazione filiale, che poi si staccherà dal genitore per svilupparsi ulteriormente e condurre vita autonoma. Tuttavia, nella riproduzione asessuale per *architomia* (Paragrafo 3.1.2.3), da prima si stacca un pezzetto, anche molto piccolo, dall'individuo genitore con l'organizzazione tissutale propria di quella parte del corpo del genitore, e poi, solo in seguito al distacco, questo pezzetto (ri)genera tutto quello che manca per formare un altro individuo completo indipendente. Questo è ciò che avviene per esempio nell'oligochete d'acqua dolce *Lumbriculus* (Figura 1.23). Sembra difficile stabilire qui un confine netto tra *riproduzione asessuale per frammentazione* (Paragrafi 3.1.2.2 e 3.1.2.3) e rigenerazione.

Questo confine difficile non è indipendente dal "problema delle origini" anticipato nel Paragrafo 1.3.3, e di cui vedremo diversi esempi nel Capitolo 3. Nello sviluppo di una parte del corpo di un individuo che diviene la cellula o il gruppo di cellule fondatri-



Figura 1.23 L'oligochete d'acqua dolce *Lumbriculus* può riprodursi asessualmente per architomia.

ci di un nuovo individuo attraverso la riproduzione asessuale, a che punto collochiamo il passaggio da “parte del corpo della madre” a “nuovo individuo figlio”? Il problema della rigenerazione aggiunge a questo problema un ulteriore motivo di incertezza. La risposta dovrebbe dipendere dal fatto che quelle cellule siano o meno già destinate a divenire un altro individuo? In effetti, mentre la formazione di una gemma in un'idra prelude al suo futuro distacco come individuo autonomo, non vi è nulla nello sviluppo di una porzione del corpo di certi anellidi che la qualifichi come parte destinata alla riproduzione, anche se potrà contribuire alla riproduzione a seguito di un distacco accidentale. Tuttavia, a un esame più approfondito, si osserva che sia la rigenerazione, sia la riproduzione asessuale dipendono dalla disponibilità di cellule indifferenziate (o che possono tornare a tale stato da una condizione differenziata) pronte a moltiplicarsi e a ricostituire un corpo completo attraverso appropriati processi morfogenetici. Non sembrano esserci fattori che limitano l'attività di queste cellule all'esclusivo servizio dell'uno o dell'altro processo (Paragrafi 3.1.2.2 e 3.1.2.3).

2

Riproduzione e ciclo vitale



- 2.1 Alternanza di fase nucleare
- 2.2 Alternanza di generazioni sessuali e asessuali: cicli metagenetici
- 2.3 Alternanza di generazioni anfigoniche e partenogenetiche: cicli eterogonici
- 2.4 Alternanza di generazioni gonocoriche ed ermafrodite: cicli eterogonici
- 2.5 Alternanza di generazioni solitarie e coloniali
- 2.6 Alternanza di generazioni unicellulari e pluricellulari
- 2.7 Alternanza di generazioni per polifenismo stagionale
- 2.8 Cicli con opzioni riproduttive
- 2.9 Distribuzione delle fasi riproduttive entro una stessa generazione
- 2.10 Tempi di generazione

Nel Capitolo 1 abbiamo definito il ciclo vitale di un organismo come la successione delle trasformazioni di sviluppo e di fasi riproduttive che portano da un dato stadio di sviluppo di una data forma organizzativa di quell'organismo, allo stesso stadio di sviluppo della stessa forma organizzativa in una generazione successiva. Nel ciclo vitale si intrecciano cambiamenti di sviluppo e fasi riproduttive attraverso una o più generazioni; non sorprende quindi che modalità e tempi della riproduzione contribuiscano in modo essenziale alla caratterizzazione di un ciclo vitale. È evidente che il contenuto di questo capitolo non potrà essere un esame di come avvenga la riproduzione in cicli vitali altrimenti definiti, ma dovrà mostrare invece quale sia il contributo della diversità dei processi riproduttivi alla diversità dei cicli vitali.

Come presto vedremo, la struttura dei cicli vitali varia moltissimo tra i viventi e spesso questi cicli presentano un discreto grado di complessità. Sebbene possa essere difficile definire in modo rigoroso in cosa consista la complessità di un ciclo vitale, a livello intuitivo possiamo pensare che questa sia in relazione al numero e all'entità dei cambiamenti ai quali l'organismo va incontro durante il suo ciclo: cambiamenti nella forma, come tra la larva pluteo e il riccio di mare adulto; di ambiente di vita, come tra la larva pelagica e l'adulto bentonico di molti molluschi; ma anche cambiamenti nella modalità riproduttiva, quando più fasi riproduttive si succedono in un ciclo multigenerazionale, come nel caso di moltissimi cnidari. Inoltre, in corrispondenza di determinati stadi di alcuni cicli vitali possono essere disponibili più opzioni riproduttive o di sviluppo alternative, così che uno stesso stadio successivo potrà essere raggiunto attraverso percorsi diversi.

Nelle descrizioni e nelle classificazioni dei cicli vitali è in uso distinguere tra cicli semplici e cicli con "alternanza di generazioni". Tuttavia, in quest'ultima categoria si raccolgono diverse forme di complessità per un ciclo vitale, come la successione lineare di fasi nucleari differenti, oppure la possibilità di optare per decorsi alternativi entro uno stesso ciclo. A fine di esplorare le relazioni tra processi riproduttivi e struttura dei cicli vitali, senza sconvolgere una nomenclatura già consolidata, qui abbiamo cercato di distinguere in modo più analitico le diverse forme di alternanza che possono caratterizzare un ciclo vitale, sia esso monogenerazionale oppure multigenerazionale. La maggior parte di queste categorie si applica esclusivamente ai cicli vitali degli eucarioti.

2.1 Alternanza di fase nucleare

Tradizionalmente, per gli eucarioti che si riproducono sessualmente, anche in modo non esclusivo, si distinguono tre principali tipi di ciclo vitale, che mettono in evidenza la preponderanza di fasi nucleari con un diverso numero di serie di cromosomi omologhi (grado di **ploidia**), tipicamente una (**fase aploide**) o due (**fase diploide**) (Figura 2.1).

- **Ciclo aplonte (o aplobionte, o aplo-omofasico).** L'organismo è aploide per gran parte del ciclo vitale, a eccezione della fase di zigote. La meiosi che ristabilisce la fase aploide è detta *iniziale*, perché segue immediatamente la singamia, ovvero si trova all'inizio della fase dominante, aploide, del ciclo. La riproduzione avviene nella fase aploide e, nella riproduzione sessuale, la singamia precede la ricombinazione meiotica.
- **Ciclo diplonte (o diplobionte, o diplo-omofasico).** L'organismo è diploide per gran parte del ciclo vitale, a eccezione della fase di gamete. La meiosi che dà luogo ai gameti è detta *terminale*, perché precede immediatamente la loro produzione, ovvero si trova al termine della fase dominante, diploide, del ciclo. La riproduzione avviene nella fase diploide e, nella riproduzione sessuale, la ricombinazione meiotica precede la singamia.
- **Ciclo aplodiplonte (o aplodiplobionte, o eterofasico).** Nel ciclo vitale si succedono una fase aploide e una diploide, nessuna delle quali è transitoria; negli organismi pluricellulari sono entrambe pluricellulari. La meiosi, che avviene al passaggio dalla fase diploide a quella aploide, è detta *intermedia*. La riproduzione può avvenire in entrambe le fasi e i processi che realizzano la riproduzione sessuale sono distribuiti tra le due fasi: la ricombinazione meiotica avviene nella fase diploide, producendo spore (meiospore), mentre nella singamia sono coinvolti due gameti prodotti nella fase aploide. Questa alternanza di fase nucleare si traduce obbligatoriamente in un ciclo multigenerazionale, così un ciclo aplodiplonte è in effetti un ciclo con alternanza di generazioni in registro con l'alternanza di fase.

L'etichetta attribuita al ciclo vitale di un organismo viene comunemente estesa all'organismo stesso. Sono eucarioti aplonti molti zigomiceti (per esempio, *Rhizopus*, la muffa nera del pane), molte alghe verdi (per esempio, *Spirogyra*) e alcuni protisti (per esempio, gregarine e coccidi). Sono diplonti tutti gli animali, alcune alghe brune (per esempio, *Fucus*), la maggior parte dei protisti e alcuni funghi. Aplodiplonti sono la maggior parte delle piante, tra le quali tutte le embriofite, molte alghe brune, alcuni funghi e alcuni protisti.

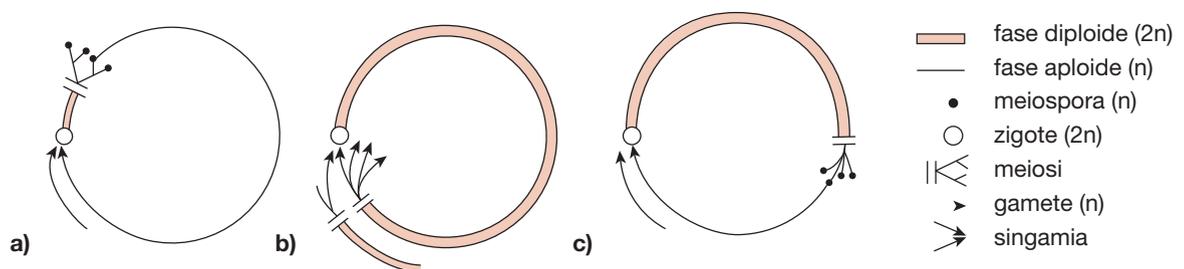


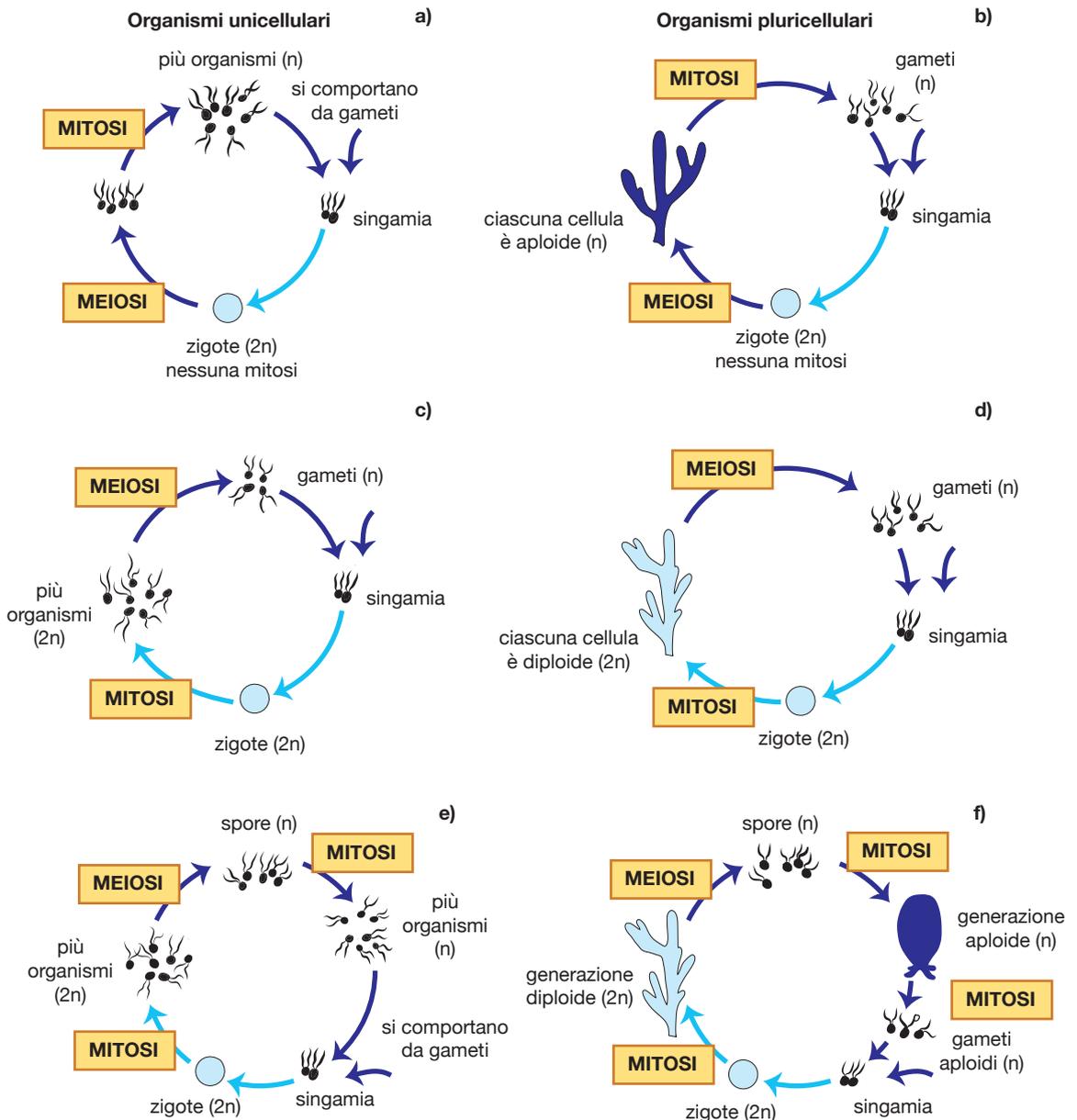
Figura 2.1 Classificazione dei cicli vitali degli eucarioti sulla base della preponderanza di fasi nucleari aploidi o diploidi. a) *Ciclo aplonte*: l'organismo è aploide per gran parte del ciclo vitale, fa eccezione solo la fase di zigote. b) *Ciclo diplonte*: l'organismo è diploide per gran parte del ciclo vitale, fa eccezione solo la fase di gamete. c) *Ciclo aplodiplonte*: si succedono una fase aploide ed una diploide rappresentate da generazioni distinte. La fase aploide del ciclo aplonte, la fase diploide del ciclo diplonte ed entrambe le fasi del ciclo aplodiplonte, possono comprendere più generazioni.

Questa classificazione si applica egualmente a organismi unicellulari e pluricellulari (Figura 2.2). Aplonti unicellulari (Figura 2.2a) si trovano tra le alghe verdi (per esempio, *Chlamydomonas*), i funghi (per esempio, l'ascomicete *Dipodascus*) e i protisti (per esempio, l'apicompleso emosporidio *Plasmodium*), mentre sono diplonti unicellulari (Figura 2.2c) molti protisti, tra i quali *Amoeba* e le diatomee, e alcuni funghi (per esempio, *Saccharomyces*). Aplodiplonti unicellulari (Figura 2.2e) si ritrovano solo tra i foraminiferi, come *Mixotheca*. Negli eucarioti pluricellulari, una fase di crescita (proliferazione cellulare per mitosi) caratterizza, come parte del processo di sviluppo, la fase aploide dei cicli aplonti (per esempio nelle alghe verdi *Ulothrix* e *Chara*, Figura 2.2b), la fase diploide dei cicli diplonti (per esempio nell'alga bruna *Fucus*, Figura 2.2d), o entrambe le fasi dei cicli aplodiplonti (per esempio nell'alga rossa *Rhodochorton*, Figura 2.2f).

Figura 2.2 Confronto schematico tra cicli aplonti (a, b), diplonti (c, d) e aplodiplonti (e, f) in organismi unicellulari (a, c, e) e pluricellulari (b, d, f). In questo schema, i cicli aplodiplonti (e, f) sono di tipo eteromorfico.

➡ Aploide (n)

➡ Diploide (2n)



Poiché tutte le specie aplodiplonti pluricellulari si ritrovano in cladi di piante in senso lato (vari gruppi di alghe e piante terrestri), per le diverse generazioni corrispondenti alle due fasi nucleari è in uso una nomenclatura che riflette questa contingenza. Le generazioni aploide e diploide vengono quindi comunemente indicate come **gametofito** e **sporofito**, a indicare, rispettivamente, la generazione che produce i gameti e la generazione che per meiosi produce le spore. Nei cicli aplonti, la fase aploide può incidentalmente comprendere una sola generazione, ma in generale essa include più generazioni asessuali. Al contrario, nei cicli diplonti, la fase diploide può comprendere in modo costitutivo una sola generazione (per esempio, *Homo sapiens*) oppure più generazioni (per esempio, il medusozoo *Aurelia*, o l'afide *Myzus*). Nei cicli aplodiplonti invece, le generazioni sono sempre almeno due (gametofito e sporofito), ma sia la fase aploide (per esempio, nel muschio *Sphagnum*) che la fase diploide (per esempio, nella poacea *Bambusea*) o entrambe (per esempio, nelle felci dei generi *Grammitis* e *Hymenophyllum*; Farrar 1990) possono contare più di una generazione asessuale.

Questa classificazione in cicli aplonti, diplonti e aplodiplonti si basa essenzialmente sulla posizione della transizione da fase diploide a fase aploide, che si realizza entro il ciclo attraverso la meiosi. Si tratta evidentemente di una schematizzazione della quale vale la pena mettere in evidenza qualche limite. Per esempio, nel ciclo aplonte, quando si dice che la meiosi segue "immediatamente" la singamia, questo non va inteso in senso temporale stretto (minuti o secondi), ma nel senso che tra i due eventi non si interpongono altri eventi egualmente significativi. In effetti, vi sono molti organismi per i quali lo zigote rappresenta una fase di resistenza, detta *zigospore*, grazie alla quale l'organismo supera la stagione avversa, o può superare un periodo di carenza di risorse vitali, o ancora rappresentare una fase di dispersione passiva. Questo è per esempio il caso dell'alga verde unicellulare *Chlamydomonas* (Figura 7.8). Oppure, nel ciclo diplonte, quando si dice che la meiosi avviene "al termine" della fase diploide, questo non implica necessariamente la cessazione della fase diploide. In molte specie la gametogenesi si protrae per una lunga parte della vita dell'organismo e quest'ultimo può addirittura continuare a vivere dopo che la capacità di produrre gameti è cessata, dando luogo a un periodo sterile postriproduttivo, come nel caso delle femmine della nostra specie. Per finire, la fase di zigote di un ciclo vitale non si presenta necessariamente come una singola cellula con un nucleo diploide, ma può per esempio consistere in una struttura che raccoglie più nuclei zigotici prodotti da altrettanti eventi di fecondazione. È questo il caso, per esempio, del ciclo aplonte di molte delle comuni muffe (zigomiceti). Quando ife aploidi di due individui distinti entrano in contatto, ciascuna di queste forma un gametangio plurinucleato con nuclei aploidi. I due gametangi vanno incontro a plasmogamia formando uno zigosporangio (eterocariotico) con nuclei aploidi provenienti da entrambe le ife parentali. Questo plasmodio sviluppa una spessa parete e costituisce la forma resistente. In condizioni favorevoli, nello zigosporangio avviene da prima la cario-gamia, con la formazione di nuclei zigotici e poi la meiosi da cui si formano le spore della generazione successiva che si disperderanno nell'ambiente (Figura 7.14). Anche nel ciclo aplodiplonte dei foraminiferi che si riproducono per gamontogamia (Paragrafo 3.2.2), dalla fusione di due gamonti si forma un plasmodio che contiene molti nuclei gametici: attraverso molteplici eventi di fecondazione tra nuclei provenienti dall'uno e dall'altro gamonte, si formerà un plasmodio con molti nuclei zigotici.

La classificazione in cicli aplonti, diplonti e aplodiplonti si applica bene alla maggior parte degli eucarioti unicellulari e pluricellulari, ma non a tutti. Un'eccezione notevole è costituita dai funghi ascomiceti e basidiomiceti. In tutti i cicli vitali che comprendono una transizione da fase diploide a fase aploide vi è in effetti anche un passaggio attraverso una terza fase nucleare. Si tratta della **fase dicariotica**, che si realizza quando due cellule (generalmente due gameti) si uniscono mettendo in comune i loro compartimenti cellulari (plasmogamia), ma prima che i loro nuclei si fondano in un nucleo

unico (cariogamia). Nella maggior parte degli eucarioti, questa fase nucleare è breve e transitoria, ma in ascomiceti e basidiomiceti la cariogamia è regolarmente differita rispetto alla plasmogamia. Due cellule aploidi (n) di due distinte ife si uniscono (plasmogamia) fondando una nuova ifa con due nuclei aploidi per cellula (fase dicariotica, $n+n$), un nucleo per ciascuno dei due tipi di ifa che si sono fusi. Questa ifa (detta anche *eterocariotica*) può accrescersi anche per tempi molto lunghi, producendo un micelio (dicariotico) e costruendo i corpi fruttiferi del fungo. La fase diploide ($2n$) si realizza esclusivamente negli sporangi del fungo, dove, successivamente alla cariogamia, per meiosi si formano le spore (meiospore; vedi Paragrafo 5.2.2.4) (Figure 7.15 e 7.16).

Si potrebbe in effetti pensare a uno schema generale di ciclo vitale, da sostituire agli schemi di Figura 2.1, che comprenda in modo esplicito tutte tre le fasi del ciclo, aploide, dicariotica e diploide (Figura 2.3), che assumono un'importanza relativa differente da organismo a organismo. Tuttavia, sebbene questa schematizzazione possa vantare una maggiore generalità, nemmeno essa è universale, e vi saranno comunque casi che faticano a essere inquadrati nello schema o per i quali si rendono necessarie ulteriori precisazioni. Un semplice esempio è offerto dalle specie poliploidi, o da quelle che presentano popolazioni o individui a diverso grado di ploidia.

Nelle specie che non si riproducono sessualmente, per le quali cioè la sessualità non è una parte costitutiva del ciclo vitale, l'alternanza di fase nucleare si compie entro la stessa generazione e addirittura entro lo stesso compartimento cellulare. Nel protista euglenozoo aploide *Euglena*, il ciclo vitale coincide con il ciclo cellulare (Scheda 2.1). La fase diploide è ridotta alla fase di crescita G2 dell'interfase che segue la fase di replicazione del DNA (fase S) durante la quale vi è il raddoppio dei cromosomi. Una transitoria fase dicariotica si realizza tra la fine della telofase mitotica e il successivo completamento della citodieresi, che avviene per scissione binaria e coincide con il completamento del processo riproduttivo.

Nelle specie partenogenetiche obbligate con partenogenesi ameiotica, dove la meiosi è soppressa e le uova sono prodotte da una divisione cellulare indistinguibile da una mitosi (Paragrafo 5.2.3.3), come nei rotiferi bdelloidei, la fase aploide è completamente soppressa. Tuttavia, visto il processo di divergenza che interessa i cromosomi omologhi, a causa del protrarsi della riproduzione clonale, si potrebbe anche sostenere che è soppressa la fase a ploidia superiore (gli bdelloidei sono considerati tetraploidi degenerati, Gladyshev e Arkhipova 2010). Alcune specie, in effetti, hanno persino un numero dispari di cromosomi, per esempio, *Philodina roseola* ne ha 13.

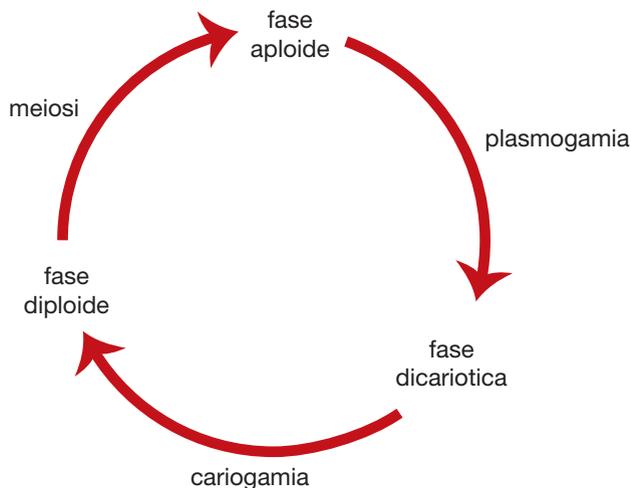


Figura 2.3 Schema generale della successione delle fasi nucleari in un ciclo biologico, connesse dagli eventi citogenetici più significativi che ne marcano le transizioni. In organismi diversi, fasi differenti possono essere predominanti rispetto ad altre. Per esempio, quella aploide per un muschio, quella dicariotica per un basidiomicete, quella diploide per un vertebrato.

SCHEDA 2.1

Ciclo cellulare

Nel processo di proliferazione delle cellule eucarioti per mitosi, siano esse interi individui unicellulari o parti di un individuo pluricellulare, viene tipicamente riconosciuta una ciclica successione di fasi, che costituisce una generalizzazione di un processo che nella realtà può avere decorsi diversi.

Il ciclo si compone di un'alternanza tra una fase mitotica (M) di divisione del nucleo ed eventualmente della cellula e di una interfase (I) che occupa generalmente la maggior parte della durata dell'intero ciclo. L'interfase può essere a sua volta suddivisa in tre sottofasi: la fase G1 (*first gap*) è una fase di crescita; a questa segue la fase S (*DNA synthesis*) durante la quale avviene la duplicazione del corredo cromosomico, a sua volta seguita dalla fase G2 (*second gap*) che è di nuovo una fase di crescita (ma con un contenuto di DNA nucleare doppio) che anticipa la successiva fase di mitosi. La sintesi di RNA e proteine e la moltiplicazione degli organelli citoplasmatici (incluso il materiale genetico in essi contenuto, vedi Scheda 5.3) avvengono durante tutta l'interfase, mentre la sintesi del DNA nucleare è esclusiva della fase S.

Molte cellule possono inoltre trovarsi in una fase diversa da quelle appena elencate, detta fase G0 (o anche, non sempre a proposito, *fase di quiescenza*), che rappresenta la condizione di una cellula uscita dal ciclo cellulare e che non può più dividersi. La condizione G0 può essere irreversibile oppure reversibile. In questo secondo caso, la reintegrazione nel ciclo cellulare dipende dalla ricezione di specifici segnali induttivi esterni.

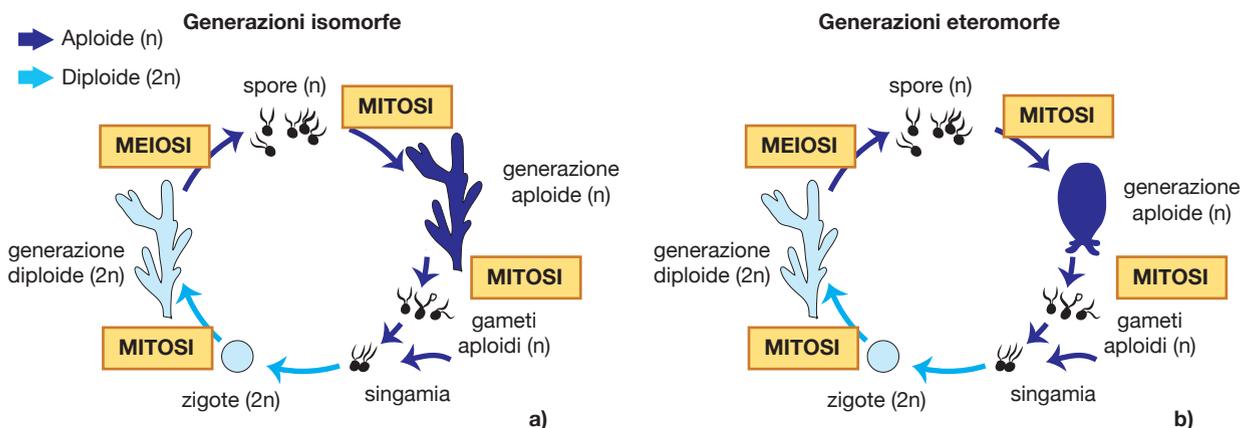
Tutte le diverse fasi del ciclo cellulare sono strettamente regolate da specifiche molecole presenti nel citoplasma, la concentrazione e lo stato di attivazione delle quali sono a loro volta dipendenti da segnali chimici e fisici sia interni che esterni alla cellula opportunamente trasdotti. Localizzati in punti chiave del ciclo cellulare, vi sono i cosiddetti *checkpoint* dove il ciclo cellulare si blocca di default, in attesa di ricevere un segnale di consenso, nella forma di specifiche molecole del citoplasma, che "autorizza" la cellula a procedere da una fase alla successiva.

Per una trattazione più approfondita del ciclo cellulare e della sua regolazione si rimanda ai testi di biologia cellulare (per esempio, Alberts *et al.* 2015).

2.1.1 Cicli aplodiplonti isomorfi ed eteromorfi

Negli eucarioti pluricellulari aplodiplonti, sia i prodotti unicellulari della meiosi all'inizio della fase aploide (spore), sia il prodotto unicellulare della singamia all'inizio della fase diploide (zigote) vanno incontro a proliferazione cellulare, per mitosi, secondo il processo di sviluppo tipico di ciascuna delle due generazioni. Di là dalla differenza nella ploidia tra le due fasi, aploide e diploide, le generazioni delle due fasi possono mostrare diverso grado di somiglianza a livello morfologico. Si parla di **generazioni isomorfe** quando vi è una sostanziale identità strutturale tra le generazioni delle due fasi, mentre, se queste sono morfologicamente ben distinguibili, si parla di **generazioni eteromorfe** (Figura 2.4). Tra le clorofite, un classico esempio di generazioni isomorfe è offerto da *Ulva* (la comune lattuga di mare, Figura 7.9), mentre hanno generazioni eteromorfe *Derbesia* o *Dictyota*. Tutte le embriofite sono caratterizzate da generazioni marcatamente eteromorfe, con predominanza del gametofito nelle briofite (Figura 7.10) e dello sporofito nelle tracheofite (Figure 7.11-7.13).

Figura 2.4 Confronto schematico tra cicli aplodiplonti con generazioni isomorfe (a), dove sporofito e gametofito sono morfologicamente simili, e cicli aplodiplonti con generazioni eteromorfe (b), dove sporofito e gametofito sono morfologicamente ben distinguibili.



2.1.2 Cicli aplodiplonti con omosporia ed eterosporia

Nelle specie aplodiplonti la classificazione di un organismo come *gonocorico* (o *dioico*, cioè con anisogametia a sessi separati), *ermafrodita* (o *monoico*, cioè con anisogametia a sessi riuniti), o *sessualmente indeterminato* (cioè con isogametia) (Capitolo 3), è complicata dalla presenza delle generazioni aploidi (gametofito) e diploidi (sporofito) che non devono necessariamente riprodursi secondo le stesse modalità. Le caratteristiche dei prodotti della meiosi della generazione diploide (spore) contribuiscono a definire le modalità riproduttive di un organismo aplodiplonte non meno delle caratteristiche dei gameti prodotti dalla generazione aploide.

Si parla così di **ciclo con omosporia** (o **isosporia**, o di **organismo omosporo/isosporo**) quando lo sporofito produce un unico tipo di spore (**omospore** o **isospore**), che dà origine a un unico tipo di gametofito, mentre si parla di **ciclo con eterosporia** (o **anisosporia**, o di **organismo eterosporo/anisospore**) quando lo sporofito produce due tipi di spore (**eterospore/anisospore**), generalmente identificate come *micro-* e *megaspore*, che danno origine a due tipi di gametofito, *microgametofito* e *megagametofito*, rispettivamente.

Da notare che il significato di “maschile” e “femminile”, a rigore riservato agli individui produttori di eterogameti e ai gameti stessi (spermatozoi e uova), viene di fatto esteso alle eterospore: microspore, maschili, e megaspore, femminili. Se anche lo sporofito presenta “sessi separati”, cioè se un individuo produce esclusivamente micro- o megaspore, questi vengono a loro volta indicati come *microsporofito* e *megasporofito*. Questi due termini non sono comunemente in uso per le piante vascolari a sessi separati, per le quali si parla semplicemente di sporofito maschile e femminile.

Dalla combinazione dei processi di formazione di spore e gameti si realizzano tre tipi principali di ciclo aplodiplonte (Figura 2.5):

- **Ciclo con omospore e isogameti.** Lo sporofito è sessualmente indeterminato e produce spore di un unico tipo che danno origine a un gametofito sessualmente indeterminato che produrrà isogameti (Figura 2.5a). Spore, gametofiti e gameti possono tuttavia appartenere a uno specifico tipo coniugativo (Paragrafo 6.6). Due esempi sono le alghe verdi *Cladophora vagabunda* e *Caulerpa*.
- **Ciclo con omospore e anisogameti.** Lo sporofito è sessualmente indeterminato e produce spore di un unico tipo che danno origine ciascuna a un gametofito monoico che produrrà gameti maschili e femminili (Figura 2.5b). È questo il caso della maggior parte delle felci (Figura 7.11). Oppure le spore danno origine gametofiti dioici (maschili o femminili) che produrranno gameti esclusivamente maschili o femminili (Figura 2.5c). È questo il caso della maggior parte delle epatiche.
- **Ciclo con eterospore e anisogameti.** Lo sporofito è sessualmente determinato (maschio, femmina o monoico) e produce spore maschili e/o femminili che daranno origine a gametofiti dioici che produrranno gameti esclusivamente maschili o femminili. È questo il caso della maggior parte della spermatofite, con lo sporofito generalmente monoico (Figura 2.5d, Figura 7.12), più raramente dioico (Figura 2.5e).

Per i meccanismi di determinazione del sesso nei diversi tipi di ciclo aplodiplonte si veda il Capitolo 6.

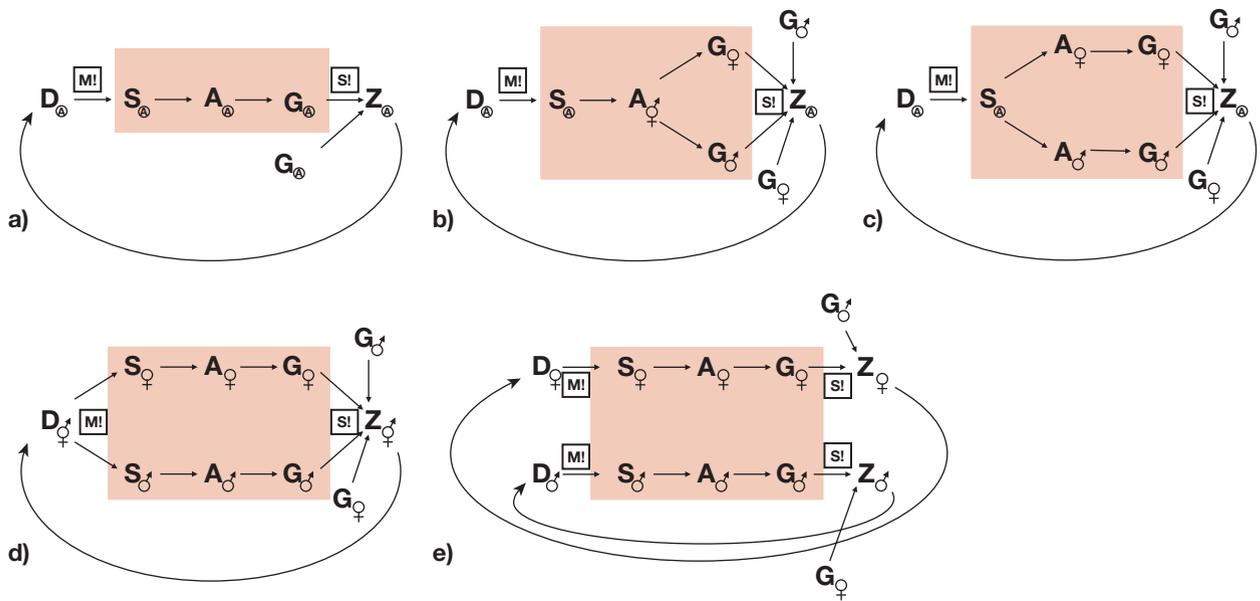


Figura 2.5 Rappresentazione schematica delle diverse combinazioni dei processi di formazione di spore e gameti che si realizzano nei cicli aplodiplonti. a) Ciclo con omospore e isogameti: lo sporofito sessualmente indeterminato produce spore di un unico tipo che danno origine a un gametofito sessualmente indeterminato che produrrà isogameti. b) Ciclo con omospore, anisogameti e gametofito monoico: lo sporofito sessualmente indeterminato produce spore di un unico tipo che si sviluppano in un gametofito monoico che produrrà gameti maschili e femminili. c) Ciclo con omospore, anisogameti e gametofito dioico: lo sporofito sessualmente indeterminato produce spore di un unico tipo che si possono sviluppare in un gametofito maschile che produrrà gameti maschili, o in un gametofito femminile che produrrà gameti femminili. d) Ciclo con eterospora e anisogameti e sporofito monoico: lo sporofito produce spore maschili (microspore) e femminili (megaspore); queste daranno origine a gametofiti maschili (microgametofiti) o femminili (megagametofiti) che produrranno gameti esclusivamente maschili o femminili, rispettivamente. e) Ciclo con eterospora e anisogameti e sporofito unisessuale: lo sporofito maschile (microsporofito) produce spore maschili (microspore) che daranno origine a gametofiti maschili (microgametofiti) che produrranno gameti maschili (spermatozoi); lo sporofito femminile (megasporofito) produce spore femminili (megaspore) che daranno origine a gametofiti femminili (megagametofiti) che produrranno gameti femminili (uova). A: individuo della fase aploide; D: individuo della fase diploide; S: spora; G: gamete; Z: zigote; M!: meiosi; SI: singamia. ⊕: sessualmente indeterminato. In evidenza la fase aploide.

2.1.3. Cicli aplodiplonti e riproduzione asessuale

Negli organismi aplodiplonti la riproduzione asessuale può accompagnarsi a quella sessuale nell'ambito dello stesso ciclo. La riproduzione asessuale può avvenire in fase aploide (per esempio, nei muschi, *Sphagnum*), diploide (per esempio, nella maggior parte delle angiosperme), o in entrambe (per esempio, in alcune felci, soprattutto fra le imenofillacee dove, oltre allo sporofito, sebbene più raramente, può riprodursi per propaguli anche il protallo). Oltre alle spore aploidi prodotte dallo sporofito per meiosi (meiospore), molti gametofiti e sporofiti delle clorofite producono spore per mitosi (mitospore), rispettivamente aploidi e diploidi, che rappresentano quindi una forma di riproduzione asessuale.

La riproduzione asessuale, in questi casi, dà origine a generazioni multiple che non solo condividono la stessa fase nucleare, ma presentano anche la stessa forma organizzativa dell'organismo che così si riproduce (per esempio, quella dello sporofito). Vedremo nei prossimi paragrafi il caso in cui differenti forme organizzative di uno stesso organismo (tutte diploidi) e diversi tipi di riproduzione si ritrovano entro uno stesso ciclo diplonte.

SCHEMA 2.2

La “medusa immortale”

In molti cnidari idrozoi, l'alternanza di generazione fra polipo e medusa coincide con un'alternanza tra organizzazione coloniale e organizzazione solitaria (Paragrafo 2.5). La larva planctonica, detta planula, si fissa a un substrato dove metamorfoserà in un polipo che inizierà a riprodursi asessualmente producendo un aggregato coloniale di polipi. Da questo si generano, sempre per via asessuale, le meduse, che costituiscono la successiva fase solitaria del ciclo. Le meduse si sviluppano e si accrescono conducendo vita pelagica, fino a raggiungere la maturità sessuale e a riprodursi. Dalle uova, generalmente fecondate, si svilupperanno le planule del ciclo successivo.

Sorprendentemente, l'idrozoo *Turritopsis dohrnii* (precedentemente identificato come *T. nutricola*) è in grado di invertire il “senso di percorrenza” del suo ciclo vitale, tornando a una fase con organizzazione di polipo (dapprima uno stolone, poi una piccola colonia di polipi), non in grado di riprodursi sessualmente, dopo aver raggiunto la maturità sessuale, ed eventualmente essersi riprodotto, come individuo medusoide solitario (Piraino *et al.* 1996). In laboratorio, questo fenomeno si osserva nella totalità delle meduse, mentre in natura non è mai stato osservato, verosimilmente per la sua elusività.

T. dohrnii realizza questa inversione del ciclo alterando lo stato di differenziamento di alcune cellule (transdifferenziazione), un fenomeno generalmente associato alla rigenerazione di parti danneggiate o perdute di un organismo. A seguito di una trasformazione morfogenetica che può decorrere secondo percorsi di sviluppo alternativi, la medusa si fissa al substrato, libera i suoi gameti, ultimo atto della sua vita da individuo sessualmente maturo, e produce degli stoloni striscianti. Due giorni dopo la comparsa dei primi stoloni, da questi si formano i primi polipi. Questi si nutriranno di zooplancton e potranno presto generare nuove meduse.

A seguito di questa scoperta, *T. dohrnii* è diventata famosa come la “medusa immortale”. Questo idrozoo sembra avere effettivamente la capacità di eludere la senescenza (Paragrafo 1.5), ma, senza nulla togliere all'eccezionalità del fenomeno, un'analisi più approfondita, che non può non coinvolgere il problema di cosa sia un individuo (Paragrafo 1.4), mostra che non si tratta di un caso di autentico sviluppo senza invecchiamento.

La medusa torna a riprendere il piano organizzativo del polipo attraverso un processo di sviluppo, ma si era formata attraverso un evento riproduttivo, e il nuovo polipo non si svilupperà in una medusa, ma ne genererà diverse. Non è possibile andare e venire dal polipo alla medusa attraverso il solo sviluppo. Negli idrozoi, polipo e medusa non sono due stadi di sviluppo di uno stesso individuo quando si passa da polipo a medusa, mentre lo sono nel passaggio da medusa a polipo. In altre parole, la reversione non riguarda semplicemente il processo di sviluppo, ma l'intero ciclo vitale, coinvolgendo anche la riproduzione.

Adottando un concetto genetico di individuo (Paragrafo 1.6.2), il genet non si riproduce se non sessualmente, così negli cnidari sparisce il concetto di alternanza di generazione e la crescita e proliferazione dei polipi, così come la produzione di meduse, sono aspetti dello sviluppo dell'unico genet. In questo caso si può effettivamente dire che in *T. dohrnii* il genet prima invecchia fino a svilupparsi in meduse e poi ringiovanisce tornando allo stadio (qui sì, si tratta di stadio) di polipo. Tuttavia, in questo modo il ciclo vitale di *T. dohrnii* perde in qualche modo di eccezionalità, riproponendo quello che si osserva in molti individui genetici se si nega l'esistenza della riproduzione asessuale. Il clone di pioppo tremulo noto come *Pando* (Paragrafo 1.6.2) continua a invecchiare (nello sviluppo di ogni “albero” (ramet) già prodotto) e a ringiovanire (ogni volta che produce nuovi ramet) da decine di migliaia di anni.

Tra i cordati, la riproduzione asessuale è obbligatoria nelle salpe e nei dolioli, che alternano regolarmente generazioni sessuali e asessuali in cui gli individui sono morfologicamente distinti e vengono detti *blastozoidi* e *oozoidi*, rispettivamente. Per esempio, nelle salpe lo zigote si sviluppa in un oozooide solitario (generazione asessuale) che manca delle gonadi, ma possiede una struttura ventrale dove per gemmazione si producono stoloni. Questi stoloni danno origine a catene di blastozoidi (generazione sessuale) che possiedono gonadi, ma non sono in grado di produrre stoloni (Nielsen 2012).

Ma è tra i digenei che si trovano cicli metagenetici più complessi. Per questi plateniminti non si può parlare di un “tipico” ciclo vitale e, tra i metazoi, la diversità nei loro cicli rivaleggia con quella degli cnidari. Nella maggior parte dei casi, un adulto (stadio *marita*) ermafrodita (tranne che in *Schistosoma*, gonocorico) che vive come parassita di un vertebrato, produce uova che vengono fecondate e rilasciate nell'ambiente, dalle quali si sviluppa una larva acquatica a vita libera. Questa minuscola larva, il *miracidio*, può infettare un mollusco. Nel corpo del mollusco, il miracidio si sviluppa in una *sporocisti madre*. Questa si riproduce asessualmente (secondo alcune interpretazioni, per partenogenesi), dando vita a una seconda generazione di sporocisti (*sporocisti figlie*)

che, ancora per via asessuale, danno vita a una prima generazione di *redie*, la forma che maturerà in adulto. Ma anche le *redie* possono riprodursi asessualmente (anche qui, secondo altre interpretazioni, per partenogenesi), dando vita a nuove generazioni di *redie*. Prima o poi, le *redie* producono un nuovo tipo di larve, le *cercarie*, che a volte si trasformano in immobili *metacercarie* prima di maturare come marite, chiudendo, finalmente, il ciclo. Se, nella riproduzione delle sporocisti e delle *redie*, di partenogenesi effettivamente si tratta, anziché di riproduzione asessuale, questo ciclo dovrebbe essere descritto come un ciclo eterogonico (Paragrafo 2.3), piuttosto che metagenetico. Ma è possibile che la riproduzione uniparentale segua modalità citogenetiche diverse in specie diverse, o anche tra eventi riproduttivi diversi all'interno dello stesso ciclo. Emerge così un ulteriore “confine difficile”, tra metagenesi ed eterogonia, da affiancare al confine se possibile più arduo tra metagenesi e metamorfosi, anticipato nel Capitolo 1 e discusso nella Scheda 2.3.

SCHEDA 2.3

Metagenesi vs. metamorfosi

Nel tipico ciclo vitale degli cnidari, il passaggio da polipo a medusa è interpretato come un cambio di generazione, che comprende quindi un evento riproduttivo, mentre nel tipico ciclo vitale degli echinodermi il passaggio da larva ad adulto (o giovanile) è descritto come una metamorfosi, ovvero come la trasformazione di un individuo, senza l'interposizione di un evento riproduttivo. Ma è sempre così chiara questa distinzione? Dove si pone il confine tra metagenesi e metamorfosi? Riprendendo il tema dei “confini difficili” anticipato nel Capitolo 1, esaminiamo qui il valore di alcuni tra i criteri discriminanti proposti.

Un primo criterio potrebbe fare appello al significato demografico della riproduzione: se c'è riproduzione, ci attendiamo un aumento del numero di individui. Negli scifozoi e negli idrozoi il distacco di una o più meduse dal polipo parentale porta a un incremento del numero di individui. Ma se il polipo scompare nel dar vita a una sola medusa? Nei cubozoi, per esempio, il polipo non dà origine a meduse per strobilazione o gemmazione, ovvero attraverso un processo che preserva il polipo come individuo genitore (di una certa generazione) distinto dalle meduse (sua prole, appartenente alla generazione successiva). Nei cubozoi il polipo “si trasforma” direttamente in una medusa. Questa sembra una questione di sviluppo, quindi, una metamorfosi, piuttosto che un caso di riproduzione. Dovremmo chiamare il polipo “larva” e dichiarare che il ciclo dei cubozoi comprende una sola generazione?

Se il criterio demografico non separa chiaramente la metagenesi degli cnidari dalla metamorfosi, potremmo allora adottare un criterio più restrittivo, considerando cioè che nella riproduzione asessuale per gemmazione il genitore sopravvive al distacco della sua discendenza dal suo corpo, mentre nulla sopravvive alla metamorfosi al di fuori dell'organismo metamorfosato. Ma nel caso dei cubozoi, nessun polipo sopravvive alla formazione della medusa, e nell'idrozoa *Eirene hexanemalis* il polipo è addirittura planctonico (come una larva di riccio di mare)

e produce per gemmazione una singola medusa che riassorbe completamente ciò che rimane del polipo (Bouillon *et al.* 2006), realizzando un ciclo che può essere descritto come monogenerazionale, similmente a quello di un comune riccio di mare. In questo caso, la differenza tra il polipo dell'idrozoa e la larva (il pluteo) del riccio, non è più quella tra un adulto e una larva, ma tra larve con specificazione precoce (riccio) o tardiva (polipo) della massa di cellule che darà origine all'adulto. Al contrario, nella stella di mare *Luidia sarsi* la larva può continuare a nuotare per tre mesi dopo che il giovane che da essa si è originato se ne è distaccato (Williamson 2006). Dovremmo dire che la larva di questo echinoderma si è riprodotta asessualmente e che si tratta di un ciclo vitale metagenetico che comprende due generazioni?

Magari un criterio per separare nettamente metagenesi da metamorfosi potrebbe essere quello di entrare nel merito della dinamica dei rispettivi processi, sostenendo che nella metagenesi la riproduzione avviene attraverso gemme che sono solo una parte dell'individuo genitore, mentre la metamorfosi è una trasformazione di un intero individuo. Ma in molte forme di metamorfosi tra gli invertebrati marini la maggior parte del corpo della larva viene scartata o demolita e il giovane deriva da un piccolo numero di cellule fondatrici dette “set-aside cells”. Addirittura, la larva parassita di pesci del bivalve d'acqua dolce *Mutela bourguignati* produce una vera e propria gemma da cui si forma il bivalve giovanile (Fryer 1961). Ci sono dunque due generazioni nel ciclo di questo bivalve?

Dove l'evoluzione non ha portato alla soppressione della fase di polipo o di quella di medusa, i cicli degli cnidari sono invariabilmente descritti in termini di metagenesi, indipendentemente da come avviene il passaggio polipo-medusa. Invece, i cicli di molluschi ed echinodermi che prevedono una fase larvale, sono invariabilmente descritti in termini di metamorfosi, indipendentemente da come avviene il passaggio larva-adulto. Una distinzione tra riproduzione e metamorfosi può in molti casi ridursi a una questione lessicale, o di tradizione tassonomica (Minelli 2009).

Infine, un'osservazione che mostra quanto le nostre classificazioni possano condizionare la percezione che abbiamo del ciclo vitale degli organismi. La poliembrionia, la generazione di più di un embrione da un singolo evento di fecondazione (Paragrafo 3.1.2.4), è di norma considerata una forma di riproduzione sessuale con esito parzialmente clonale (Avisé 2008), poiché genera più copie identiche di uno stesso genotipo, anche se questo è differente da quello dei genitori. Tuttavia, la poliembrionia potrebbe essere invece considerata una forma di riproduzione asessuale in una fase molto precoce (embrionale) dello sviluppo. In questa prospettiva, le specie che si riproducono per poliembrionia esibiscono un'alternanza di generazioni sessuali e asessuali e dovremmo quindi a tutti gli effetti annoverare tra le specie con un ciclo metagenetico anche alcune specie di plattelminti, di vespe e di armadilli, per le quali la poliembrionia è abituale.

2.3 Alternanza di generazioni anfigoniche e partenogenetiche: cicli eterogonici

In alcuni eucarioti la riproduzione anfigonica si alterna regolarmente con la riproduzione sessuale uniparentale per partenogenesi ciclica (vedi Capitolo 3). Questi cicli multi-generazionali, dove si succedono generazioni a riproduzione anfigonica e generazioni che si riproducono per partenogenesi, vengono detti **cicli eterogonici** (Figura 2.8). Cicli eterogonici si trovano in alcune specie di nematodi parassiti e, più notoriamente, nella maggior parte dei rotiferi monogononti, dei cladoceri e degli afidi.

In tutti questi animali, il passaggio dalla riproduzione per partenogenesi a quella anfigonica è regolato dalla interpretazione di specifici indicatori delle condizioni ambientali, come la riduzione della lunghezza del dì rispetto alla notte o l'aumento della densità della popolazione, ma, come vedremo, vi sono significative differenze nelle modalità di ricezione del segnale ambientale e nella sua successiva trasduzione nella risposta fisiologica dell'organismo. Queste differenze sono in parte legate agli specifici meccanismi di determinazione del sesso in questi gruppi (vedi Capitolo 6).

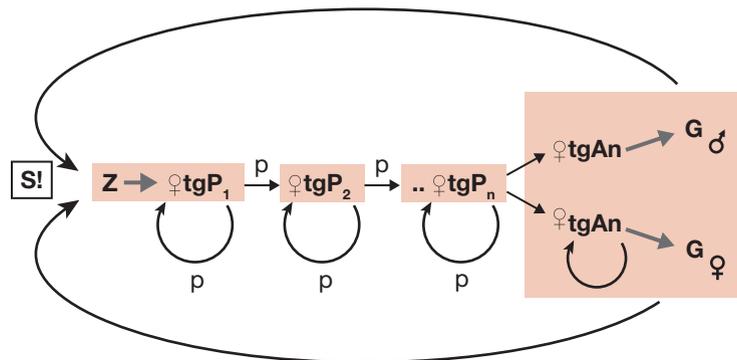


Figura 2.8 Rappresentazione schematica di un ciclo eterogonico. Le frecce sottili rappresentano fenomeni riproduttivi: partenogenesi (p) e singamia (S!). Le frecce grosse rappresentano fenomeni di sviluppo, come lo sviluppo dello zigote entro la prima generazione del ciclo e la produzione di gameti (G) entro l'ultima generazione del ciclo. Entro ciascuna generazione vi sono fenomeni di sviluppo, qui non rappresentati. I riquadri racchiudono diverse generazioni ascrivibili a una stessa tipologia di generazione, partenogenetica (tgP) o anfigonica (tgAn). I cicli eterogonici reali possono differire da questo schema in molti punti.

Nei rotiferi monogononti (Figure 2.9 e 7.18), i maschi sono aploidi, mentre le femmine sono diploidi e possono produrre due tipi di uova. Durante la buona stagione, **femmine amittiche** producono per partenogenesi grandi uova diploidi, che non hanno subito riduzione meiotica (**uova amittiche**) e non necessitano di essere fecondate. Queste si sviluppano in femmine nel volgere di 12-48 ore, così da meritare anche il nome di *uova subitaneae*. Un certo numero di generazioni partenogenetiche si susseguono durante la stagione favorevole, sino a che, tipicamente in autunno, si sviluppano femmine con ovario leggermente modificato rispetto a quello delle femmine amittiche. Tali femmine, dette **femmine mittiche**, producono uova aploidi, regolarmente ottenute per meiosi, dette **uova mittiche**. Queste, se fecondate, producono un guscio spesso e diventano uova resistenti (*uova durature*; in realtà, lo sviluppo è sospeso allo stadio di embrione di qualche decina di cellule; Boschetti *et al.* 2011), che si svilupperanno in femmine mature (diploidi) la stagione successiva, altrimenti nella stagione stessa si sviluppano in maschi (aploidi), i quali possono accoppiarsi con le loro “zie”. La partenogenesi permette una rapida crescita della popolazione, mentre la produzione di uova mittiche permette di superare la stagione avversa o periodi comunque sfavorevoli. Generalmente, la produzione di femmine mittiche da parte di madri amittiche è indotta da uno specifico segnale chimico che diffonde nell’acqua, prodotto dalle stesse femmine amittiche in risposta a specifiche variazioni in rilevanti parametri ambientali. Oltre una certa soglia di concentrazione, questa molecola proteica stimola nelle femmine amittiche la produzione di un segnale chimico interno che viene trasmesso agli oociti in formazione. Una frazione di questi si svilupperà per partenogenesi in femmine mittiche dopo la deposizione (Snell *et al.* 2006). In alcune specie sembra esservi invece una sorta di orologio interno, e i maschi compaiono dopo un certo numero di generazioni partenogenetiche, indipendentemente da segnali chimici (Ricci 2001).

Nei cladoceri (Figura 7.19), maschi e femmine sono diploidi e la determinazione del sesso è di tipo ambientale. Mentre le femmine si trovano costantemente negli ambienti acquatici in cui vivono, i maschi compaiono solo in alcuni periodi dell’anno, diversi a seconda della specie e della latitudine. Anche in questo gruppo la riproduzione per partenogenesi si alterna ciclicamente a quella anfigonica, in concomitanza con la presenza dei maschi. Le femmine partenogenetiche producono uova subitaneae, che nel volgere di 3-4 giorni si sviluppano in femmine, tuttavia, in risposta a specifici segnali ambientali le uova non fecondate si possono sviluppare in maschi (Capitolo 6). In presenza di maschi le stesse femmine partenogenetiche possono produrre uova aploidi che, se fecondate, divengono uova durature. Queste, protette da sole o a coppie da speciali astucci protettivi prodotti dalla madre (*efippi*) e/o dall’exuvia rilasciata dalla madre stessa alla muta con cui si libera delle uova, sono in grado di affrontare condizioni ambientali avverse. Poiché la produzione di uova capaci di sviluppo partenogenetico si basa sul non completamento della seconda divisione meiotica (Capitolo 5), una stessa femmina può produrre entrambi i tipi di uovo e, dopo la riproduzione anfigonica, una stessa femmina può riprendere a riprodursi per partenogenesi. Alcune specie compiono un ciclo eterogonico per anno (*specie monocicliche*), altre ne possono compiere diversi (*specie policicliche*).

Tra gli insetti vi sono numerose specie, in diversi gruppi, che alternano in modo più o meno regolare la riproduzione anfigonica a quella per partenogenesi (per esempio, molte specie di imenotteri cinipidi e di ditteri cecidomiidi), ma è tra gli afidi, che hanno un sistema cromosomico XO di determinazione del sesso (Capitolo 6), che si è evoluta una notevole diversità nei cicli eterogonici (Figura 7.20). Il ciclo ha generalmente la durata di un anno (*olociclo*), ma in alcune specie può estendersi su più anni (*paraciclo*), oppure la generazione anfigonica può diventare sporadica o addirittura scomparire (*anolociclo*), come avviene in alcune specie delle regioni più calde. I cicli degli afidi sono ulteriormente complicati dall’alternanza di forme di dispersione alate e di forme



Figura 2.9 I rotiferi monogononti (qui *Euchlanis*) hanno cicli vitali multigenerazionali con alternanza di riproduzione anfigonica e per partenogenesi (cicli eterogonici).

sedentaria attere, dalla possibilità di svilupparsi su una o più piante ospiti, oppure sulla stessa o su più parti della stessa pianta. Volendo schematizzare, nel ciclo si susseguono:

- i. una generazione di **fondatrici**, femmine che si sviluppano dall'uovo resistente che ha superato la stagione invernale; sono partenogenetiche, *virginopare* (cioè generano figlie a loro volta partenogenetiche) e generalmente attere;
- ii. una, ma più spesso diverse generazioni di femmine, che prendono nomi diversi a seconda che si sviluppino sulla stessa pianta ospite delle fondatrici o su un ospite secondario differente, anch'esse partenogenetiche e *virginopare*, attere o alate;
- iii. una generazione di femmine **sessupare** (che generano, cioè, prole anfigonica), anch'esse partenogenetiche; a seconda della specie, queste possono essere *anfi-pare*, che generano individui di entrambi i sessi, oppure *ginopare* o *andropare*, che generano individui di un solo sesso, femmine o maschi rispettivamente;
- iv. una **generazione anfigonica** con femmine quasi sempre attere e maschi quasi sempre alati.

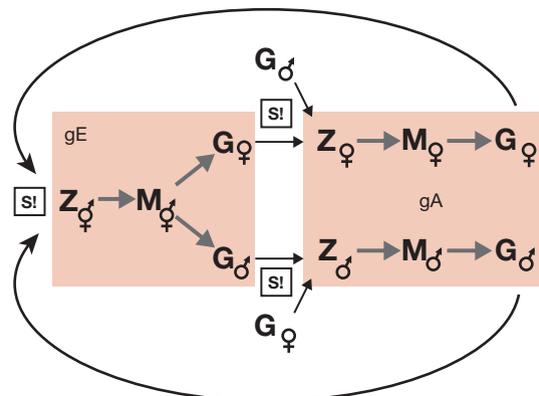
Se il segnale ambientale che porta allo sviluppo di una sessupara sia recepito dalla sessupara stessa nel corso del suo sviluppo o dalla madre *virginopara* è una questione ancora controversa (Bickel *et al.* 2013). Nella maggior parte degli afidi le generazioni partenogenetiche sono vivipare e solo la femmina anfigonica è ovipara, ma vi sono anche specie in cui tutte le generazioni sono ovipare.

Tra gli insetti, un altro esempio di ciclo eterogonico è offerto da molte specie di vespe gallicole (cinipidi), che hanno un sistema aplodiploide di determinazione del sesso (Paragrafo 6.1.3). Questi insetti hanno due generazioni per anno. Le femmine primaverili sono partenogenetiche, alcune andropare, altre ginopare. La loro discendenza costituisce la generazione estiva di maschi e femmine anfigoniche. Dalle loro uova fecondate schiuderanno le femmine partenogenetiche dell'anno (ciclo) successivo. Gli individui delle due generazioni possono differire nella morfologia, nella caratteristiche delle galle che producono e nella localizzazione delle stesse sulla pianta (Heming 2003). In *Biorhiza pallida* i maschi sono alati, le femmine della generazione anfigonica hanno ali vestigiali e quelle della generazione partenogenetica sono completamente attere.

2.4 Alternanza di generazioni gonocoriche ed ermafrodite: cicli eterogenici

Alcuni nematodi mostrano una singolare alternanza di generazioni gonocoriche ed ermafrodite, talvolta indicata con il termine di **ciclo eterogenico** (Figura 2.10).

Figura 2.10 Rappresentazione schematica di un ciclo eterogenico complesso. Le frecce sottili rappresentano fenomeni riproduttivi e le frecce grosse rappresentano fenomeni di sviluppo. I riquadri racchiudono le due diverse generazioni, la generazione ermafrodita (gE) e quella anfigonica (gA). G: gamete; M: individuo riproduttivamente maturo; Z: zigote; S!: singamia.



Nei nematodi parassitoidi di insetti del genere *Heterorhabditis* (Figura 2.11), i giovani infettivi del terzo stadio sono portatori di un batterio nel lume del tratto anteriore dell'intestino. Trovato un ospite adeguato, un giovane può entrarvi attraverso la bocca, l'ano, gli stigmi o direttamente attraverso la cuticola. Più individui possono entrare nello stesso ospite. Poche ore dopo l'ingresso nell'ospite, il nematode si sposta negli spazi del mixocele di quest'ultimo, dove rilascerà i batteri di cui è portatore. Questi si moltiplicheranno velocemente uccidendo l'ospite in uno-due giorni. Nell'ospite, il giovane si nutre dei batteri e si sviluppa in adulto dopo circa tre giorni dalla morte dell'insetto. Questa prima generazione di adulti è ermafrodita e dopo l'accoppiamento depone le uova nella cavità del corpo dell'insetto. I giovani che schiudono da queste uova si sviluppano negli adulti gonocorici della seconda generazione. Dall'accoppiamento di quest'ultimi si producono le uova da cui si svilupperanno i giovani infettivi della generazione successiva. Questi escono da ciò che rimane del primo ospite e si disperdono nell'ambiente in cerca di un nuovo ospite (Nguyen e Smart 1990).



Figura 2.11 I nematodi del genere *Heterorhabditis* hanno cicli vitali multigenerazionali con alternanza di generazioni gonocoriche ed ermafrodite (cicli eterogenici).

2.5 Alternanza di generazioni solitarie e coloniali

Tra i cicli multigenerazionali, cioè tra quelli che vedono interpersi più di una fase riproduttiva tra due successive occorrenze di una stessa tipologia di organismo nell'ambito del ciclo vitale, ve ne sono alcuni che coinvolgono una o più fasi di aggregazione di diversa natura tra gli individui che vengono generati.

Questi sono spesso etichettati come cicli con **alternanza di generazioni solitarie e coloniali**. Esempi si trovano tra le spugne, gli idrozoi, gli antozoi, i briozoi, gli urocordati (per esempio, *Botryllus*; Figura 2.12) e le alghe verdi (per esempio, *Volvox*).

Nel Capitolo 1 abbiamo spiegato le difficoltà che gli organismi coloniali pongono a una circoscrizione non ambigua dei processi riproduttivi. Il problema origina dalla difficoltà di trovare un criterio univoco per stabilire cosa in una colonia dovrebbe contare come un individuo, ovvero cosa porre al centro dell'evento riproduttivo: il singolo membro della colonia o la colonia nel suo insieme? La risposta, di là da preferenze personali, dipende da quello che ci proponiamo di descrivere o indagare in un determinato organismo (per esempio, ecologia o evoluzione), nonché dal tipo di colonia, con particolare riguardo al livello di integrazione di questa e dal grado di indipendenza e dalla separazione dei ruoli,



Figura 2.12 Una colonia del tunicato *Botryllus schlosseri*. I 'petali' della colonia a forma di fiore sono gli zooidi maturi. Questo urocordato ha un ciclo vitale multigenerazionale con alternanza di generazioni solitarie e coloniali.

anche riproduttivi, tra i membri. Senza abbracciare dogmaticamente una o l'altra delle due estreme visioni alternative, cerchiamo invece di analizzare gli effetti che queste hanno sulla descrizione e sull'interpretazione dei cicli vitali.

Nell'interpretare una colonia come associazione di individui, descriviamo un generico ciclo vitale che si applica a molti invertebrati marini. La larva planctonica di un individuo fondatore, una volta trovato un luogo opportuno dove stabilirsi, compie una metamorfosi e inizia una fase sedentaria da adulto. A questo punto inizia a riprodursi asessualmente, tipicamente per gemmazione, generando un discendenza di individui detti zooidi che a loro volta continueranno a riprodursi asessualmente allo stesso modo. Gli zooidi rimarranno però in contatto fisico o in connessione anatomica tra loro, producendo un aggregato coloniale. Lo zooide primario può essere morfologicamente simile agli zooidi secondari che da esso prendono origine (per esempio, *Corallium*), ma può anche differirne notevolmente. Negli cnidari, il polipo primario presenta spesso dimensioni molto maggiori dei polipi secondari, come nel caso dell'antozoo *Pennatula*, dove nella colonia a forma di penna, da cui il nome, il polipo primario costituisce il "calamo" da cui si diramano serie multiple di polipi secondari a formare il "vessillo".

Dopo una fase di maturazione, una parte o l'intero insieme dei membri della colonia diviene competente per riprodursi sessualmente. A seconda delle specie, ci sono colonie di zooidi esclusivamente maschi o femmine (per esempio, *Corallium rubrum*), con zooidi di ambo i sessi (simultaneamente, per esempio, *Cladopsammia rolandi*, o in tempi diversi, *Stylophora pistillata*), e colonie con zooidi ermafroditi, come nella maggior parte dei briozoi. Gli zooidi fertili producono gameti dall'unione dei quali si formeranno zigoti che attraverseranno una fase di sviluppo solitaria mobile: la nuova generazione di larve planctoniche. In questa interpretazione vi è un'effettiva alternanza tra la singola generazione solitaria dell'individuo fondatore e le generazioni coloniali degli zooidi che da questo discendono. Tuttavia, a differenza dai cicli metagenetici di molti cnidari (idroidi), dove l'alternanza medusa/polipo coincide con un'alternanza di fasi solitaria/coloniale, qui il passaggio solitario-coloniale non corrisponde a un cambio di modalità riproduttiva e, spesso, nemmeno all'esistenza di profonde differenze morfologiche tra le due generazioni. In questi cicli, si riproducono asessualmente sia il fondatore solitario che molte generazioni di zooidi secondari della colonia, mentre alcuni zooidi passano a riprodursi sessualmente, in un modo che, a seconda delle specie, può essere più o meno esclusivo e/o reversibile.

Interpretando invece la colonia del ciclo vitale appena descritto come un individuo, la proliferazione degli zooidi è vista come una fase di crescita dell'individuo-colonia attraverso la moltiplicazione delle sue parti, piuttosto che come una fase riproduttiva. La colonia è così intesa come un organismo modulare, come può esserlo un albero. E come un albero, che cresce per aggiunta di moduli pluricellulari (rami) e possiede organi sessuali multipli (fiori), la colonia cresce incrementando il numero dei suoi moduli (zooidi) e si riproduce attraverso organi sessuali distribuiti (gli zooidi fertili). L'organismo-colonia può anche riprodursi asessualmente, per frammentazione o distacco di propaguli di zooidi (come nel briozoo *Discoporella*; Ryland 2005), ma non vi è alcuna alternanza di generazioni.

2.6 Alternanza di generazioni unicellulari e pluricellulari

Quando la questione individuo-colonia viene formulata a riguardo delle aggregazioni di individui unicellulari, il problema si traduce nella questione se considerare tale aggregazione una colonia di unicellulari o un organismo pluricellulare a pieno titolo. Anche in questo caso, come nel precedente, le opinioni possono divergere, sulla base del livello di integrazione e ripartizione dei ruoli tra le cellule di un aggregato

pluricellulare. In alcuni casi è la tradizione a far vedere nel corpo di una spugna un singolo organismo, nonostante la grande autonomia e la modesta differenziazione delle cellule che la compongono, mentre sancisce che un insieme integrato di ciliati (per esempio, *Zoothamnium*) costituisce una colonia, nonostante la profonda connessione anatomica e la differenziazione delle cellule che la compongono. Il passaggio dall'organizzazione unicellulare a quella pluricellulare è ovviamente un soggetto di grande interesse nell'ambito degli studi evolutivisti. Bonner (2000) individua almeno 13 eventi evolutivi indipendenti di passaggio dalla organizzazione unicellulare a quelle pluricellulare, distribuiti tra eubatteri (per esempio, mixobatteri), archeobatteri (per esempio, *Methanosarcina*) ed eucarioti (metazoi, funghi, amebe sociali, embriofite e alghe brune, più alcuni gruppi all'interno dei ciliati, dei foraminiferi, delle alghe verdi, delle alghe rosse e delle diatomee). Qui non si può fare a meno di menzionare due gruppi di organismi il cui ciclo vitale, che presenta un'alternanza di generazioni con piano organizzativo uni- e pluricellulare, è visto come al limite tra unicellularità coloniale e vera pluricellularità. Si tratta di due gruppi di micetozoi, o muffe mucillaginose, dal ciclo vitale per altri versi molto differente.

Nei mixogastridi, o muffe mucillaginose plasmodiali, dallo zigote, per mitosi non seguita da citodieresi, si sviluppa una massa plasmodiale con molti nuclei diploidi che può raggiungere anche diversi centimetri di diametro (Figure 2.13 e 7.5). Questa è la fase trofica dell'organismo, che si espande e si muove sul terreno inglobando particelle alimentari per fagocitosi. In prossimità dell'esaurirsi delle risorse trofiche, dalla massa emergono delle strutture dette sporangi che contengono i nuclei dai quali per meiosi si producono spore aploidi. Queste, dotate di una spessa parete, rappresentano una fase di resistenza. Le spore si disperdono nell'ambiente e in condizioni favorevoli si liberano dalla parete, assumono forma ameboide o flagellata e si uniscono in singamia, formando uno zigote ameboide dal quale prenderà origine un nuovo plasmodio.

Nei dictiosteli, o muffe mucillaginose cellulari (anche noti come amebe sociali), lo stadio trofico è costituito da cellule solitarie ameboidi aploidi che si nutrono di batteri nel terreno e si riproducono asessualmente per scissione binaria (“ciclo vegetativo”; Figura 7.4). In *Dictyostelium discoideum* (una specie modello della biologia dello sviluppo, Li e Purugganan 2011), quando il cibo scarseggia più cellule si aggregano scambiando reciprocamente segnali chimici, formando una massa più o meno discoidale ed entrando così nel cosiddetto “ciclo sociale”. Il disco si trasforma in una massa migrante (o *gregge*), vagamente a forma di lumaca, che dopo una breve esplorazione si ferma e si trasforma in un corpo fruttifero pedunculato dove alcune delle cellule, quelle che si trovano alla sommità della struttura, producono spore resistenti e come tali vengono liberate e si disperdono nell'ambiente. Successivamente, in condizioni favorevoli, le spore si liberano dalla parete, assumono forma ameboide e riprendono la fase trofica e la riproduzione asessuale. In questo ciclo, la riproduzione avviene nella fase unicellulare, poiché nella fase pluricellulare non ci sono mitosi, ma semplicemente alcune cellule (fortunate) divengono spore e potranno avere discendenza. Non esiste quindi una generazione pluricellulare in senso stretto, trattandosi solo di una esclusiva alternanza tra fase dispersa e fase aggregata. In alternativa, in quello che invece viene detto “ciclo sessuale”, due amebe libere si uniscono in singamia e formano uno zigote che si accresce fagocitando individui solitari della stessa specie che da questo vengono attratti (cannibalismo).



Figura 2.13 I mixogastridi (o muffe mucillaginose plasmodiali) hanno cicli vitali multigenerazionali con alternanza di generazioni unicellulari e pluricellulari. Qui la fase “multicellulare”, a causa dell'assenza di compartimentazione cellulare è più correttamente detta plasmodiale.

Questo zigote gigante si dota di parete e diviene resistente. All'interno di tale parete si compie la meiosi, seguita da diversi cicli mitotici, così che da uno zigote emergono numerose cellule aploidi ameboidi pronte a riprendere la fase trofica.

2.7 Alternanza di generazioni per polifenismo stagionale

La caratterizzazione dei cicli vitali può contemplare tratti molto vari della biologia degli organismi. Nel ciclo vitale di organismi diversi si distinguono, per esempio, fasi solitarie e fasi gregarie, fasi sedentarie e fasi di dispersione, fasi trofiche e fasi non trofiche, fasi bentoniche e fasi pelagiche, fasi endogee e fasi epigee. In molti casi, queste diverse fasi corrispondono a momenti differenti della vita di uno stesso individuo, magari in relazione a precise tappe dello sviluppo, e non hanno effetti sulle modalità riproduttive. Ma in altri casi queste fasi corrispondono a distinte generazioni nell'ambito di un ciclo vitale multigenerazionale.

La possibilità per un individuo di sviluppare fenotipi diversi in risposta a specifici stimoli ambientali è detta **plasticità fenotipica** e se questi stati fenotipici alternativi si distinguono tra loro in modo discreto, piuttosto che mostrare uno spettro di variazione continuo, si parla di **polifenismo** (Fusco e Minelli 2010). I segnali ambientali che sono in grado di evocare queste risposte sono di varia natura, dalla presenza di predatori a quella di individui conspecifici, ma quando questi segnali dipendono da un'alternanza stagionale in alcuni parametri ambientali, il polifenismo può prendere le forme di una regolare alternanza di generazioni, detta **polifenismo stagionale**.

Per esempio, in molti rotiferi di acqua dolce, in alcuni cladoceri e anche in alcune alghe, attraverso le diverse generazioni che si succedono durante la stagione favorevole si osserva il progressivo modificarsi di alcuni tratti morfologici, così che è possibile distinguere gli individui primaverili da quelli estivi e autunnali. Questo fenomeno è detto **cicломorfosi**. In alcuni rotiferi, per esempio, nel corso dell'estate la lorica diviene tipicamente più scolpita e ricca di spine, mentre nel cladocero *Daphnia* cambiano la forma e le proporzioni del capo (Figura 2.14).

Nel ciclo vitale di numerose specie di farfalle della zona equatoriale si distinguono due generazioni che arrivano allo stadio adulto rispettivamente nella stagione secca (autunno-inverno) o nella stagione umida (primavera-estate) (Brakefield e Zwaan 2011).

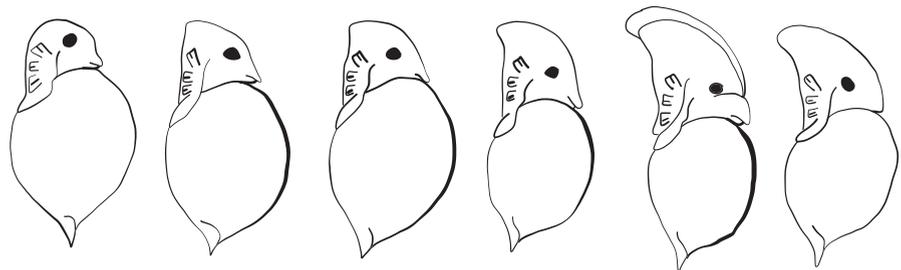


Figura 2.14 Polifenismo stagionale. La cicломorfosi in *Daphnia retrocurva*. Dalla primavera (a sinistra) alla tarda estate (a destra), le generazioni partenogenetiche di questo cladocero mostrano fenotipi differenti.

Le generazioni “secca” e “umida” delle specie africane del genere *Bicyclus* differiscono notevolmente nel disegno della superficie ventrale delle ali, quella che si trova esposta mentre l’insetto è a riposo. La forma “secca”, relativamente poco attiva, presenta un colore più bruno, con disegni alari (ocelli e bande) meno marcati, che favoriscono un maggiore mimetismo criptico sullo sfondo della lettiera di foglie secche. Al contrario, la forma “umida”, più attiva, adotta invece una forma di mimetismo fanerico, cioè capace di intimidire o disorientare i potenziali predatori, basata sull’esibizione di vistose macchie ocellari al margine dell’ala. Fra le farfalle diurne europee, un vistoso polifenismo stagionale è presente in *Araschnia levana*, una piccola vanessa (Figura 2.15).

Nei casi sopra citati la riproduzione avviene in modo sostanzialmente identico nelle diverse fasi del ciclo vitale, ma questo non vuol dire che non ci possano essere interazioni tra diverse forme di alternanza nell’ambito dello stesso ciclo multigenerazionale. Per esempio, nel caso degli afidi discusso precedentemente (Paragrafo 2.3), la plasticità fenotipica, che qui si manifesta come alternanza di fenotipi atteri e alati, è strettamente correlata al ciclo eterogonico.



Figura 2.15 Polifenismo stagionale. Le forme primavera-verile (sopra) ed estiva (sotto) del ninfaleide europeo *Araschnia levana*.



2.8 Cicli con opzioni riproduttive

I cicli vitali degli organismi possono risultare complessi sotto molti aspetti. Come abbiamo visto, un grande numero di generazioni morfologicamente distinte, separate da fasi riproduttive differenti, può susseguirsi nel corso di uno stesso ciclo. In alcune specie, tuttavia, un ulteriore contributo alla varietà e alla complessità dei cicli è fornito dalla possibilità, in determinati stadi del ciclo, di intraprendere l’una oppure l’altra tra due o più opzioni alternative di riproduzione o di sviluppo. La “scelta” dipende generalmente dalle condizioni contingenti dell’organismo e/o dal verificarsi di specifiche condizioni ambientali. Si tratta evidentemente di una forma di plasticità fenotipica, grazie alla quale i processi di sviluppo e/o le forme di riproduzione possono da prima divergere e poi nuovamente convergere in uno stadio successivo, che potrà quindi essere raggiunto attraverso percorsi alternativi dello stesso ciclo. Moltissimi esempi si trovano tra le specie parassite, in particolare di nematodi e trematodi. Minelli e Fusco (2010) hanno ipotizzato che i cicli multigenerazionali di molti metazoi con alternanza di generazioni possano essersi evoluti da primitivi cicli che presentavano decorsi opzionali in dipendenza di (o controllati da) fattori ambientali.

Per quanto riguarda possibili opzioni di sviluppo, che si presentano quindi per una stessa generazione, citiamo solo il fatto che in molte specie appartenenti a gruppi animali molto diversi, quali nematodi, policheti, gasteropodi opistobranchi, insetti e anfibi, forme alternative di larve o di stadi giovanili alla fine si sviluppano in adulti dello stesso tipo. Questo fenomeno è noto come **pecilogonia**. Di maggiore rilevanza, per il tema di questo libro, sono però le opzioni riproduttive.

Alcuni dei cicli che abbiamo già descritto ricadono anche in questa categoria, per esempio quello di *Dictyostelium* (Paragrafo 2.7), ma la gran parte dei casi ascrivibili a questa categoria è costituita da tutti quei cicli dove una certa modalità riproduttiva è qualificata come *facoltativa* oppure *ciclica*, anziché *obbligata* (o *costitutiva*). La partenogenesi è facoltativa in molti molluschi, anellidi, artropodi e anche in alcuni vertebrati, tra i quali il



Figura 2.16 Cicli vitali con opzioni riproduttive. Il drago di Komodo (*Varanus komodoensis*) può riprodursi facoltativamente per partenogenesi.

drago di Komodo (*Varanus komodoensis*) (Figura 2.16; Avise 2008). L'autoimpollinazione è facoltativa in alcune piante, tra cui diverse leguminose, orchidee e asteracee, e l'autofecondazione è facoltativa in diversi animali ermafroditi simultanei, tra i quali alcune specie di gasteropodi polmonati (per esempio, le chiocchie terrestri del genere *Rumina*; Prévot *et al.* 2013). La stessa riproduzione asessuale è facoltativa in moltissimi organismi che di norma si riproducono sessualmente. In alcuni animali, la riproduzione può essere facoltativamente affidata all'adulto, oppure a uno stadio giovanile (pedogenesi; vedi il Paragrafo successivo), come nelle larve o nelle pupe di alcuni insetti, tra i quali il coleottero *Micromalthus debilis* (Heming 2003).

La "scelta" di intraprendere l'uno o l'altro fra più modi riproduttivi possibili è in genere influenzata da specifici fattori ambientali, diversi da specie a specie. In particolare, alcune specie che sfruttano fonti di cibo effimere alternano forme di riproduzione diverse in risposta alla variabile disponibilità di risorse alimentari. Per esempio, molte specie di ditteri cecidomiidi possono riprodursi da larve per partenogenesi (*pedogenesi*; vedi Paragrafo 3.6.2.5) quando il cibo è abbondante, oppure da adulti per anfigonia o partenogenesi, quando il cibo scarseggia. In *Heteropeza pygmaea* (Figura 2.17), se le condizioni di nutrimento sono subottimali, larve di sesso maschile e femminile si sviluppano in adulti, che in volo raggiungono nuove fonti di cibo dove si accoppiano e vengono deposte le uova, fecondate o partenogenetiche.

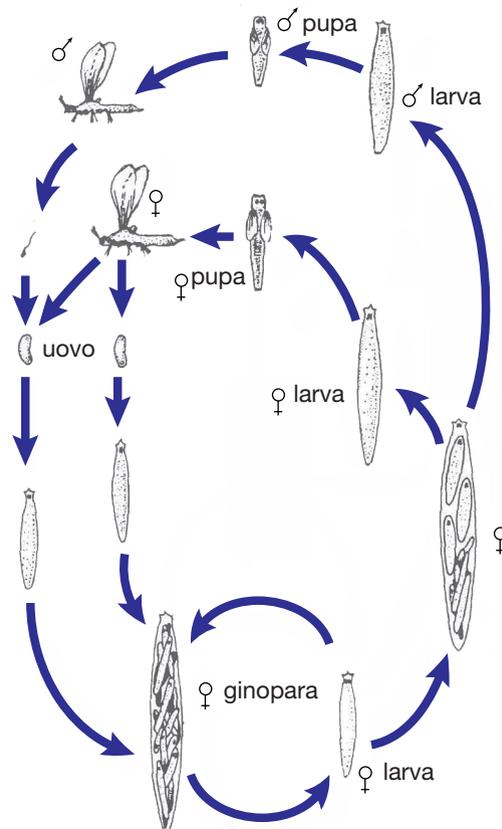


Figura 2.17 Cicli vitali con opzioni riproduttive. Il dittero cecidomiide *Heteropeza pygmaea* può riprodursi per partenogenesi da larva (quando il cibo è abbondante), oppure da adulto per anfigonia o per partenogenesi (quando il cibo scarseggia).

Da queste, in abbondanza di nutrimento sul fungo appena colonizzato, si sviluppano femmine ginopare vivipare che si riproducono per partenogenesi allo stadio di larva, generando altre femmine. Le larve della nuova generazione crescono nella cavità mixocelica della madre, dove completano lo sviluppo embrionale prima che la madre muoia, alla fine del suo ultimo stadio larvale (fase di semipupa). Queste larve possono essere a loro volta ginopare, andropare (generano maschi) o anfipare (generano prole di ambo i sessi), e produrre quindi altre larve femmina che continuano il ciclo pedogenetico, oppure, al ridursi della disponibilità di cibo, generare larve maschio e femmina che si svilupperanno in adulti (Heming 2003; vedi anche Paragrafo 3.6.2.5).

2.9 Distribuzione delle fasi riproduttive entro una stessa generazione

Gli individui di molte specie, come quella umana, si riproducono ripetutamente nel corso della vita, mentre altre, come certe agavi (*Agave*; Figura 2.18) e tutte le specie di salmone del Pacifico (parte del genere *Oncorhynchus*) si riproducono una sola volta sessualmente e poi muoiono. Si distinguono così specie **semelpare** (nel caso delle piante, soprattutto tra le specie *annuali* e *biennali*; vedi Paragrafo 2.10), dove un individuo dispone di una sola stagione riproduttiva nel corso della vita, e specie **iteropare** (nel caso delle piante, tra le specie *perenni*; vedi Paragrafo 2.10), dove lo stesso individuo attraversa più stagioni riproduttive nel corso della vita. Alcuni specialisti adottano una definizione più restrittiva del termine semelparo, ovvero quando un individuo muore dopo il suo primo e unico episodio riproduttivo. Tra gli animali, generalmente le due definizioni non entrano in conflitto per quanto riguarda le femmine, ma per i maschi le cose sono differenti (Bonnet 2011). Per esempio, nei mammiferi i maschi sono considerati semelpari se muoiono dopo una sola stagione riproduttiva, indipendentemente dal numero di partner e di copulazioni, mentre nei ragni i maschi sono detti semelpari solo se muoiono dopo una singola copula (generalmente uccisi dalla femmina, con casi estremi dove il trasferimento degli spermatozoi richiede la perforazione del maschio da parte dei cheliceri della femmina, Andrade 1996), ma non se muoiono alla fine dell'unica stagione riproduttiva dopo essersi accoppiati più volte. Nei ragni del genere *Tidarren*, il maschio si amputa una delle due appendici copulatrici (pedipalpi modificati), prima di utilizzare l'altra per inseminare la femmina; in *T. argo*, dello Yemen, il palpo rimanente viene quindi strappato dalla femmina appena inseminata, per cui il maschio può accoppiarsi una sola volta (*semelparità traumatica*, Knoflach e van Harten 2001).

Spesso è impossibile definire una specie come semelpara o iteropara, poiché maschi e femmine della stessa specie possono esibire, sotto questo aspetto, modalità riproduttive differenti. Fatte le dovute precisazioni, animali semelpari sono il già citato salmone, l'anguilla, le zecche, alcuni ragni, i solifugi, lo scorpione *Bothriurus bonariensis*, alcuni policheti e la maggior parte dei cefalopodi coleoidei (cioè seppie, calamari e polpi). Sono inoltre semelpari molti invertebrati marini miniaturizzati che producono poche uova di grandi dimensioni e possono esplicitare qualche forma di cure parentali (Chaparro *et al.* 2011). Nei mammiferi la semelparità si riscontra nei minuscoli marsupiali australiani del genere *Antechinus* (con la sola eccezione di *A. swainsonii*) e nel didelfide sudamericano *Monodelphis dimidiata* (Chemisquy 2015). Negli animali semelpari, la vita adulta può essere molto breve. Negli insetti, dove una muta separa l'adulto dall'ultimo stadio giovanile, è possibile esprimere questa durata in maniera precisa. Tale durata è particolarmente ridotta negli efemerotteri: l'efemerottero dalla vita più breve sembra essere la femmina di *Dolania americana*, che esaurisce la sua esistenza adulta nell'arco di cinque minuti (Sweeney e Vannote 1982).



Figura 2.18 Molte agavi, come *Agave americana*, fioriscono una sola volta e poi muoiono. Sono quindi monocarpiche (= fruttificano una sola volta) come le piante annuali, anche se possono vivere più di 10 anni.

Oltre che tra le piante annuali e biennali, specie semelpare, che in questo caso vengono dette **monocarpiche** (letteralmente, che fruttificano una sola volta) si ritrovano anche tra le piante perenni a vita lunga (fino a un secolo e oltre). Queste fioriscono una sola volta e poi muoiono. Tra queste, oltre alle già citate agavi e alle molte specie di bambù, vi sono alcune yucche, alcune palme e la fabacea *Tachigali versicolor*, diffusa fra la Costa Rica e la Colombia, che per questa ragione è nota come albero suicida.

Oltre che per il numero di stagioni riproduttive di cui può godere un singolo individuo, i viventi si differenziano per l'età in cui, attraverso lo sviluppo, raggiungono la maturità riproduttiva (Paragrafo 4.3). Il tempo di sviluppo per raggiungere tale condizione è estremamente variabile, anche in relazione al fatto che la durata della vita di un individuo può andare da pochi minuti per un batterio a 4600 anni per alcuni esemplari di un pino nordamericano (*Pinus aristata*) (Tabella 2.1).

Tabella 2.1 Età massima approssimativa raggiunta da alcuni animali e da alcune piante (fonte principale Flindt 2003).

	Anni	Mesi	Giorni
Cnidari			
Anemone di mare (<i>Cereus</i> sp.)	65		
Corallo nero (<i>Leiopathes</i> sp.)	4265		
Rotiferi			
Rotiferi: specie diverse		1	
Platelminti			
Planaria: specie diverse		14	
Tenia: specie diverse	35		
Molluschi			
Polpo (<i>Octopus vulgaris</i>)	2		
Seppia (<i>Sepia officinalis</i>)	5		
Ostrica (<i>Ostrea edulis</i>)	12		
Chiocciola (<i>Helix pomatia</i>)	18		
Tridacna (<i>Tridacna gigas</i>)	100		
Nematodi			
<i>Caenorhabditis elegans</i>			20
Ascaride (<i>Ascaris</i> sp.)	5		
Artropodi			
Drosophila (<i>Drosophila melanogaster</i>)			45
Mosca (<i>Musca domestica</i>)			75
Cimice dei letti (<i>Cimex lectularius</i>)		6	
Centopiedi (<i>Lithobius</i> sp.)	6		
Gambero di fiume (<i>Austropotamobius pallipes</i>)	15		
Echinodermi			
Ricci di mare: specie diverse	7		
Vertebrati: "Pesci"			
Salmone (<i>Salmo salar</i>)	13		
Aringa (<i>Clupea harengus</i>)	20		
Pesce rosso (<i>Carassius auratus</i>)	40		
Squalo balena (<i>Rhincodon typus</i>)	70		
Anguilla (<i>Anguilla anguilla</i>)	88		
Storione (<i>Acipenser</i> sp.)	150		

	Anni	Mesi	Giorni
Vertebrati: Anfibi			
Raganella (<i>Hyla</i> sp.)	22		
Rospo comune (<i>Bufo bufo</i>)	40		
Salamandra comune (<i>Salamandra salamandra</i>)	43		
Vertebrati: Rettili			
Lucertola muraiola (<i>Podarcis muralis</i>)	8		
Anaconda (<i>Eunectes murinus</i>)	30		
Alligatore del Mississippi (<i>Alligator mississippiensis</i>)	65		
Tuatara (<i>Sphenodon punctatus</i>)	100		
Tartaruga d'acqua dolce europea (<i>Emys orbicularis</i>)	120		
Testuggine gigante delle Galapagos (<i>Chelonoidis</i> sp.)	150		
Vertebrati: Uccelli			
Scricciolo (<i>Troglodytes troglodytes</i>)	5		
Colibri (specie diverse)	8		
Cinciallegra (<i>Parus major</i>)	9		
Barbagianni (<i>Tyto alba</i>)	14		
Rondone comune (<i>Apus apus</i>)	20		
Passero (<i>Passer domesticus</i>)	23		
Canarino (<i>Serinus canarius</i>)	24		
Pinguino (specie diverse)	26		
Gabbiano reale (<i>Larus argentatus</i>)	44		
Airone cenerino (<i>Ardea cinerea</i>)	60		
Struzzo (<i>Struthio camelus</i>)	62		
Corvo comune (<i>Corvus frugilegus</i>)	70		
Cicogna (<i>Ciconia ciconia</i>)	100		
Avvoltoio grifone (<i>Gyps fulvus</i>)	118		
Vertebrati: Mammiferi			
Topo (<i>Mus musculus</i>)	4		
Scoiattolo (<i>Sciurus</i> sp.)	12		
Volpe (<i>Vulpes vulpes</i>)	14		
Delfino dal naso a bottiglia (<i>Tursiops truncatus</i>)	45		
Leone (<i>Panthera leo</i>)	30		
Giraffa (<i>Girafa camelopardalis</i>)	34		
Gatto (<i>Felis catus</i>)	35		
Orso bruno (<i>Ursus arctos</i>)	47		
Gorilla (<i>Gorilla gorilla</i>)	60		
Elefante africano (<i>Loxodonta africana</i>)	80		
Balena franca (<i>Balaena mysticetus</i>)	200		
Piante			
Ciclamino (<i>Cyclamen</i> sp.)	80		
Nocciolo (<i>Corylus avellana</i>)	120		

	Anni	Mesi	Giorni
Vite (<i>Vitis vinifera</i>)	130		
Pioppo tremulo (<i>Populus tremula</i>)	150		
Rosa canina (<i>Rosa canina</i>)	400		
Edera (<i>Hedera helix</i>)	440		
Larice (<i>Larix decidua</i>)	600		
Platano (<i>Platanus</i> sp.)	1300		
<i>Ficus religiosa</i>	2300		
<i>Pinus longaeva</i>	5060		

In molti organismi è bene distinguere tra **stadi maturi**, che sono caratterizzati dall'effettiva *maturità riproduttiva*, e **stadi adulti**, contraddistinti invece da una condizione morfologica definitiva, o *tipologia dell'adulto* (Minelli e Fusco 2013). Stadi maturi e stadi adulti non sempre coincidono. Tra gli artropodi, per esempio, la condizione adulta precede la condizione matura nelle molte specie di miriapodi che si sviluppano per *emianamorfosi*, come i diplopodi glomeridi e i chilopodi litobiomorfi. Questi animali sgusciano dall'uovo con un numero di segmenti del tronco inferiore al numero tipico dell'adulto. Durante i primi stadi di sviluppo postembrionale, a ogni muta incrementano il numero di segmenti del tronco fino a raggiungere la condizione adulta. Tuttavia, saranno in genere necessarie ancora alcune altre mute di accrescimento, durante le quali non si aggiungono nuovi segmenti, prima che l'animale divenga maturo. Condizione adulta e maturità riproduttiva si realizzano invece simultaneamente nella maggior parte degli insetti olometaboli, dove entrambe le condizioni si attuano con la muta che accompagna la metamorfosi. Infine, la maturità riproduttiva, sebbene non la maturità sessuale, può precedere lo sviluppo della morfologia propria dell'adulto. L'anticipo della riproduzione a uno stadio giovanile è detto **pedogenesi** (Paragrafo 3.6.2.5). In casi estremi di pedogenesi, un individuo può addirittura cominciare a riprodursi quando è ancora nel corpo della madre. In alcuni afidi, nel corpo delle femmine partenogenetiche si trovano le loro figlie e queste con le loro proprie figlie (nipoti) all'interno, che hanno già cominciato a svilupparsi, così da avere più generazioni "in scatolate" (*telescoped generations*), come in una matrioska, la tradizionale bambola russa (Figura 2.19).

Generazioni in scatolate si trovano anche in alcuni acari, nei plattelminti parassiti del genere *Gyrodactylus* (sebbene qui il fenomeno sia associato alla poliembrionia, piuttosto che alla pedogenesi; vedi Paragrafo 3.1.2.4), tra i briozoi stenolemi e nella cloroficea *Volvox* (Figura 2.20).

Anche nello sviluppo postembrionale della piante si distinguono una **fase adulta vegetativa** e una **fase adulta riproduttiva** (Poethig 2003), solo quest'ultima corrispondente alla maturità sessuale negli animali. Il passaggio da una precedente fase giovanile alla fase adulta vegetativa è spesso caratterizzato da cambiamenti a livello delle strutture vegetative, come la forma delle foglie, la fillotassi, o la capacità di radicamento, mentre l'avvento della fase adulta riproduttiva è contraddistinto dallo sviluppo degli organi riproduttivi, per esempio, nelle angiosperme, i fiori.

La varietà dei viventi rende difficile l'inquadramento di un organismo in questo contesto facendo uso di categorie troppo rigide. Maschi e femmine di una stessa specie possono divenire maturi a età diverse. In molti animali vi è una correlazione positiva tra il dimorfismo sessuale e la maturità sessuale, con il sesso di dimensioni maggiori che diviene in grado di produrre gameti più tardi rispetto al sesso più piccolo (Stamps e Krishnan 1996). Esempi si trovano tra gli invertebrati marini, gli insetti, i ragni, i mammiferi e i pesci.

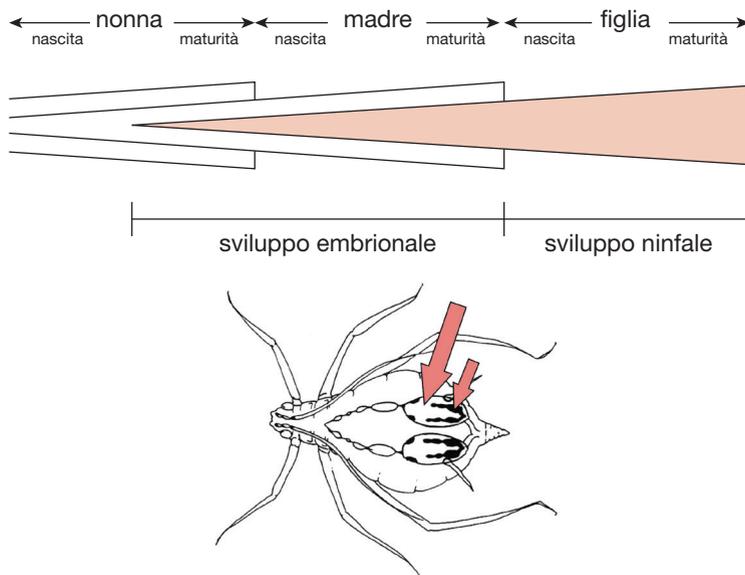


Figura 2.19 Pedogenesi che dà luogo a generazioni “in scatolate” negli afidi. Negli ovari di una femmina partenogenetica si trovano gli embrioni delle sue figlie (freccia grande) e, all’interno degli ovari di queste ultime (freccia piccola), gli embrioni delle sue nipoti, figlie delle figlie.



Se un organismo si riproduce con modalità differenti, per esempio asessuale e sessuale, la maturità riproduttiva potrebbe realizzarsi in tempi diversi per ciascuna modalità. Ciò avviene, per esempio, in molte angiosperme, dove la propagazione vegetativa può avvenire molte volte prima che la pianta sia in grado di sviluppare i fiori. La descrizione si complica poi ulteriormente per quegli organismi che nel corso della vita cambiano modalità riproduttiva, come nelle specie ermafrodite successive, che nel corso della vita cambiano sesso (Paragrafo 6.2.2).

In alcuni casi, addirittura, la maturità riproduttiva non è acquisita una volta per tutte, con il raggiungimento della condizione adulta, ma si presenta invece in fasi intermittenti. In alcuni animali si osservano due (a volte più di due) periodi riproduttivi separati tra loro non solo da un lungo intervallo temporale, ma anche da un profondo rimaneggiamento dell’organizzazione corporea dell’animale. È il caso della **dissoγονia** di alcuni ctenofori e policheti (con una prima stagione riproduttiva allo stato di larva e una seconda in una convenzionale condizione adulta) e della **periodomorfosi** dei maschi di alcuni diplopodi (con due stagioni riproduttive successive separate da due mute, fra le quali si interpone uno stadio in cui regrediscono le strutture copulatorie e l’animale non può riprodursi; Figura 2.21).

In effetti, il concetto di maturità sessuale si presta a diverse definizioni. Coincide con la maturazione delle gonadi, con disponibilità di gameti maturi, o con il momento in cui un individuo è pronto a riprodursi dal punto di vista morfologico,

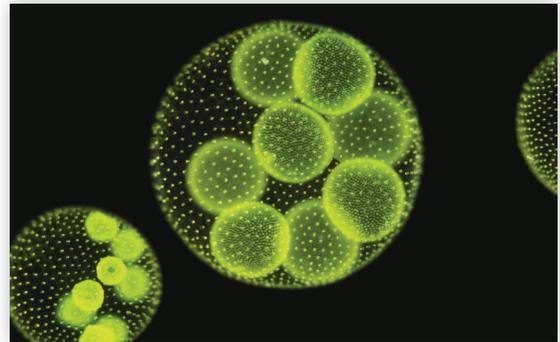


Figura 2.20 Nella cloroficea *Volvox aureus* si possono osservare più generazioni “in scatolate”. Qui alcune colonie figlie stanno crescendo all’interno della colonia madre.



Figura 2.21 Nei maschi di molte specie di diplopodi julidi, tra le quali *Ommatoiulus sabulosus*, si alternano stadi adulti con strutture copulatorie formate e funzionali e stadi adulti con strutture copulatorie regredite e non funzionali. Questo fenomeno è detto periodomorfosi.

fisiologico e comportamentale? Nel ragno *Pholcus phalangioides*, gli spermatozoi sono maturi un paio di settimane prima della muta in adulto (Michalik e Uhl 2005). Ugualmente, tra gli insetti pterigoti efemeroteri, plecoteri e lepidoteri, spermatozoi e uova sono già pronti prima della muta allo stadio adulto (Minelli *et al.* 2006). Al contrario, in molti ditteri e coleotteri la maturazione dei gameti è subordinata alla disponibilità di risorse energetiche fornite dai primi pasti dell'adulto (Minelli *et al.* 2006).

A quanto pare, il passaggio da individuo “non maturo” a “maturo” si qualifica a pieno titolo come un altro “confine difficile”, che si aggiunge a quelli che abbiamo già incontrato e che ancora incontreremo nel corso del libro.

2.10 Tempi di generazione



Figura 2.22 L'asteracea *Galinsoga quadriradiata* è una delle rare piante terrestri che possono compiere più generazioni per anno, anche fino a tre.

Nella biologia delle popolazioni e in demografia, il **tempo di generazione** è l'intervallo di tempo medio (in alcuni casi minimo) tra due generazioni successive di un organismo. Questo intervallo di tempo varia dall'ordine dei minuti (anche solo 12) per un batterio, a quello delle decine di anni per animali (20-30 anni nella nostra specie) e piante (30-40 anni nel faggio) di grosse dimensioni.

Il tempo di generazione ha effetti sul numero di generazioni che si possono succedere nell'arco di un anno solare. Animali di dimensioni medio-piccole, che raggiungono presto la maturità sessuale (Paragrafo 4.3) hanno di norma una generazione per anno e sono perciò detti **univoltini** (o **monovoltini**); lo stesso vale per molte piante erbacee (vedi oltre). Questo ritmo riproduttivo è particolarmente diffuso presso le specie che abitano le regioni temperate, a marcata stagionalità. Numerosi sono però gli animali, con tempi di generazione particolarmente brevi, che compiono più generazioni per anno, e sono quindi detti **multivoltini**. Negli insetti anfigonici, il tempo di generazione può scendere fino a una settimana (come nella zanzara *Psorophora confinnis*; Gunstream e Chew 1967) e in quelli partenogenetici fino a 4.7 giorni, come osservato a 25°C nell'afide *Rhopalosiphum prunifolia* (Noda 1960). Poche sono invece le piante terrestri in grado di compiere più generazioni per anno in condizioni naturali. Tra queste le popolazioni aliene europee dell'asteracea *Galinsoga quadriradiata* (originaria del Sudamerica), che può compiere 2-3 generazioni per anno (Figura 2.22; Reinhard *et al.* 2003).

Più comunemente, a seconda della lunghezza del ciclo vitale si distinguono piante **annuali** (compiono l'intero ciclo in un anno, come molte piante erbacee), **biennali** (nel primo anno sviluppano un abbondante apparato fotosintetico, ma fioriscono l'anno successivo, utilizzando di regola le risorse accumulate nel primo anno in bulbi, tuberi o rizomi) e **perenni** (ciclo vitale più lungo). Le piante annuali hanno un tempo di generazione di un anno e quelle biennali di due anni. Nelle piante perenni i tempi di generazione dipendono dall'età in cui la pianta raggiunge la maturità sessuale, che può variare da un anno a diverse decine di anni (Paragrafo 4.3).

3

Storia naturale della riproduzione

- 3.1 Riproduzione asessuale
- 3.2 Riproduzione sessuale: gameti e (sin)gamia
- 3.3 Distribuzione dei ruoli sessuali nella popolazione
- 3.4 Cellule germinali nella riproduzione sessuale
- 3.5 Riproduzione sessuale biparentale
- 3.6 Riproduzione sessuale uniparentale

Questo capitolo illustra le modalità attraverso le quali si generano nuovi individui. Come vedremo, tali modalità sono molto diverse e dipendono dalla struttura degli organismi, procarioti o eucarioti, unicellulari o pluricellulari, con organizzazione modulare o meno, piante o animali. Gli aspetti citogenetici di queste modalità riproduttive sono trattati nel Capitolo 5. Diversamente da altri capitoli, molti argomenti sono di necessità qui riferiti a singoli gruppi di organismi. Questo giustifica l'ordinamento largamente tassonomico adottato per la sintetica rassegna sulla storia naturale della riproduzione alla quale è dedicato questo capitolo.

3.1 Riproduzione asessuale

Il nome stesso di questa modalità riproduttiva deriva da una definizione in negativo, segnalata dalla “a” privativa che precede l'aggettivo sessuale: è la riproduzione *non* sessuale, la riproduzione che *non* produce gameti e che *non* passa attraverso ricombinazione e singamia. La **riproduzione asessuale**, detta anche **asessuata**, o **agamica**, o **vegetativa**, genera individui che sono geneticamente identici al genitore, fatte salve nuove mutazioni (vedi Capitolo 5). Nel caso degli organismi unicellulari, nuove mutazioni possono avvenire durante il processo di replicazione del DNA che precede la divisione della cellula nelle cellule figlie. Negli organismi pluricellulari, mutazioni differenti possono accumularsi nelle diverse linee cellulari che costituiscono il soma dell'individuo genitore, e se queste interessano le linee cellulari coinvolte nella formazione di gemme o di altri tipi di propagulo, esse si possono trasmettere alla generazione filiale. Nella letteratura botanica e agronomica si fa talvolta distinzione fra *riproduzione agamica* in senso stretto e *moltiplicazione vegetativa*, riservando il primo termine ai casi in cui la riproduzione si attua attraverso meccanismi che comportano comunque il differenziamento di cellule riproduttive e, talvolta, la costruzione di corpi fruttiferi veri e propri, mentre si parla di moltiplicazione vegetativa quando il processo avviene per mezzo di cellule somatiche non differenziate o per distacco di porzioni dell'organismo genitore. Qui, per uniformità di linguaggio, abbiamo scelto di considerare sinonimi la riproduzione asessuale, agamica e vegetativa, rimandando a ulteriori specificazioni (per esempio, “per frammentazione”) il modo in cui si attua.

Se la definizione di riproduzione asessuale si basa su aspetti di genetica ereditaria (vedi Capitolo 5), dal punto di vista del meccanismo attraverso il quale si attua la riproduzione asessuale può essere vista come il processo attraverso il quale una porzione di un organismo individuale viene trasformata in un nuovo organismo indipendente: solo un genitore è coinvolto e non si riconoscono speciali cellule sessuali.

La riproduzione asessuale è quindi una forma di *riproduzione uniparentale* (riproduzione che prevede un solo genitore), ma non tutte le modalità di riproduzione uniparentale sono di tipo asessuale (vedi oltre in questo Capitolo). Ad esempio,

l'autofecondazione, oppure quelle forme di partenogenesi che prevedono ricombinazione durante il differenziamento del gamete femminile (che però non sarà fecondato), sono forme di riproduzione uniparentale sessuale, in quanto comprendono in qualche misura un rimescolamento genetico.

La riproduzione asessuale può realizzarsi attraverso meccanismi molto diversi. Questi dipendono dal piano organizzativo e dalla biologia dell'organismo che la pratica, in particolare dalla sua condizione unicellulare o pluricellulare e dalla fase di sviluppo o del ciclo vitale in cui avviene la riproduzione.

3.1.1 Riproduzione asessuale negli unicellulari

La riproduzione asessuale negli organismi unicellulari coincide di fatto con la divisione cellulare.

3.1.1.1 Divisione cellulare nei procarioti

La riproduzione dei procarioti è sempre disgiunta dalla sessualità (Paragrafo 5.2.1) e può avvenire per fissione o per sporulazione (quest'ultima, conosciuta negli eubatteri ma non negli archei). Si ha **fissione**, *binaria* oppure *multipla*, quando la cellula madre dividendosi genera cellule figlie metabolicamente attive (dette anche *cellule vegetative*). Si ha invece **sporulazione** quando il prodotto della divisione dà origine a una o più cellule in una fase quiescente (*spore*) capaci di resistere a condizioni ambientali avverse, in alcuni casi anche per migliaia d'anni. Quando le spore sono prodotte all'interno della cellula madre si parla di *endosporulazione* (Figura 3.1), mentre si ha *esosporulazione* quando le spore sono generate sulla superficie della cellula madre.

Per alcuni microbiologi (per esempio, Pommerville 2011), quando la produzione di un'unica spora si accompagna alla distruzione della cellula madre la sporulazione non avrebbe un significato riproduttivo e andrebbe invece considerata una forma di differenziamento. In *Bacillus subtilis*, ad esempio, la sporulazione inizia con una divisione asimmetrica che porta alla formazione di una piccola *prespora* e di una grande cellula madre. La prespora viene quindi interiorizzata dalla cellula madre e matura in spora; quindi, la cellula madre muore. La natura di processo riproduttivo sembra invece indiscutibile nei casi di sporulazione in cui una cellula madre produce due o più spore. Per esempio, in molti batteri firmicuti si ha una regolare produzione multipla di *endospore* all'interno di una cellula madre.

Fissione e sporulazione sono spesso osservabili nella stessa specie batterica e il passaggio dall'una all'altra è indotto dal mutare delle condizioni ambientali. Quando queste sono favorevoli, il batterio va incontro a fissione; quando queste diventano avverse, passa invece alla sporulazione. In effetti, queste due modalità riproduttive

possono essere molto più affini di quanto potrebbe sembrare a prima vista. È nota una variante del meccanismo che abitualmente porta alla formazione delle spore, nella quale viene a mancare la formazione del tipico rivestimento protettivo che assicura la resistenza, per cui le cellule generate hanno il valore di normali cellule attive, piuttosto che di spore. Per esempio, i batteri del genere *Epulopiscium*, che vivono nell'intestino di alcune specie di pesci chirurgo, producono per via endocellulare da 2 a 12 cellule figlie per cellula madre: a differenza da quanto avviene di regola nei processi di sporulazione, queste cellule non sono endospore dormienti, bensì cellule attive.



Figura 3.1 Endosporulazione nel batterio *Bacillus anthracis*.

Una produzione simultanea di più cellule figlie, con valore di cellule attive (fissione multipla) o di spore (sporulazione multipla), è conosciuta nei cianobatteri, nei proteobatteri e negli attinobatteri. Essa consiste in una rapida successione di vari cicli di divisione all'interno di una grande cellula, come le cellule riproduttive specializzate (*ormogoni* o *beociti*) delle pleurocapsali (un gruppo di cianobatteri). Alcuni generi di questi procarioti hanno conservato anche la divisione binaria, che porta alla formazione di piccoli ammassi di cellule, o di piccoli filamenti, prima della formazione dei beociti, ma alcuni gruppi di pleurocapsali, a organizzazione unicellulare, non si riproducono mai per scissione binaria.

Anche gli archei si riproducono asexualmente per divisione binaria o multipla, simmetrica o asimmetrica (gemmazione), come gli eubatteri, ma in questo gruppo non si conoscono meccanismi di sporulazione. Per quanto riguarda invece il meccanismo di divisione cellulare, gli archei mostrano una diversità che non si riscontra negli eubatteri. A seguito della recente scoperta nell'archo ipertermofilo *Sulfolobus acidocaldarius* di un macchinario di divisione cellulare basato su proteine simili a quelle coinvolte nella stessa funzione negli eucarioti (Lindås *et al.* 2008), un'analisi genomica comparativa ha mostrato che tra gli archei si ritrovano almeno tre diversi sistemi per formare la struttura ad anello (*complesso di costrizione*) che realizza la divisione cellulare: i) un sistema simile a quello degli eubatteri, dove la divisione cellulare è mediata da proteine filamentose FtsZ, ii) un sistema basato su proteine Cdv, omologhe a proteine eucariote ESCRT-III, e iii) un sistema originale che si basa su una proteina degli archei affine all'actina (Makarova *et al.* 2010).

3.1.1.2 Divisione cellulare negli eucarioti unicellulari

Presso gli eucarioti unicellulari la riproduzione asexuale consiste in una **cariocinesi** (divisione del nucleo) realizzata attraverso la **mitosi**, seguita da **citodieresi** (divisione del citoplasma).

La **scissione binaria** è il meccanismo riproduttivo più comune tra gli eucarioti unicellulari. A un certo stadio del ciclo cellulare, ad esempio quando la cellula ha raggiunto certe dimensioni, si compie la mitosi e la cellula si divide. Gli organelli citoplasmatici (mitocondri, plastidi), così come i flagelli o le ciglia, possono essere replicati prima oppure dopo la separazione delle cellule figlie.

Fra cariocinesi e citodieresi, però, può intercorrere molto tempo, per cui la cellula può rimanere nel frattempo binucleata; se la cariocinesi si ripete più volte, senza interposta citodieresi, si arriva alla formazione di un *plasmidio multinucleato*, invece che alla moltiplicazione cellulare e quindi alla riproduzione dell'organismo. La condizione multinucleata, peraltro, può essere transitoria e preludere a una **divisione multipla** in un numero anche elevato di cellule figlie, ciascuna delle quali eredita di norma solo uno dei nuclei derivanti dalle precedenti divisioni nucleari. La divisione multipla in cui una serie di divisioni nucleari precede la suddivisione in altrettante cellule uninucleate, o **schizogonia**, è frequente negli apicomplexi (Figura 3.2), nelle amebe parassite come *Entamoeba histolytica*, negli eliozoi e nei radiolari.

La **divisione cellulare** può essere *uguale* (o *isotomica*), oppure *inequale* (o *anisotomica*), a seconda che le cellule generate siano approssimativamente delle stesse dimensioni o meno. La **gemmazione**, che troviamo in alcuni ciliati e in alcuni lieviti, è un caso estremo di divisione inequale.

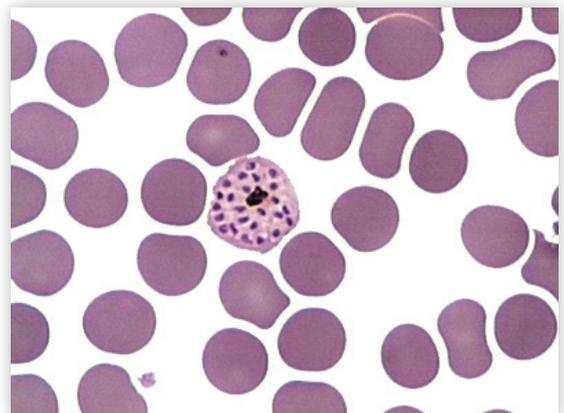


Figura 3.2 L'apicomplexo parassita dell'uomo *Plasmodium vivax* nella fase di divisione per schizogonia eritrocitaria (schizonte in un eritrocita).

Le gemme si formano generalmente sulla superficie cellulare dell'individuo genitore (*gemmazione esogena*), ma alcune specie, ad esempio di ciliati suttori si riproducono attraverso una forma di *gemmazione endogena*. Quest'ultima, più specializzata, comporta non solo la formazione delle gemme all'interno dell'individuo genitore, ma anche un loro prolungato periodo di sviluppo al riparo di uno speciale alloggiamento (noto come *marsupio*) prodotto da una introflessione della membrana cellulare. Una particolare forma di gemmazione endogena, denominata *endodiogenia*, si trova negli stadi infettivi di varie specie di coccidi e prevede il differenziamento di due o più cellule figlie all'interno di una cellula madre, il cui citoplasma viene progressivamente e completamente inglobato dalle stesse cellule figlie nel corso del loro sviluppo.

Nei ciliati, il termine *gemmazione* è riservato a quei casi in cui la cellula madre rimane sessile, liberando una o più cellule figlie mobili. Queste ultime andranno incontro a una "metamorfosi", trasformandosi in forma adulta sessile, come avviene nel ciliato suttorio *Ephelota gemmipara*.

Le modalità secondo le quali avvengono la mitosi e la divisione cellulare negli eucarioti unicellulari possono differire nei diversi gruppi. Una breve esposizione si trova nel Paragrafo 5.1.5.

3.1.2 Riproduzione asessuale nei pluricellulari

Negli eucarioti pluricellulari si ha riproduzione asessuale quando un nuovo individuo si origina a partire da una o più cellule somatiche del genitore. Le modalità con cui si preparano e si compiono la generazione e il distacco dei nuovi individui dal corpo di quest'ultimo possono essere ricondotte a un certo numero di modelli, che però non rappresentano categorie rigide. Questi modelli fanno riferimento a caratteristiche diverse del processo riproduttivo, ad esempio quale frazione del corpo del genitore è impegnata nella riproduzione, oppure quale è il momento del ciclo biologico del genitore in cui questa avviene; cosicché essi non costituiscono categorie mutuamente esclusive e meccanismi diversi possono avere elementi in comune, come ad esempio il numero di cellule da cui ha origine il nuovo individuo.

Proprio sulla base di quest'ultimo criterio distinguiamo qui due categorie principali:

- produzione di **propaguli unicellulari**, con caratteristiche più o meno divergenti rispetto alle cellule somatiche ordinarie del genitore;
- produzione di **propaguli pluricellulari** con caratteri propri.

Una delle differenze che separano la riproduzione sessuale dalla riproduzione asessuale sta nella possibile assenza, in quest'ultima, di quel collo di bottiglia rappresentato da uno stadio unicellulare (la meiospora per un organismo aplonte, lo zigote per un organismo diplonte, o entrambi per un organismo aplodiplonte) che quasi universalmente si ripropone, a seguito dello scambio sessuale, all'inizio dello sviluppo di un individuo.

La riproduzione asessuale negli organismi pluricellulari può in effetti essere **monocitogena**, ovvero basata su una sola cellula parentale fondatrice del nuovo individuo (un propagulo unicellulare), oppure **policitogena**, cioè basata su più cellule parentali fondatrici del nuovo individuo (un propagulo pluricellulare). Secondo molti autori (ad esempio, Grosberg e Strathmann 1988; Wolpert 2007), l'assenza di un passaggio unicellulare tra le generazioni potrebbe essere rischioso, dal punto di vista adattativo, in quanto il nuovo individuo, nel caso derivi da una popolazione, anche piccola ma geneticamente eterogenea, di cellule fondatrici potrebbe prima o poi soffrire per la scarsa integrazione al suo interno fra linee cellulari geneticamente diverse, o addirittura per la loro competizione. È in questo stesso senso che si suole spiegare la grande rarità degli organismi pluricellulari formati per aggregazione di cellule la cui appartenenza a uno

stesso clone non può essere garantita (vedi la fase gregaria delle amebe sociali del genere *Dictyostelium*, Paragrafo 2.6), a confronto con la predominanza dei pluricellulari di origine clonale, che si formano cioè a partire da un'unica cellula fondatrice, i cui discendenti continuano a rimanere uniti insieme, come negli animali o nelle piante.

3.1.2.1 Propaguli unicellulari

Negli organismi pluricellulari, la riproduzione asexuale monocitogena si realizza per lo più attraverso propaguli unicellulari che non hanno il valore di gameti e che prendono il nome generico di **spore** (Scheda 3.1). Si dà a volte il nome di **sporulazione** al processo che dà loro origine. Oltre che una fase unicellulare dalla quale un nuovo individuo potrà prendere origine, senza interposti fenomeni sessuali, le spore rappresentano molto spesso una fase di resistenza (per cui appaiono in molti casi provviste di un rivestimento esterno che verrà abbandonato al momento della germinazione) e di dispersione.

SCHEDA 3.1

Spore

Il termine **spora** ricorre con significati non esattamente sovrapponibili nella biologia riproduttiva (ma non solo) di procarioti ed eucarioti unicellulari e pluricellulari.

Ciò che vi è di comune tra la maggior parte di queste spore è la caratteristica di essere cellule riproduttive, di origine sessuale o asexuale, che possono svilupparsi in un nuovo organismo senza fondersi con un'altra cellula (a differenza dai gameti). Inoltre la spora è spesso una forma di quiescenza e di resistenza, sovente in relazione a una fase di dispersione del ciclo vitale. Le spore di certi funghi sono così piccole e leggere che i venti possono portarle a grandissima distanza. Sono state trovate spore in campioni d'aria raccolti a 100 km di altezza.

La terminologia relativa alle spore è quanto mai ricca. Di seguito presentiamo una classificazione che include i termini più comuni.

- **termini relativi al meccanismo di produzione della spora**
mitospore spore prodotte per mitosi; termine usato nei funghi;
meiospore spore prodotte per meiosi; termine usato nei funghi; ma sono meiospore anche le spore delle embriofite, nonché le **zoomeiospore** flagellate di molte alghe verdi, derivanti per meiosi direttamente dallo zigote; sono invece **zomitospore** le spore flagellate di altre alghe verdi formate dai prodotti meiotici attraverso una divisione mitotica addizionale;
partenospore spore prodotte per partenogenesi a partire da cellule uovo non fecondate (in alghe verdi come *Volvox aureus* e *Eudorina elegans*);
zigospore zigoti quiescenti prodotti ad esempio per gametangiogamia in uno zigomicete o per isogamia in una coniugata; nelle coniugate (un gruppo di alghe verdi) e in alcuni gruppi di funghi si parla anche di **azigospore**, a indicare spore quiescenti che non sono frutto di un processo di gamia; il termine potrebbe essere usato – ma non lo è – anche per *Dictyostelium*.
- **termini relativi all'organizzazione della spora**
zoospore spore provviste di flagello/i;
aplanospore spore prive di flagello/i;

autospore vengono dette le aplanospore di forma uguale a quella della cellula madre, prodotte all'interno di questa in numero pari a una potenza di due, come in molte forme unicellulari tradizionalmente ascritte al genere *Chlorella*.

- **termini utilizzati nelle embriofite in presenza di eterosporia** (produzione di due tipi alternativi di spore; si contrappone a isosporia, la condizione in cui viene prodotto un solo tipo di spore)
microspore spore prodotte a gruppi di quattro a partire da una cellula madre; ciascuna di esse si svilupperà in un gametofito maschile o microgametofito;
megaspore spore delle quali se ne produce una sola a partire dalla cellula madre; da una megaspore prende origine un gametofito femminile o megagametofito.
- **altri termini utilizzati all'interno di taxa diversi**
basidiospore spore portate su un basidio, nel corpo fruttifero di un basidiomicete;
ascospore spore contenute in un asco, nel corpo fruttifero di un ascomicete;
teleutospore, ecidiospore, uredospore spore prodotte da una uredinale ("ruggine") nelle diverse fasi del suo ciclo biologico; le prime, diploidi, producono basidi, sui quali avverrà la meiosi; le altre, rispettivamente prodotte negli ecidi e nei teleutosori sulla pianta ospite, sono dicariotiche;
teliospore spore prodotte da una ustilagine ("carbone"): sono inizialmente dicariotiche, ma in esse avviene la cariogamia, seguita dalla meiosi, proprio al momento della germinazione;
carpospore e **tetraspore** spore rispettivamente prodotte dal carposporofito e dal tetrasporofito nel ciclo biologico di un'alga rossa;
auxospore cellule delle diatomee, di regola (ma non sempre) rappresentate dallo zigote, che aumenta di dimensioni, fino a trasformarsi in cellula vegetativa, con la produzione di due valve;
androsore piccole zoospore, prodotte da alcune alghe verdi del gruppo delle edogoniali, di diametro intermedio fra quello di uno spermatozoo e quello di una zoospore ordinaria; l'androsora si attacca a un filamento algale in prossimità della cellula madre dell'oogonio che l'ha attirata e vi germina, come fosse una zoospore.



Figura 3.3 Zoospora dell'alga bruna *Fucus*, con i tipici flagelli dimorfici delle eteroconte.

Le spore attraverso le quali un organismo si riproduce asessualmente sono prodotte per mitosi e vengono per questo dette **mitospore**. Queste saranno aploidi o diploidi, a seconda della ploidia dell'individuo che le produce, e non vanno confuse con le spore aploidi prodotte per meiosi nei cicli con alternanza di generazione (*meiospore*), che sono evidentemente parte dei processi della riproduzione sessuale di quegli organismi.

In base alla morfologia, si distinguono spore flagellate, capaci di muoversi nel mezzo liquido (**zoospore**), come quelle delle alghe brune (Figura 3.3) o, caso unico tra i funghi, quelle dei chitridiomyceti, da quelle prive di flagelli e immobili (**aplanospore**), come le spore asessuali degli ascomiceti, dette *conidiospore* (o *conidi*), prodotte all'esterno di ife speciali dette *conidiofori*. Alcune specie, come la xantoficea *Vaucheria*, possono produrre sia zoospore che aplanospore.

Mitospore (spore asessuali) si trovano in molti gruppi di alghe e di funghi (sebbene siano più rare tra i basidiomiceti), ma non nelle embriofite e nei metazoi. In questi gruppi la riproduzione clonale monocitogena si realizza invece attraverso forme di partenogenesi ameiotica (Paragrafo 3.6.2).

Dal punto di vista genetico, un'origine monocitogena di un nuovo organismo potrebbe realizzarsi anche con propaguli pluricellulari, ad esempio una gemma (vedi oltre). Se una gemma fosse formata da un unico clone cellulare, quanto a omogeneità genetica questa sarebbe del tutto equivalente a una spora germinata a contatto con il genitore, perché il nuovo individuo avrebbe comunque un'origine clonale. In effetti, si tratta di una questione di misura, più che di una questione del "tutto o nulla". Se il genitore si è sviluppato da un'unica cellula, tutte le sue linee cellulari (comprese quelle che contribuiranno alle gemme) saranno cloni della cellula capostipite del genitore. Quindi la questione dell'origine clonale o meno di una gemma si traduce in una misura del numero di divisioni cellulari cui risale la cellula capostipite della gemma stessa, cellula che ovviamente potrebbe avere contribuito anche a linee cellulari non appartenenti a quella gemma. Oppure, per stabilire se una gemma ha un'origine unicellulare o pluricellulare occorrerebbe poter fissare in modo non arbitrario il momento in cui una cellula, o un gruppo di cellule, merita di essere chiamato una gemma, per la sua destinazione irreversibile a quel destino, o almeno per il manifestarsi di qualche singolarità morfologica o molecolare. La questione è in generale indecidibile (Paragrafo 1.3.3.).

3.1.2.2 Propaguli pluricellulari nelle piante e nei funghi

Nei funghi e in molte alghe, ma anche nei muschi, si ha riproduzione asessuale per **frammentazione** quando frammenti del corpo di un organismo (il tallo di un'alga, il gametofito di un muschio, o il micelio di un fungo) si separano dal resto e diventano indipendenti, originando così nuovi individui. Nelle piante vascolari, un processo equivalente si ha quando una parte di una pianta che può essersi distaccata per eventi accidentali, causati da agenti esterni, riesce ad attecchire rigenerando le parti mancanti. Per esempio, la piena di un fiume potrebbe strappare un rametto a un salice, e questo, trasportato dalla corrente, potrebbe attecchire più a valle lungo lo stesso corso d'acqua. In campo agronomico, la pratica della *propagazione per talea*, dove un frammento di una pianta (fusto, foglia o radice) viene appositamente tagliato e piantato nel terreno per condurre vita autonoma, sfrutta queste capacità rigenerative presenti in molte piante di interesse economico.

In aggiunta alla frammentazione traumatica, nelle embriofite la riproduzione vegetativa policitogena può assumere forme più specializzate. Questa può implicare la separazione di una parte dell'individuo a livello di una zona definita di abscissione, come avviene per il distacco dei bulbilli, oppure per decomposizione localizzata di tessuti che viene a separare le componenti che rimangono vitali, come ad esempio le gemme radicali. È così che possono separarsi dalla pianta madre stoloni, rizomi, bulbi e tuberi (Figura 3.4).

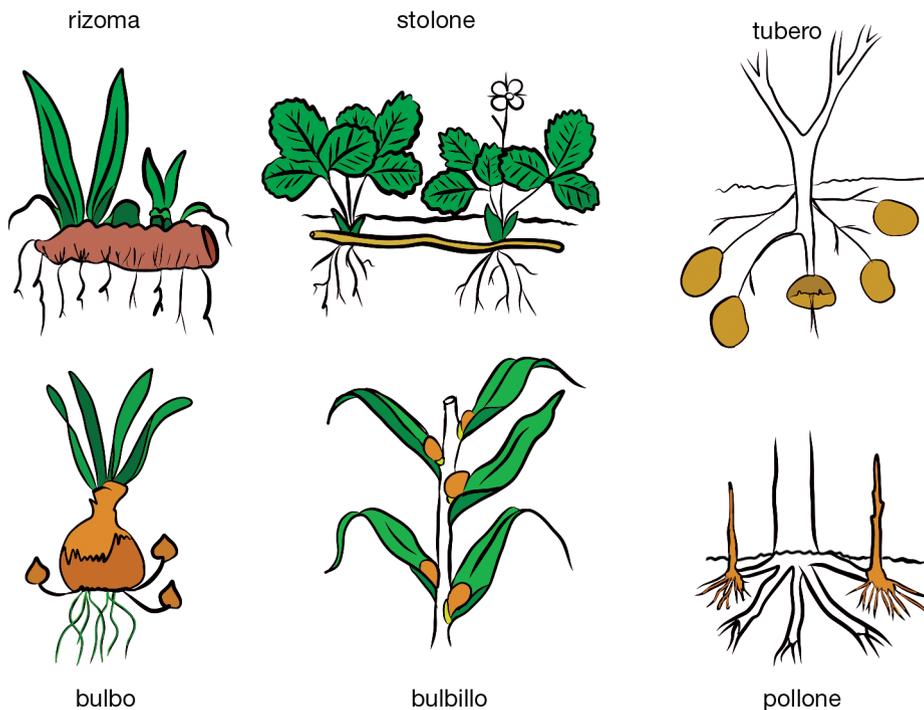


Figura 3.4 I tipi più comuni di propaguli pluricellulari nelle piante.

Gli **stoloni** sono fusti specializzati, a sviluppo orizzontale, nei quali si alternano internodi lunghi e sottili e internodi molto brevi capaci di emettere radici avventizie e quindi di dare origine a nuove piante, che acquisteranno indipendenza con la morte del tratto di stolone che le collega alla pianta madre. Questo è il modo in cui si propagano normalmente le fragole.

Simile è il **rizoma**, che però è di regola un fusto ipogeo e di struttura massiccia. Hanno rizomi molte felci, molte piante acquatiche (per esempio le ninfee) e molte monocotiledoni tra le quali la comune canna palustre (*Phragmites*). In alcune monocotiledoni legnose (per esempio, *Cordylina*, asparagacee) dal fusto principale si sviluppano verso il basso dei “rizomi aerei” capaci di mettere radice e di svilupparsi in piante indipendenti.

I **bulbi** sono fusti brevi, più o meno completamente interrati, ad asse verticale, con abbondante materiale di riserva localizzato nelle basi fogliari o in foglie squamiformi. Le gemme che si differenziano all’ascella di queste foglie si sviluppano a formare bulbi figli, che sopravvivono alla marcescenza del bulbo genitore e finiranno per dare origine a nuove piante (per esempio, *Urginea*, asparagacee).

Un **tubero** è un breve fusto sotterraneo ingrossato oppure una radice ingrossata con gemme avventizie (che non si sviluppano, cioè, all’ascella di una foglia, come di consueto). Il tubero, come nella patata (*Solanum tuberosum*), consente la moltiplicazione vegetativa con il disseccarsi della connessione sottile e lunga che lo lega inizialmente alla pianta madre.

I **bulbilli**, comuni tra le liliacee, amarillidacee ecc. sono piccoli propaguli che possono svilupparsi in luoghi diversi della pianta, ad esempio sui fusti subaerei, all’ascella delle foglie (*Lilium*), o al posto dei fiori all’interno di quella che sarebbe altrimenti un’infiorescenza (*Allium*). I bulbilli sono comuni anche nelle felci.

Caratteristici di molte piante acquatiche, come *Utricularia* (lentibulariacee) sono i **turioni** (o *gemme ibernanti*, o *ibernacoli*), gemme con abbondante contenuto di materiali di riserva che si distaccano dalla pianta madre e passano un periodo di quiescenza durante la cattiva stagione, per dare origine a nuovi individui al ritorno di condizioni ambientali migliori.

Ricordiamo infine le **gemme radicali** prodotte da molte piante in risposta a un danno ricevuto dalla radice, ma non esclusivamente. In alcuni alberi (per esempio *Populus*, *Liquidambar*), dallo sviluppo di queste gemme possono prendere origine cloni (*genet*) molto estesi (Paragrafo 1.6.2), i cui “individui” (*ramet*) rimangono parzialmente connessi tra loro a livello radicale. Nelle piante erbacee le connessioni radicali tra gli individui sviluppatasi da queste gemme si degradano molto più facilmente e velocemente, rendendo i *ramet* fisicamente indipendenti.

Nelle epatiche il gametofito può produrre propaguli pluricellulari, spesso sulla punta delle foglioline oppure all'interno di strutture a coppa o a scodella. Nei muschi, i propaguli, anch'essi pluricellulari, possono apparire come piccoli ammassi cellulari bruni, simili a minuscoli tuberi, che si sviluppano sulle strutture radicali (rizoidi), dalle quali si distaccano e quindi germinano e formano una nuova pianta, spesso dopo un periodo di riposo; o essere al contrario verdi come i fusticini o le foglioline su cui si differenziano ed essere pronti a svilupparsi subito in una nuova piantina.

3.1.2.3 Propaguli pluricellulari nei metazoi

Nella **scissione binaria** (o *fissione binaria*) dei metazoi un intero individuo parentale si divide in due individui figli. Tra gli animali, ma in generale tra gli organismi pluricellulari, questa modalità è più rara rispetto alla fissione multipla (vedi sotto), se prescindiamo dai casi di frammentazione accidentale del corpo in due parti, seguita da rigenerazione delle parti mancanti in ciascun frammento. Nella **scissione multipla** (o *fissione multipla* o *schizotomia*, Schroeder e Hermans 1975) un intero individuo parentale si divide in un numero di individui figli che può essere anche molto elevato. La frammentazione del corpo può essere indotta da traumi di origine ambientale, o controllata dall'organismo stesso.

Negli animali che si riproducono per scissione si distinguono due modalità principali, la paratomia e l'architomia (Figura 3.5).

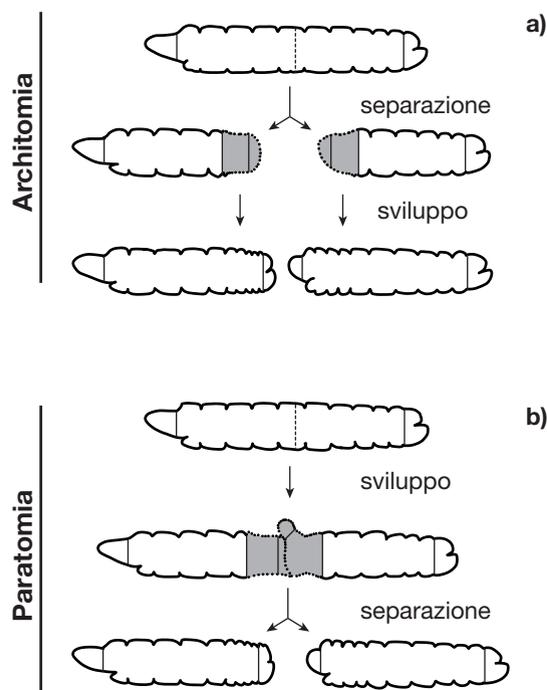


Figura 3.5 Riproduzione asexuale per architomia (a) e paratomia (b) in un ipotetico polichete.

Nella **paratomia** si ha la formazione di un nuovo individuo completo riconoscibile prima del suo distacco dall'individuo parentale, mentre l'**architomia** è la semplice fissione o frammentazione del corpo prima che nei singoli frammenti si possano riconoscere le strutture tipiche di un nuovo individuo autonomo. L'architomia è così associata a un processo di rigenerazione noto come *morfallassi*, dove la ricrescita della parti mancanti è preceduta da riorganizzazione, differenziamento e nuovo differenziamento dei tessuti del propagulo. Tra paratomia e architomia ci sono peraltro anche situazioni intermedie. A questa classe di fenomeni appartiene anche la **strobilazione**, termine che si applica principalmente alla suddivisione del polipo (*scifistoma*) degli scifozoi in una pila di minuscole meduse (*efire*) che progressivamente se ne distaccano, ma anche all'articolazione in *proglottidi* del corpo (scolice escluso) della maggior parte dei cestodi (tenie in senso lato).

Queste modalità riproduttive sono diffuse soprattutto nei poriferi, nei nemertini, nei vermi piatti rhabditofori (in particolare, nelle planarie d'acqua dolce), in alcune famiglie di oligocheti e nelle stelle di mare. Di regola, ma con alcune eccezioni, i gruppi zoologici che manifestano elevate capacità rigenerative ricorrono abitualmente alla riproduzione per fissione, e viceversa (vedi Tabella 3.1).

Tabella 3.1 Presenza di forme di riproduzione asessuale e di rigenerazione nei diversi phyla o subphyla animali (da Minelli 2009, con modifiche).

Phylum o subphylum	Riproduzione asessuale	Rigenerazione	Note
Poriferi	+	+	
Placozoi	+	?	La riproduzione asessuale è la forma di riproduzione dominante e forse esclusiva; avviene sia per divisione binaria sia per produzione di minuscoli propaguli a forma di sfera cava
Ctenofori	+	+	La riproduzione asessuale è limitata ai generi bentonici <i>Ctenoplana</i> e <i>Coeloplana</i>
Cnidari	+	+	
Aceli	+	+	
Nemertodermatidi	-	?	
Xenoturbellidi	?	?	
Gastrotrichi	-	+	Riproduzione asessuale solo in <i>Turbanella</i>
Micrognatozoi	-	?	
Sindermi	-	-	
Gnatostomulidi	-	?	
Catenulidi	+	+	
Rabditofori	+	+	Una fase a riproduzione asessuale compare nel ciclo biologico dei digenei e dei cestodi ciclofillidei. La riproduzione asessuale è nota nei macrostomorfi e nei tricladi, ma è apparentemente assente in policladi e lecitoepteliatati. La rigenerazione è nota in prolecitofori, proseriati, botrioplanidi e rhabdoceli
Cicliofori	+	?	
Briozoi	+	+	Gemmazione e produzione di statoblasti. Poliembrionia negli stenolemi
Entoprotti	+	+	
Diciemidi	+	?	
Ortonettidi	-	?	
Nemertini	+	+	
Foronidei	-	+	
Brachiopodi	-	+	

Phylum o subphylum	Riproduzione asessuale	Rigenerazione	Note
Molluschi	-	+	Rigenerano, per esempio, le braccia dei cefalopodi e i processi dorsali (cerati) dei nudibranchi
Anellidi, incl. siboglinidi (= pogonofori), echiuri e sipunculi	+	+	Né riproduzione asessuale né rigenerazione negli irudinei e in vari altri gruppi. Nei sipunculi, rigenerazione dei tentacoli e riproduzione asessuale limitata a <i>Sipunculus robustus</i> (sia per gemmazione laterale dall'estremità posteriore, sia per divisione trasversale nella metà posteriore) e in <i>Aspidosiphon elegans</i> (per divisione trasversale)
Priapulidi	-	-	
Loriciferi	?	-	
Chinorinchi	-	-	
Nematodi	-	-	
Nematomorfi	-	-	
Tardigradi	-	-	
Onicofori	-	-	
Artropodi	+	+	Riproduzione asessuale limitata alla poliembrionia di alcuni imenotteri e pochi altri. Rigenerazione diffusa in gruppi diversi, ma limitata alle appendici
Chetognati	-	-	
Echinodermi	+++	+	
Enteropneusti	+	+	Riproduzione asessuale almeno in <i>Balanoglossus australiensis</i>
Pterobranchi	+	?	
Cefalocordati	-	-	
Urocordati	+	+	Riproduzione asessuale almeno nelle ascidie coloniali
Vertebrati	+	+	Riproduzione asessuale limitata alla poliembrionia (modalità riproduttiva regolare solo negli armadilli del genere <i>Dasyus</i>)



Figura 3.6 Paratomia nel polichete sillage *Myrianida pachycera*, con la formazione di uno stolone di individui a diverso grado di maturazione. Quello più distante dall'individuo proliferante è prossimo a staccarsi.

Nell'ambito dei "policheti", la paratomia è nota nei sillidi, nei serpulidi, nei sabellidi, negli ctenodrilidi e negli spionidi (Figura 3.6); più diffusa è però l'architomia, documentata in cirratulidi, sillidi, tomopteridi, spionidi, chetopteridi e dorvilleidi. I cirratulidi *Dodecaceria* e *Zeppelina* possono dividersi in due o in molti pezzi e continuare a frammentarsi fino a ottenere pezzi di un solo segmento. Questi, se provenienti da metà del tronco, possono rigenerare un intero individuo. Mentre tutti questi policheti fanno anche ricorso alla riproduzione sessuale (Rouse e Pleijel 2001), fra i piccoli oligocheti d'acqua dolce della famiglia dei naididi la riproduzione sessuale è invece eccezionale; essi si moltiplicano normalmente per scissione trasversale con paratomia.

Nei metazoi si ha **gemmazione** quando una porzione del corpo del genitore cresce (attraverso proliferazione cellulare e/o riorganizzazione di tessuti già differenziati) per divenire un nuovo organismo che infine si stacca dal genitore. Abbiamo già accennato a un meccanismo di questo tipo a proposito dei procarioti (Paragrafo 3.1.1.1) e degli eucarioti unicellulari (Paragrafo 3.1.1.2). Un individuo parentale produce gemme di tessuto somatico che erano o tornano ad essere totipotenti, ma non necessariamente; nel caso dell'idra, le gemme si formano a partire da foglietti "embrionali" (endoderma ed ectoderma) già differenziati. Ricorrono di frequente alla gemmazione i placozoi, i poriferi, molti cnidari (soprattutto i polipi degli idrozoi e dei cubozoi), gli entoprotti, i briozoi, i foronidei.

In modo analogo a molte piante (vedi Paragrafo precedente), alcuni animali possono riprodursi attraverso **stoloni**, propaggini allungate che rimangono connesse – a lungo o in maniera perenne – all'organismo genitore; lungo lo stolone si differenziano

quindi i gruppi di cellule dai quali prendono origine gli individui figli, che potranno distaccarsene per azione meccanica o per degenerazione del tessuto interposto, oppure rimanere uniti insieme a formare una compagine coloniale. La formazione di stoloni è frequente negli invertebrati marini sessili, fra i quali numerosi cnidari (polipi coloniali), entoprotti, briozoi, pterobranchi e urocordati (in quest'ultimo gruppo, non solo presso alcuni gruppi di ascidie, che sono bentoniche e sessili, ma anche presso i taliacei, che sono pelagici).

3.1.2.4 Poliembrionia e amplificazione larvale

Nell'accezione più rigorosa del termine, si ha **poliembrionia** quando più di un embrione viene ottenuto a partire da un singolo zigote. I figli prodotti per poliembrionia sono geneticamente identici tra loro, ma diversi dalla madre e dal padre.

La poliembrionia potrebbe essere considerata una forma di riproduzione sessuale con un risultato parzialmente clonale (*clonalità intragenerazionale*), poiché genera più copie identiche di uno stesso genotipo, anche se differente da quello dei genitori (Avisé 2008). In alternativa, la poliembrionia può essere considerata a tutti gli effetti una forma di riproduzione asexuale in una fase molto precoce (embrionale) dello sviluppo. Secondo quest'ultima interpretazione, che è quella che giustifica il fatto che ne parliamo qui, come di una speciale forma di riproduzione asexuale per mezzo di propaguli pluricellulari, nelle specie in cui la poliembrionia ricorre regolarmente c'è alternanza di generazioni sessuali e asexuali (ciclo metagenetico; vedi Paragrafo 2.2).

La poliembrionia rappresenta dunque una forma di riproduzione asexuale che avviene quando l'organismo è ancora allo stadio di embrione e si manifesta di preferenza in organismi in cui l'embrione è protetto da strutture materne oppure – nel caso di insetti parassitoidi – dal corpo di un ospite.

Affine al fenomeno della poliembrionia è quello dell'**amplificazione larvale** (che alcuni autori etichettano egualmente come poliembrionia), che si ha nei casi in cui la suddivisione in due o più individui geneticamente uguali avviene allo stadio di larva, e non di embrione, purché nella specie in questione lo stadio larvale in cui avviene la moltiplicazione per via asexuale abbia uno stile di vita nettamente diverso da quello dell'adulto. Questa estensione è motivata dalla stessa prospettiva selezionista (adattazionista) che porta a riconoscere un grande significato nel collo di bottiglia unicellulare che accompagna di regola il passaggio a una nuova generazione in caso di riproduzione sessuale (Paragrafo 3.1.2). In effetti, lo stadio larvale in corrispondenza del quale avviene la moltiplicazione clonale considerata come poliembrionia non ha ancora conosciuto il regime selettivo al quale sarà esposto l'adulto. L'amplificazione larvale è tipica della fase di *sporocisti* di alcuni platelminti parassiti (ma vedi Paragrafo 2.2) e delle larve *bipinnaria* e *brachiolaria* di alcune stelle marine, ma si ritrova anche in altri gruppi di metazoi (Tabella 3.2).

Casi rari o sporadici di poliembrionia si registrano in quasi tutti i principali gruppi di metazoi, mentre gli animali per i quali la poliembrionia rappresenta una forma comune o addirittura obbligata di riproduzione appartengono a un insieme molto più ristretto di taxa, elencati in Tabella 3.2. Gli unici vertebrati con poliembrionia obbligata sono gli armadilli del genere *Dasypus* (Figura 3.7), presso i quali i gemelli che derivano da uno zigote sono in numero diverso nelle diverse specie: 2 in *D. kappleri*, 4 oppure 8 in *D. sabanicola* e *D. septemcinctus*, 2-3 ma più spesso 4 in *D. novemcinctus* e infine 8-9, più raramente 12, in *D. hybridus*.



Figura 3.7 La poliembrionia è obbligata negli armadilli del genere *Dasypus*. In *D. novemcinctus* i gemelli sono di norma quattro.

Tabella 3.2 Metazoi che si riproducono regolarmente per poliembrionia (P) o per amplificazione larvale (AL) (dati da Craig *et al.* 1997, con integrazioni).

CNIDARI		
Idrozoi Trachilini	<i>Pegantha</i> spp. <i>Cunina</i> spp. <i>Cunochantha</i> spp.	AL
Idrozoi Idroidi	<i>Polypodium hydriforme</i>	AL
RABDITOFORI		
Girodattiloidi	<i>Gyrodactylus elegans</i>	P
Eucestodi	<i>Echinococcus</i> spp.	AL
Digenei	<i>Schistosoma</i> spp.	AL
BRIOZOI		
Stenolemi		P
CROSTACEI		
Rizocefali	<i>Loxothylacus panopaei</i>	AL
INSETTI		
Imenotteri Encirtidi	<i>Copidosoma</i> spp.	P
Imenotteri Platigasteridi	<i>Platygaster</i> spp.	AL
Imenotteri Braconidi	<i>Macrocentrus</i> spp.	AL
Imenotteri Driinidi	<i>Aphelopus theliae</i>	AL
Strepsitteri	<i>Halictoxenos simplicis</i>	P
ECHINODERMI		
Astroidei	<i>Luidia</i> spp.	AL
Ofiuroidi	<i>Ophiopluteus opulentus</i>	AL
VERTEBRATI		
Mammiferi	<i>Dasyypus</i> spp.	P

Sempre tra i vertebrati, casi accidentali di poliembrionia sono noti nei bovini domestici, nel maiale, nei cervi, nei cetacei e in vari uccelli e pesci. Nell'uomo, un parto su 300 vede nascere due gemelli monozigoti, tre ne nascono invece una volta su 50.000.

In alcuni insetti parassitoidi, il numero di embrioni che possono derivare da un singolo zigote può superare il migliaio (vedi Tabella 3.3).

Tabella 3.3 Poliembrionia negli imenotteri: numero di embrioni o di larve per zigote (dati da Segoli *et al.* 2010).

	Embrioni o larve	Ospiti
Encirtidi	2-1000+	uova di lepidotteri e di imenotteri
Platigasteridi	2-10	uova di ditteri cecidomiidi
Braconidi	2-50	larve di lepidotteri
Driinidi	fino a 60	ninfe di cicadelle

Nel verme piatto ermafrodita *Gyrodactylus elegans*, dopo la fecondazione (che è reciproca), all'interno dell'utero inizia a svilupparsi un singolo uovo. Tuttavia, prima che l'embrione venga rilasciato dall'individuo genitore, al suo interno si produce un secondo embrione e quindi un terzo embrione si sviluppa all'interno del secondo e un quarto embrione all'interno del terzo, a costituire una tipica situazione di "generazioni inscatolate" (Paragrafo 2.9). Lo sviluppo del secondo embrione si arresta però fino al momento del rilascio del primo embrione da parte del genitore.

Può rientrare nei fenomeni di riproduzione asessuale anche la **poliembrionia sostitutiva** descritta da Cavallin (1971) nell'insetto stecco *Carausius morosus*, nel quale l'embrione primario, dopo un periodo di sviluppo normale che include anche il differenziamento delle cellule germinali, va incontro a degenerazione e viene sostituito da un embrione secondario che si differenzia dalle cellule della sierosa, lo strato di cellule del blastoderma che rimangono a rivestire il vitello dopo che l'embrione primario ha preso forma. Questo secondo embrione sviluppa a sua volta una nuova linea germinale.

Nelle piante, il termine poliembrionia è spesso usato in un'accezione diversa, quando cioè più cellule dello stesso megagametofito sono fecondate indipendentemente (*poliembrionia semplice*). Ci possono essere più di una cellula uovo in un sacco embrionale e più di un sacco embrionale in un ovulo (per esempio, *Citrus*, *Opuntia*). Anche le sinergidi e le cellule antipodali (Paragrafo 3.4.2.1) possono essere fecondate. In tutti questi casi non si tratta, evidentemente, di riproduzione asessuale.

Tuttavia, anche nelle piante possono formarsi embrioni gemelli (veri gemelli monozigoti) per divisione dell'embrione originario. Questo processo, chiamato *poliembrionia di segmentazione*, è comune nelle gimnosperme (per esempio, *Pinus*, *Tsuga*, *Cedrus*; Figura 3.8), ma è più raro nelle angiosperme (per esempio, *Erythronium americanum*, *Nymphaea advena*, *Nicotiana rustica*).

In ogni caso, la poliembrionia nelle piante porta a una competizione per le risorse di sviluppo tra gli embrioni di uno stesso ovulo, il cui esito, di norma, è l'eliminazione di tutti i competitori tranne uno.



Figura 3.8 La poliembrionia di segmentazione è comune nelle conifere del genere *Cedrus* (qui, *C. libani*).

3.2 Riproduzione sessuale: gameti e (sin)gamia

Nel Capitolo 1 abbiamo definito la **riproduzione sessuale** come una forma di riproduzione che genera nuovi individui con un corredo genetico ottenuto dall'associazione e/o dal riassortimento di materiale genetico di differente origine. Nella forma più canonica di riproduzione sessuale, il nuovo genoma si forma dall'unione di copie (parziali) dei genomi di due genitori attraverso la fusione di due cellule speciali, i *gameti*, in una singola cellula, lo *zigote*. Dal punto di vista della genetica della trasmissione possiamo anticipare che la riproduzione sessuale si compone di due processi principali: la *ricombinazione in senso lato*, che si realizza con la produzione di gameti diversi da quelli che hanno dato origine all'organismo genitore, e la *singamia*, ovvero la fusione dei genomi di due gameti nel genoma dello zigote.

Gli aspetti citogenetici della riproduzione sessuale saranno trattati del Capitolo 5, mentre in questo paragrafo e in quelli che seguono in questo capitolo, dedicato alla storia naturale della riproduzione, l'attenzione sarà concentrata su come si compie la singamia, dalla formazione dei gameti (o dei nuclei gametici) fino al loro incontro e alla loro fusione.

La riproduzione sessuale si ritrova in tutti gli eucarioti pluricellulari e nella maggior parte dei protisti (sono esclusi, per esempio, ciliati ed euglenozoi), e comunque senza che questo necessariamente precluda altre forme di sessualità o altre forme di riproduzione. Nonostante la sua ampia diffusione, l'origine e il mantenimento della riproduzione sessuale nel corso dell'evoluzione rappresentano un enigma ancora irrisolto per

la biologia evuzionistica (Scheda 3.2). La più antica testimonianza fossile di riproduzione sessuale (presenza di gameti) è data dall'alga rossa *Bangiomorpha pubescens*, vissuta circa 1200 milioni di anni fa (Butterfield 2000), ma dati genomici (presenza di geni meiotici) la fanno risalire alle fasi più precoci dell'evoluzione degli eucarioti, circa due miliardi di anni fa (Schurko e Logsdon 2008; Speijer *et al.* 2015).

SCHEDA 3.2

L'enigma evolutivo del sesso

Il problema dell'origine e del mantenimento della riproduzione sessuale è da molti considerato "il problema principe della biologia evuzionistica".

La riproduzione sessuale è ampiamente diffusa in tutti i maggiori gruppi di eucarioti, ma essa sembra presentare uno svantaggio incolmabile rispetto alla riproduzione asessuale. A parità di investimento riproduttivo (numero di uova), femmine che si riproducono asessualmente possono avere alla seconda generazione un numero doppio di discendenti rispetto a quelle che si riproducono sessualmente, semplicemente per il fatto che non devono "sprecare" risorse nella generazione di maschi, i quali non producono progenie di per sé. Questo è il cosiddetto "costo del sesso", ma più correttamente è stato anche chiamato "costo dei maschi", perché si applica solo nel caso in cui la riproduzione sessuale non sia isogama. Questo non allevia comunque il problema, giacché la riproduzione anisogama e oogama si sono evolute ripetutamente, in modo indipendente, in molti cladi di eucarioti. Inoltre, sul piano della genetica della trasmissione ereditaria, la riproduzione sessuale (isogama o meno) può separare combinazioni favorevoli di geni che si erano prodotte attraverso la selezione nelle generazioni precedenti, oppure creare combinazioni di geni deleterie o non vitali (per esempio, a causa di incompatibilità genetica).

Dati questi pesanti "costi del sesso", si presuppone che la riproduzione sessuale debba fornire dei vantaggi selettivi in misura tale almeno da compensare, se non superare, questi svantaggi. Numerose ipotesi sono state formulate, generalmente basate sull'idea che nonostante il deficit in termini di numero di discendenti (bassa *fecundity fitness*), la riproduzione sessuale possa portare a un miglioramento della qualità della progenie (alta *viability fitness*) nelle popolazioni sessuali.

La maggior parte di queste ipotesi rappresenta varianti di quattro idee principali: (i) il sesso facilita l'adattamento a nuovi ambienti, combinando le varianti genetiche favorevoli provenienti da differenti genomi (modello Fisher-Muller); (ii) il sesso conferisce vantaggi all'ospite nella coevoluzione con i suoi parassiti, attraverso la selezione inversamente dipendente da frequenza impostagli da questi ultimi (modello della Regina Rossa); (iii) il sesso mantiene la condizione di adattamento rimuovendo più efficacemente le mutazioni deleterie (modelli mutazionali deterministici); (iv) il sesso libera le mutazioni benefiche dall'associazione con alleli deleteri nei genomi dove compaiono (modelli di carico mutazionale). Inoltre, la riproduzione sessuale, negli organismi pluricellulari, favorisce l'evoluzione dell'anisogametia (Scheda 3.3.), che a sua volta crea le condizioni per l'avvento della selezione sessuale, la quale accelera i processi adattativi sopra elencati. Diversi tipi di vantaggio potrebbero evidentemente operare in modo sinergico.

A questo enigma, "perché il sesso?", fa da contraltare il problema opposto: "come si può stare senza sesso?". Se la predominanza della riproduzione sessuale mostra che questa deve presentare necessariamente dei vantaggi sulla riproduzione asessuale, che siano quelli ipotizzati o altri, come è possibile che vi siano gruppi di organismi che si riproducono esclusivamente in modo asessuale da milioni di anni? Tra i cosiddetti "scandali asessuali antichi" negli animali, che più precisamente si riproducono per partenogenesi ameiotica (Paragrafo 5.2.3.3), vi sono i rotiferi bdelloidei, gli ostracodi darwinulidi e diversi gruppi di acari oribatidi (Tab. 3.4).

La letteratura sul "paradosso del sesso" è vastissima, e il problema è tutt'altro che risolto. Per un primo livello di approfondimento, si rimanda a Stearns (1987), Agrawal (2001), Pilastro (2007) e Lehtonen *et al.* (2012).

3.2.1 Isogametia, anisogametia, oogametia

I gameti che partecipano a un processo di **gamia** (fusione) possono presentare diverso grado di somiglianza morfologica e funzionale (Figura 3.9).

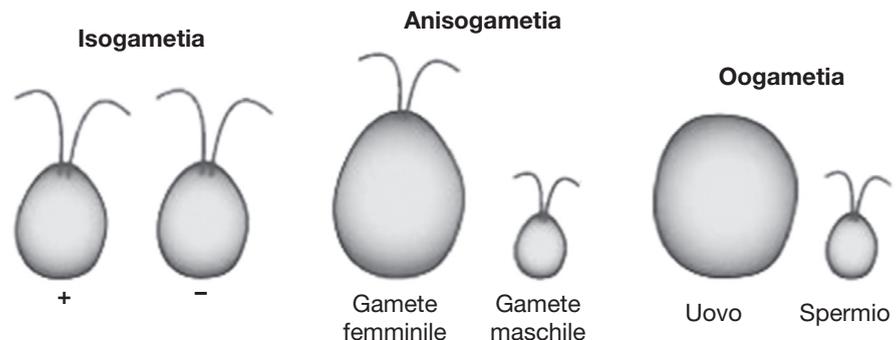


Figura 3.9 I tre gradi convenzionali di differenziazione per i gameti di una stessa specie. Nello schema sono mostrati dei gameti biflagellati, come tipico di molte alghe verdi.

Si parla di **isogametia** quando i due gameti sono morfologicamente indistinguibili. In questo caso vengono detti **isogameti** e si indica con il termine **isogamia** il processo che li vede coinvolti. Generalmente gli isogameti sono entrambi flagellati, come nella maggior parte delle alghe, ma possono anche essere entrambi privi di flagelli, come nei gameti ameboidi dei mixomiceti dictiosteli.

Si ha invece **anisogametia** (e quindi **anisogameti** e **anisogamia**) quando i due gameti non differiscono nella forma e nella funzione (per esempio, sono entrambi flagellati e mobili), ma uno dei due, indicato come **macrogamete** o **gamete femminile**, ha dimensioni sensibilmente maggiori dell'altro, che viene indicato come **microgamete** o **gamete maschile**. Questa condizione è diffusa presso gli apicomplexi e ricorre anche presso le alghe verdi, ad esempio nelle volvocali. Nella letteratura della biologia evolutiva, il termine anisogametia è usato in senso estensivo, comprendente cioè entrambe le condizioni qui indicate come anisogametia e oogametia (vedi qui di seguito).

Infine, nella maggior parte degli organismi che si riproducono sessualmente si trovano due tipi morfologicamente ben distinti di gameti. Il tipo più grande, o gamete femminile, immobile e generalmente ricco di abbondanti sostanze di riserva è chiamato, a seconda della tradizione tassonomica, **uovo**, **cellula uovo**, **ovocellula**, oppure **ovulo** (ma quest'ultimo non va confuso con l'*ovulo* delle piante a seme; vedi Paragrafo 3.4.2.1). Il gamete dell'altro tipo, o gamete maschile, è generalmente molto più piccolo e mobile ed è chiamato, anche qui a seconda della tradizione tassonomica, **spermatozoo**, **spermio**, **cellula spermatica**, o **spermazio**. In questi casi si parla di **oogameti**, di **oogametia** e di **oogamia**. Nella nostra specie, l'uovo ha un volume di circa 100.000 volte quello dello spermatozoo. Gli oogameti sono trattati in modo più approfondito nei Paragrafi 3.4.1.1 e 3.4.2.3.

Nell'anisogametia e nella oogametia, la condizione sessuale di un individuo coincide con il tipo di gameti che esso produce: è **maschio** se produce esclusivamente gameti maschili, **femmina** se produce esclusivamente gameti femminili ed è **ermafrodita** se, simultaneamente oppure in momenti diversi della vita, è in grado di produrre entrambi i tipi di gameti. Al contrario, nell'isogametia, dove i gameti non si distinguono in maschile e femminile, l'ascrizione di un individuo a una specifica condizione sessuale non si applica e lo potremmo designare come **sessualmente interminato**. In molti di questi organismi, tuttavia, vi sono forme di incompatibilità riproduttiva tali per cui un individuo, sebbene non ascrivibile a uno specifico sesso, appartiene tuttavia a un determinato **tipo coniugativo** (*mating type*) che gli consente di partecipare a fenomeni di sessualità solo con individui appartenenti a tipi coniugativi diversi dal suo (vedi Paragrafo 6.6 e Scheda 3.3).

La fondamentale asimmetria tra i gameti maschile e femminile è quindi la base della distinzione dei ruoli sessuali e la condizione necessaria per il processo evolutivo della selezione sessuale (Parker 2014).

3.2.2 Gametogamia, gamontogamia, autogamia

Nelle forme più comuni di riproduzione sessuale, la fusione dei corredi cromosomici di due nuclei distinti avviene attraverso l'unione di due cellule specializzate, generalmente aploidi, dette **gameti**. Questo evento, detto **gametogamia**, prevede la confluenza dei citoplasmi dei due gameti (compresi gli organelli citoplasmatici e i loro genomi) nel citoplasma dello zigote (**plasmogamia**), seguita dalla fusione dei nuclei dei due gameti (**cariogamia**).

In molti eucarioti si riconoscono cellule con valore di gamete, ma non è possibile parlare di produzione di gameti da parte di un organismo genitore, in quanto l'intero ciclo biologico conosce solo fasi unicellulari. In questi casi si ha **ologamia**, cioè l'unione di due individui-cellula (per esempio *Chlamydomonas*). Si parla invece di **merogamia** quando si ha l'unione di gameti unicellulari prodotti da individui pluricellulari.

SCHEMA 3.3

Quanti sessi?

Per stabilire il numero di sessi in una specie bisogna prima definire cosa vada contato.

La definizione più semplice prende in considerazione il numero di tipi morfologici di gameti che si osservano in una specie. Il sesso è uno (o indeterminato) per una specie con isogametia (con gameti di un unico tipo), mentre sono due nella maggior parte delle specie che si riproducono sessualmente (con gameti maschili e femminili). Assimilando invece al concetto di sesso quello di tipo coniugativo, i sessi in una specie possono arrivare fino a diverse migliaia, come in certi funghi (Paragrafo 6.6).

Contare il numero di tipi gametici sembra però ignorare un aspetto essenziale della riproduzione sessuale, ovvero che sono di norma al massimo due gli individui che mettono in comune il loro patrimonio ereditario per formare un nuovo individuo. Secondo questa accezione, il numero di sessi sarebbe il numero di tipi di gameti che si devono unire per formare un nuovo individuo fertile nella popolazione. Questo numero sembra non superare mai il due, così che un sistema di riproduzione sessuale appare fondamentalmente un sistema binario.

Tuttavia, se allarghiamo la nostra prospettiva, attribuendo un valore di individuo, o di "superorganismo" (Paragrafo 1.4.3),

al livello di organizzazione delle società complesse, come quelle degli insetti eusociali, il numero due non sembra essere una barriera insuperabile, anche in questa seconda accezione.

In una specie di formica americana del genere *Pogonomyrmex*, di origine ibrida, coesistono due pool genici distinti, che possiamo indicare come "blu" e "giallo", ciascuno con individui fertili (regine e maschi) che producono gameti (femminili e maschili) del tipo rispettivo (blu e giallo). In una colonia con regina blu, questa può generare maschi blu, per partenogenesi aploide (Paragrafo 5.2.3.3), e nuove regine del tipo blu accoppiandosi con maschi blu. Tuttavia, per generare operaie la regina blu deve essere fecondata da gameti maschili di tipo giallo. La situazione speculare si ritrova nelle colonie con regina gialla, dove, per avere una casta sterile di operaie, è necessario l'apporto di gameti maschili di tipo blu.

Dal punto di vista della colonia, vista come superorganismo, la regina (blu o gialla) deve accoppiarsi con due tipi di maschio (blu e giallo) e quindi ricevere due tipi di gameti per generare una colonia in grado di sostenersi, e quindi vitale e fertile. Una colonia con una regina fertile ha quindi almeno tre genitori, discendendo da tre tipi di gameti. Inoltre, quattro tipi di gameti (maschili e femminili, blu e gialli) sono necessari per la perpetuazione del sistema ibrido (Parker 2004).

Non sempre, tuttavia, la cariogamia prevede l'esistenza e l'incontro di due gameti, ovvero di due cellule distinte. La cariogamia può avvenire anche tra due nuclei (**nuclei gametici**) che si trovano a coesistere all'interno di una stessa cellula. Per esempio, l'unione di due nuclei aploidi può avvenire all'interno di un'unica cellula plurinucleata (**autogamia**), come in molti protisti tra i quali il foraminifero *Rotariella*. Il termine autogamia viene anche usato per indicare un processo di cariogamia, immediatamente preceduto dalla meiosi, che può essere indotto dal prolungato digiuno in *Paramecium* e altri ciliati (che al momento non si trovano in coniugazione; vedi Paragrafo 5.2.5).

La fusione (temporanea o permanente) di due o più individui che produrranno gameti (*gamonti*) può invece precedere la formazione dei gameti e si parla in questi casi di **gamontogamia**. La gamontogamia si ritrova nelle gregarine, in alcuni foraminiferi come *Patellina corrugata* (Figura 3.10) e nell'amebozoo *Sappinia*, un'ameba a vita libera che può accidentalmente diventare un parassita dell'uomo. Nelle gregarine, protisti apicomplexi parassiti di insetti, lombrichi e altri invertebrati, all'unione di due gamonti (detta *sizigia*) segue la formazione di una cisti comune, nella quale ha luogo la formazione dei gameti.

Una forma particolare di gamontogamia è la **coniugazione** nei ciliati (Paragrafo 5.2.5), dove fra i due partner (i gamonti, che nei ciliati sono detti *coniuganti*) si realizza solo un'unione temporanea, che consente uno scambio di nuclei gametici, senza la formazione di uno zigote.

Forme di gamia attraverso nuclei gametici si trovano anche nei funghi. Queste prendono il nome di **zigogamia** (o **gametangiogamia isogama**) negli zigomiceti, dove le estensioni plurinucleate (*gametangi*) di ife di diverso tipo coniugativo (Paragrafo 3.5.4) si fondono e permettono l'incontro di più nuclei con valore gametico all'interno di uno *zigosporangio*. Negli ascomiceti si ha **gametangiogamia anisogama**, perché un'estensione specializzata di un'ifa del tipo coniugativo maschile (*anteridio*) si unisce a una analoga struttura portata da un'ifa di tipo coniugativo femminile (*ascogonio*) e vi

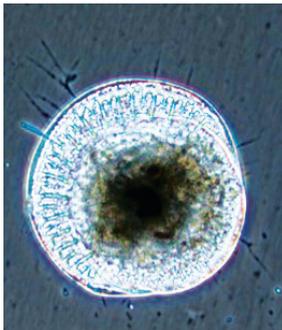


Figura 3.10 Nel foraminifero *Patellina corrugata* due o più individui (gamonti) si uniscono per lo scambio sessuale prima della formazione dei gameti, una forma di riproduzione detta gamontogamia.

rivera i suoi nuclei. Nei basidiomiceti, dove non ci sono strutture specializzate per la plasmogamia, l'unione di due ife monocariotiche a fondare il micelio dicariotico prende il nome di **somatogamia**.

Queste categorie includono comunque un certo grado di idealizzazione. Per esempio, nel caso dell'uovo dei metazoi la meiosi si completa spesso solo a seguito di una "attivazione" conseguente alla penetrazione di uno spermatozoo, per cui si può affermare che quest'ultimo entra in una cellula femminile ancora diploide (Paragrafo 3.5.2.1).

3.2.3 Sessualità criptica

Numerosi sono i gruppi nei quali la riproduzione sessuale è andata perduta da tempo più o meno lungo, peraltro lasciando spesso qualche traccia riconoscibile, oppure la possibilità di un'occasionale ricomparsa della riproduzione sessuale, sia pure come evento molto raro. A questi gruppi "asessuali" si ascrivono generalmente anche quelli che praticano esclusivamente una forma di partenogenesi ameiotica obbligata, come i rotiferi bdelloidei (vedi Tabella 3.4).

	Età stimata del clade asessuale (milioni di anni)	Indizi di sessualità residuale
AMEBOZOI LOBOSI		
<i>Entamoeba</i> spp.		
METAMONADI		
<i>Giardia intestinalis</i>		fusione di nuclei
<i>Trichomonas vaginalis</i>		
<i>Trypanosoma cruzi</i> , <i>T. brucei</i>		
APICOMPLESSI		
<i>Toxoplasma gondii</i>		fusione di cellule
FELCI		
<i>Vittaria</i> spp.	10	
ASCOMICETI SACCAROMICETI		
<i>Candida albicans</i>		fusione di cellule
GLOMEROMICETI	400	presenza di strutture sessuali
BASIDIOMICETI AGARICOMICETI		
Lepiotacee coltivate dalle formiche tagliafoglie	23	presenza di strutture sessuali
ROTIFERI		
Bdelloidei	40–100	
BIVALVI		
<i>Lasaea</i> spp.	3,0–7,9	
GASTEROPODI		
<i>Campeloma</i> spp.	0,32–0,56	
<i>Potamopyrgus antipodarum</i>	ca. 0,5	presenza occasionale di maschi, accoppiamento osservato
NEMATODI		
<i>Meloidogyne</i> spp.	17–40	presenza occasionale di maschi, accoppiamento osservato

Tabella 3.4 Eucarioti per i quali non sono note forme evidenti di riproduzione sessuale (dati da Schurko *et al.* 2009).

segue

	Età stimata del clade asessuale (milioni di anni)	Indizi di sessualità residuale
ACARI		
Oribatidi (diverse linee partenogenetiche)	100–200	presenza occasionale di maschi
CROSTACEI ANOSTRACI		
<i>Artemia</i> spp.	3,5	presenza occasionale di maschi
CROSTACEI OSTRACODI		
Darwinulidi	ca. 200	presenza occasionale di maschi
<i>Eucypris virens</i>	2,0–4,5	accoppiamento osservato
<i>Heterocypris incongruens</i>	8–13	
FASMATODEI		
<i>Bacillus atticus</i>	ca. 15	
<i>Timema</i> spp.	0,3–3,0	
OMOTTERI AFIDOIDEI		
<i>Rhopalosiphum padi</i>	0,4–1,4	presenza occasionale di maschi, accoppiamento osservato
Afididi tramini		presenza occasionale di maschi
OMOTTERI COCCOIDEI		
<i>Aspidiotus</i> spp.	ca. 1	
COLEOTTERI CRISOMELIDI		
<i>Calligrapha</i> spp.	0,3–3,1	
COLEOTTERI CURCULIONIDI		
<i>Aramigus</i> spp.	>2	
ANFIBI		
<i>Ambystoma</i> spp.	2,4–3,9	spermatozoi necessari per la riproduzione

Di molti funghi, ad esempio, si conoscono solo modalità di riproduzione asessuale. Mancando delle caratteristiche strutture riproduttive sessuali come gli aschi o i basidi (Paragrafi 7.5.4 e 7.5.5.), questi funghi venivano tradizionalmente relegati in una “classe” artificiale (deuteromiceti) dalla quale venivano ripescati se e quando se ne fosse trovata una generazione sessuata che permettesse la loro corretta attribuzione a uno dei gruppi naturali del regno dei funghi. La possibilità di determinare le affinità di questi funghi attraverso l’esame delle loro sequenze geniche ha reso ormai inutile la conservazione del gruppo artificiale dei deuteromiceti. Sussiste però la possibilità che un certo numero di funghi abbia definitivamente perduto la possibilità di riprodursi per via sessuata. Tuttavia, una dimostrazione definitiva dell’assenza di ogni traccia di sessualità appare molto difficile da ottenere. Ad esempio, solo da pochi anni (O’Gorman *et al.* 2009) si è potuta dimostrare l’occasionale ricorrenza della riproduzione sessuale in una muffa comune come l’ascomicete euroziale *Aspergillus fumigatus*. Anche il saccaramicete *Candida albicans* è stato a lungo ritenuto un organismo privo di sessualità, rappresentato solo da cellule diploidi, ma di recente è stato scoperto in questa specie un ciclo sessuale, con cellule a e α tra le quali si ha fusione citoplasmatica e nucleare, con la formazione di una cellula tetraploide. Ancor più recente (Alby *et al.* 2009) è la scoperta di eventi di fusione fra cellule “uguali” di questo minuscolo ascomicete.

Si riteneva poi che i glomeromiceti, funghi simbiotici di alberi, con le radici dei quali sviluppano micorrize, fossero asessuali da 400 milioni di anni (Jany e Pawlowska 2010), tuttavia in questi funghi i fenomeni di sessualità sono estremamente rari ma non del tutto assenti, essendo stata trovata evidenza di ricombinazione (den Bakker *et al.* 2010), alla quale dovrà corrispondere un qualche meccanismo di divisione riduzionale; un altro indizio (presenza di geni meiotici) è ricordato al Paragrafo 7.5.3.

3.3 Distribuzione dei ruoli sessuali nella popolazione

Gameti maschili e gameti femminili possono essere prodotti da individui distinti (condizione gonocorica o dioica) oppure dallo stesso individuo (condizione ermafrodita o monoica).

Negli organismi con alternanza di generazioni è necessario considerare separatamente la distribuzione dei sessi nelle diverse generazioni (Capitolo 2). Per esempio, il ciclo biologico delle piante terrestri vede un'alternanza fra una fase diploide (sporofito) e una fase aploide (gametofito). La condizione sessuale del gametofito (maschile, femminile o monoico) è definita dal tipo di gameti che produce (cellule spermatiche, uova o entrambi, rispettivamente). La condizione sessuale (in senso lato, giacché non produce gameti) dello sporofito (maschile, femminile o monoico), viene invece attribuita sulla base del tipo di spore (*eterospore*) che produce (*microspore*, *megaspore*, o entrambe, rispettivamente). Dalle microspore si sviluppano gametofiti maschili (*microgametofiti*) e dalle megaspore si sviluppano gametofiti femminili (*megagametofiti*). Il sesso dello sporofito non è determinato se produce un solo tipo di spore (*omospore*) che si sviluppano in un gametofito che a sua volta può essere monoico o dioico (vedi Capitolo 2).

3.3.1 Gonocorismo (dioicismo)

Una specie (o una popolazione) si dice **gonocorica**, o **dioica** nella nomenclatura botanica, quando è costituita esclusivamente da individui di sesso maschile e da individui di sesso femminile (Figura 3.11a). Si considerano tuttavia gonocoriche anche le specie nelle quali (per anomalia di sviluppo o per mutazioni genetiche) compaiono accidentalmente individui *intersessuali*, cioè con caratteristiche maschili e femminili insieme. Inoltre si considerano gonocoriche anche le specie che si riproducono esclusivamente per partenogenesi telitoca (Paragrafo 3.6.2.1) e che quindi non includono maschi.

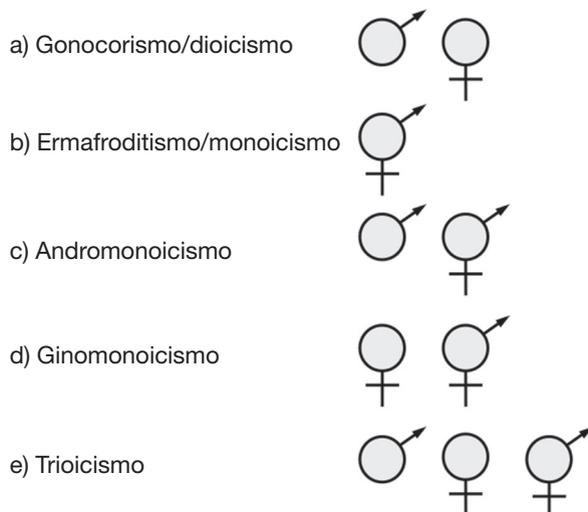


Figura 3.11 Tipi di distribuzione dei ruoli sessuali in una popolazione. I simboli si riferiscono alle possibili condizioni sessuali dei singoli individui: maschio, femmina, ermafrodita.

Nella generazione sporofitica delle angiosperme solo un 6% delle specie è dioico (Paragrafo 3.3.2.1). La dioicia è più frequente nelle foreste tropicali (per esempio, 23% della flora del Costa Rica) e nelle flore delle isole oceaniche remote, come le Hawaii e la Nuova Zelanda (Richards 1997). In una flora montana a sclerofille del Cile, la percentuale delle specie dioiche è del 57% per gli alberi e del 17% per gli arbusti, ma scende al 2% per le erbe perenni ed è pari a zero nelle specie annuali (Arroyo e Uslar 1993). In alcuni casi, piante anatomicamente ermafrodite si comportano, sul piano funzionale, come piante dioiche. Nel mangostano (*Garcinia*, clusiacee), ad esempio, i fiori degli individui che funzionano da maschi possiedono un gineceo sterile con stimma nettario capace di attirare i pronubi. La situazione reciproca è esemplificata dalla mirtacea indonesiana *Decaspermum parvifolium*, nella quale i fiori degli individui che esercitano la funzione femminile producono polline sterile, che vale come ricompensa per gli impollinatori.

Nell'ambito dei metazoi, il gonocorismo è la norma in cnidari, priapulidi, chinorinchi, loriciferi, nematodi, nematomorfi, rotiferi, molluschi (esclusi alcuni importanti cladi di gasteropodi, molti solenogastri e un certo numero di bivalvi), policheti inclusi i sipunculi, onicofori, tardigradi, artropodi, brachiopodi, echinodermi, emicordati e cordati.

Al gonocorismo si può accompagnare lo sviluppo di **caratteri sessuali secondari**. Questi sono tratti fenotipici che si manifestano con forme distinte nei due sessi, o in uno solo, ma che non riguardano direttamente il sistema riproduttivo.

3.3.1.1 Caratteri sessuali secondari nelle piante

A differenza da quanto si osserva nelle specie gonocoriche di molti gruppi zoologici, presso le piante i caratteri sessuali secondari sono assai modesti. Secondo Lloyd e Webb (1977), l'unica pianta in cui è possibile riconoscere con sicurezza il sesso di un individuo senza osservarne i fiori sarebbe la canapa (*Cannabis sativa*, Figura 3.12), nella quale (in alcuni cultivar per lo meno) le piante dei due sessi si riconoscono per il diverso portamento; gli individui con fiori femminili avrebbero un fusto di sezione maggiore, un apparato radicale più sviluppato e foglie più grandi. Differenze meno marcate tra maschi e femmine si osservano tuttavia in molte specie dioiche nell'habitus, nella morfologia delle foglie e in altre caratteristiche morfologiche minori.

Differenze nelle dimensioni totali della pianta si osservano nel tasso (*Taxus baccata*), nel ginkgo (*Ginkgo biloba*) e nei pioppi (*Populus* spp.), dove le piante maschili sono più alte di quelle femminili. In un certo numero di specie perenni, i maschi superano le femmine in vigore e nel tasso di crescita o di riproduzione vegetativa. In diverse specie a vita breve, tra le quali la canapa, lo spinacio e alcune specie di *Silene*, le femmine sono più grandi dei maschi. In *Asparagus*, i maschi superano le femmine in crescita totale, ma i singoli germogli femminili sono più grandi. In alcune specie che vivono a lungo, il maggiore tasso di sopravvivenza dei maschi rispetto alle femmine contribuisce a una predominanza dei maschi nelle popolazioni, ma in alcune specie di *Silene* e in *Rumex acetosa* sono i maschi ad avere un tasso di mortalità più elevato rispetto alle femmine.

Maschi e femmine occupano a volte microhabitat diversi, come in *Mercurialis perennis* e *Rumex acetosella*, e questo sembra essere associato all'esistenza di un distinto optimum ambientale per i due sessi.

Le piante maschili iniziano spesso a fiorire a un'età inferiore rispetto alle femmine, fioriscono con maggiore frequenza e producono un numero maggiore di infiorescenze e con più fiori per infiorescenza (Lloyd e Webb 1977).



Figura 3.12 Tra le piante dioiche, la canapa (*Cannabis sativa*) presenta dimorfismo sessuale anche nelle strutture vegetative. Qui un individuo femmina.

3.3.1.2 Caratteri sessuali secondari negli animali

I ruoli principali dei caratteri sessuali secondari negli animali vanno ricercati nelle interazioni fra i due sessi (riconoscimento del partner) e nel diverso investimento parentale nella produzione dei gameti o nell'espletamento di cure parentali. Non ci aspettiamo di trovare dimorfismo sessuale, quindi, negli animali a fecondazione esterna.

Un caso clamoroso di dimorfismo sessuale estremo è stato recentemente rivelato da uno studio di sistematica molecolare condotto su rappresentanti di tre presunte famiglie di pesci (megalomictiridi, cetomimidi e mirapinnidi), che in realtà si sono rivelati essere il maschio, la femmina e la larva, nell'ordine, di una stessa specie (Johnson *et al.* 2009).

I diversi aspetti in cui si manifesta il dimorfismo sessuale negli animali corrispondono ad altrettante forme in cui può manifestarsi la **selezione sessuale** (Ghiselin 1974):

1. *Scelta del partner da parte della femmina.* In questo contesto, bene esemplificato da uccelli come il pavone, i fagiani e gli uccelli del paradiso, il maschio ha una livrea molto più vistosa di quella della femmina. La maggior parte di questi animali pratica la *poligamia* (un harem di femmine per ogni maschio che riesce a riprodursi; vedi Paragrafo 3.5.5).
2. *Competizione fra maschi con confronto diretto fra rivali.* Questa forma di selezione sessuale è presente ad esempio nei cervi, dove si manifesta nella presenza, nel maschio, di "armi" (i palchi) utilizzate negli scontri ritualizzati fra maschi rivali e anche nelle dimensioni complessive dell'animale, maggiori di quelle della femmina.
3. *Competizione fra maschi basata sull'efficienza nel raggiungere e inseminare una o più femmine.* Questa forma di selezione sessuale ripropone a livello macroscopico il dualismo che esiste, a livello microscopico, fra il gamete maschile, piccolo e mobile, e il gamete femminile, grande e immobile. Le femmine di molti animali sono molto più corpulente e meno mobili dei maschi della stessa specie. In diversi generi di lucciole (coleotteri lampiridi), ad esempio, il maschio è alato, mentre la femmina è priva di ali. In questa situazione, mentre nella femmina è stata favorita dalla selezione naturale la produzione di grandi masse d'uova, anche al costo di una progressiva riduzione della mobilità dell'animale, nel maschio sono state invece premiate l'agilità che si accompagna a dimensioni più ridotte e quegli adattamenti fisiologici e comportamentali che consentono ai maschi di trovare prontamente le femmine al momento in cui queste cominciano ad essere disponibili per la riproduzione.
4. *Sequestro della femmina da parte del maschio.* Avvenuta l'inseminazione, è importante per il maschio che la femmina non si accoppi successivamente, nella stessa (o unica) stagione riproduttiva, con altri maschi, che potrebbero rendere inutile il suo sforzo riproduttivo. Un'inseminazione multipla, infatti, innescherebbe una *competizione spermatica* nella quale è generalmente più probabile che abbiano la meglio gli spermatozoi dell'ultimo maschio accoppiatosi con la stessa femmina; questo diviene praticamente certo nel caso di animali in cui il maschio (come in molti insetti, millepiedi etc.) dispone di organi copulatori atti a rimuovere gli eventuali spermatozoi risultanti da precedenti inseminazioni. Una delle possibili strategie che permettono al maschio di evitare questo rischio consiste nel rimanere attaccato alla femmina per un tempo sufficiente, dopo l'inseminazione, in posizione tale da ostacolare eventuali tentativi di inseminazione da parte di altri maschi. Questo comportamento si osserva in diversi crostacei isopodi e anfipodi nei quali, in rapporto a ciò, le dimensioni del maschio sono sensibilmente maggiori di quelle della femmina, contrariamente alla tendenza prevalente nel regno animale.

5. *Integrazione fisica duratura fra maschio e femmina.* Mentre nei casi precedenti si accentuano, nel maschio, i tratti morfologici e comportamentali che corrispondono a una maggiore mobilità, rispetto alla femmina, in alcuni casi questa divergenza fra i due sessi viene meno e si può anche arrivare a un'inversione di questa tendenza generale, vale a dire allo sviluppo di maschi che sono meno mobili rispetto alle femmine della stessa specie. Il più clamoroso fra questi casi, quello dei pesci abissali del gruppo dei cerazioidei, è discusso più avanti (Paragrafo 3.5.1.1). Accenneremo qui invece a *Blastophaga psenes*, l'imenottero agaonide che rappresenta l'impollinatore esclusivo del fico (*Ficus carica*). Questa minuscola vespina si sviluppa all'interno dell'infiorescenza del fico; più precisamente, ciascun individuo utilizza, da larva, uno dei fiori femminili tra quelli più interni. La fecondazione avviene all'interno dello stesso fico in cui maschio e femmina si sono sviluppati. Il maschio, del resto, è privo di ali e le sue capacità di spostamento sono ridottissime. Peraltro, le condizioni in cui è avvenuto lo sviluppo rendono superflua per il maschio un'avventura fuori del fico in cui è cresciuto. Il discorso è diverso però per la femmina la quale, dopo l'inseminazione, esce dal fico dove si è sviluppata e vola verso un fico della successiva ondata di fioritura, nel quale penetrerà e deporrà le uova. Maschi quasi larviformi, senz'ali, accanto a femmine con ali normalmente sviluppate si trovano anche in alcuni coleotteri scoltini (insetti tipografi) come *Xyleborus dispar* e *Ozopemon* spp. (Jordal et al. 2000).

In singole specie, o in piccoli cladi, può manifestarsi un'**inversione dei ruoli sessuali** rispetto a quelli abituali. Nei cavallucci marini (*Hippocampus* spp.; Figura 3.13) l'incubazione delle uova è affidata al maschio, che è dotato di una *tasca incubatrice*. Nella iena maculata (*Crocuta crocuta*) le femmine sono più grandi dei maschi e presentano genitali esterni superficialmente simili a quelli maschili: questa condizione, correlata a un livello insolitamente elevato di ormoni androgeni nel sangue, rende praticamente impossibile la fecondazione di una femmina non consenziente da parte di un maschio; i genitali femminili esterni sono normali nelle altre specie di iena, dove il maschio, com'è regola quasi universale presso i mammiferi, è più grande della femmina. Nella rana sudamericana *Rhinoderma darwini* il maschio fa la guardia per tre o quattro settimane alle uova deposte dalla femmina tra le foglie morte; quando sono prossime alla schiusa, le raccoglie con la bocca e quindi ospita i girini, fino alla loro metamorfosi, nei suoi sacchi vocali, la cui parete produce materiale nutritivo per la prole.

In quasi tutti i ragni il maschio è di dimensioni inferiori (anche di molto) rispetto a quelle della femmina, ma nel licoside *Allocosa brasiliensis* il maschio è più grande della femmina ed è sedentario, mentre la femmina va in cerca del partner ed è lei a iniziare il corteggiamento, rischiando di cadere vittima del comportamento cannibalistico del partner (Aisenberg e Peretti 2011). Un'inversione dei ruoli nell'accoppiamento è stato descritto per alcuni insetti cavernicoli del genere *Netrogla* (Paragrafo 3.5.2.1).

A volte, un attacco parassitario può avere effetti gravi sullo sviluppo delle gonadi della vittima: si arriva così alla **castrazione parassitaria**, quale risulta abitualmente dal parassitismo di un crostaceo rizocefalo come *Sacculina* su un crostaceo decapode. In altri casi, la presenza prolungata di un parassita può attenuare o cancellare in maniera selettiva alcuni caratteri sessuali secondari. Nei ditteri del genere *Chironomus*, i maschi parassitati da nematodi hanno appendici genitali di tipo maschile, ma le zampe anteriori e le antenne tendono ad assomigliare a quelle delle femmine. Effetti analoghi del parassitismo da parte di nematodi e gordiacei sono stati osservati in insetti di numerosi ordini. Conseguenze vistose, sia sullo sviluppo delle gonadi che sui caratteri sessuali secondari, ha pure la parassitizzazione di cicaline (omotteri delfacidi) da parte di



Figura 3.13 Un maschio del cavalluccio marino *Hippocampus comes* che mostra un prominente tasca incubatrice (marsupio) ventrale contenente le uova affidategli dalla femmina.

imenotteri drinidi, di efemerotteri, fasmatoidei, dermatteri, omotteri, eterotteri e imenotteri da parte di ditteri tachinidi, pipunculidi e foridi, e di tisanuri, ortotteri, eterotteri, omotteri e imenotteri da parte di strepsitteri (in quest'ultimo caso, la sindrome da attacco parassitario è detta **stilopizzazione**).

In alcuni animali, tra i quali non pochi insetti, al dimorfismo sessuale si sovrappone la presenza, nella stessa popolazione, di due o più fenotipi distinti, all'interno di uno solo dei due sessi. Si tratta quasi sempre di polifenismo, cioè di differenze fenotipiche non basate su differenze genotipiche, ma dovute, ad esempio, alla dieta, al fotoperiodo o ad altra influenza ambientale. Il polifenismo può interessare il sesso maschile (si parla allora di **pecilandria**), come in alcuni coleotteri, nei quali i maschi possono presentarsi in due o più fenotipi diversamente "armati" nello sviluppo delle mandibole (molti lucanidi o cervi volanti) o nello sviluppo di corna cefaliche o pro-toraciche (molti scarabeidi, ad esempio molte fra le specie del genere *Onthophagus*; Figura 3.14); oppure il sesso femminile (**peciloginia**), come in molte specie di libellule di piccole dimensioni, ad esempio i cenagriidi europei *Ischnura elegans* e *Pyrrhosoma nymphula*, e anche qualche vertebrato, ad esempio circa il 30% delle molte specie di lucertole del genere *Anolis* (Paemelaere *et al.* 2011).

Più complessa e largamente estranea al tema qui discusso è la situazione degli imenotteri eusociali, di molte formiche soprattutto, dove nel sesso femminile sono riconoscibili almeno due fenotipi (regina, operaia) e non di rado tre o quattro, ma solo a uno di questi (la regina) corrispondono individui fertili, da mettere a confronto con i maschi in una valutazione dell'eventuale dimorfismo sessuale. Ancora diversa è la natura del polimorfismo femminile della farfalla africana *Papilio dardanus*, i cui diversi fenotipi rappresentano i mimi di altrettante farfalle velenose di altri generi.



Figura 3.14 Due maschi del coleottero scarabeide *Onthophagus nigriventris*, uno dotato di prominenti corna, mentre l'altro ne è privo. Questa forma di polifenismo, ristretta al sesso maschile, è detta pecilandria.

3.3.2 Ermafroditismo (monoicismo)

Un individuo si dice **ermafrodita**, o **monoico** nella nomenclatura botanica, quando, nello stesso momento oppure in fasi diverse della sua vita, presenta organi sessuali maschili e femminili funzionanti, e può quindi produrre sia gameti maschili che gameti femminili. Una specie composta *esclusivamente* di individui ermafroditi si dice *ermafrodita* (o *monoica*) (Figura 3.11b). L'ermafroditismo non va confuso con l'*intersessualità*, dove un individuo con organi sessuali maschili o femminili può presentare in vario grado caratteri sessuali secondari riferibili al sesso opposto (Paragrafo 6.1.1).

L'ermafroditismo è la condizione sessuale tipica di molte piante a seme e di alcuni gruppi di invertebrati, ma può anche manifestarsi, come rara anomalia di sviluppo, in molte altre specie, anche di vertebrati, inclusa la nostra. Una recente monografia sull'ermafroditismo, da cui sono tratti diversi esempi in questo paragrafo, è Avise (2011).

3.3.2.1 Monoicismo nelle piante terrestri

Il ciclo biologico delle piante terrestri vede, come già ricordato, un'alternanza fra una fase diploide (sporofito) e una fase aploide (gametofito).

Come risulta dalla Tabella 3.5, le strutture che producono gameti maschili (ad esempio, gli anteridi delle epatiche) e quelle che producono i gameti femminili (ad esempio, gli archegoni delle epatiche) si differenziano spesso su gametofiti distinti, anche se non sempre diversi tra loro per morfologia: questa è la condizione di tutte le spermatofite (sia gimnosperme che angiosperme) e di un numero prevalente di

epatiche e di licofite; nelle altre piante (in particolare, nella maggior parte dei muschi e in quasi tutte le felci), gameti maschili e femminili sono invece prodotti sullo stesso gametofito (monoico). Questa distribuzione dei sessi a livello gametofitico non è necessariamente correlata con la distribuzione dei sessi a livello dello sporofito. Ad esempio, solo in un piccolo numero di conifere e un 6% delle angiosperme gli sporofiti sono a sessi separati (dioici). Peraltro, sempre a livello sporofitico, nelle angiosperme la distribuzione dei sessi all'interno della popolazione è molto varia, sia per l'esistenza di fiori unisessuali e di fiori bisessuali (o ermafroditi), sia per la possibile eterogeneità della distribuzione dei sessi all'intero di una singola popolazione. Per la ricca casistica e l'intricata nomenclatura relativa si rimanda al Paragrafo 7.4.5.

La stragrande maggioranza dei fiori si apre a maturità, esponendo stami e stimmi, o comunque consentendo l'accesso a questi da parte dei pronubi. A questa condizione di riproduzione a fiore aperto (**casmogamia**) si contrappone la **cleistogamia**, in cui il fiore, pur giungendo a maturità, non si apre, per cui si ha di necessità l'autoimpollinazione. La cleistogamia può essere obbligata, come nella migliarina a quattro foglie (*Polycarpon tetraphyllum*), una piccola cariofillacea, e in un'altra settantina di specie, ma di regola coesiste nella stessa specie con la casmogamia. La produzione di fiori cleistogami può essere contemporanea alla produzione di fiori casmogami, come in *Acanthus* (acantacee); altre volte la precede, come in *Ononis* (leguminose), oppure la segue, come in *Oxalis* (oxalidacee) e *Viola* (violacee). La cleistogamia si manifesta spesso in condizioni di scarsità di luce. I fiori cleistogami sono in genere piccoli e poco appariscenti, con petali più o meno ridotti e antere povere di polline.

Forme di "ermafroditismo successivo", dove un individuo cambia di sesso nel corso della vita, analogamente a quanto avviene in alcuni animali (vedi oltre), si ritrovano anche nelle piante. Nell'aracea *Arisaema triphyllum*, ogni anno una metà degli individui cambia sesso e ogni individuo può cambiare sesso più volte nel corso della sua vita. Nella pentafillacea *Eurya japonica*, la frequenza del cambiamento di sesso dipende dalla combinazione di parametri fisiologici della pianta, come il tasso di crescita, e diversi fattori ambientali, tra i quali la quantità di esposizione alla luce (Wang *et al.* 2016).

Si conoscono molte sostanze e condizioni capaci di modificare il fenotipo sessuale di una pianta. La conversione di una pianta maschile in femminile è favorita dall'acido abscissico, dall'auxina, dal monossido di carbonio, dall'etilene, dalle cito-

Tabella 3.5 Piante terrestri: distribuzione dei sessi in fase gametofitica e sporofitica (fonti varie).

	Numero di specie	Gametofito	Sporofito
Epatiche	7500	dioico nel 68% delle specie	omosporo
Muschi	9000	monoico nel 95% delle specie	omosporo
Antocerote	200	monoico nel 60% delle specie	omosporo
Licofite	1300	dioico nel 65% delle specie	eterosporo monoico nelle forme a gametofito dioico (<i>Selaginella</i> , <i>Isoetes</i>), omosporo nelle altre (licopodiacee)
Felci	9000	monoico nel 99% delle specie	quasi sempre omosporo, ma eterosporo monoico in salviniaee e marsileaee (felci acquatiche a gametofito dioico)
Cicadee	300	dioico nel 100% delle specie	eterosporo dioico
Ginkgo	1	dioico	eterosporo dioico
Gnetali	80	dioico nel 100% delle specie	eterosporo dioico
Conifere	1050	dioico nel 100% delle specie	eterosporo, monoico nel 99% delle specie
Angiosperme	circa 300.000	dioico nel 100% delle specie	eterosporo, monoico nel 94% delle specie

chinine, dal blu di metilene, da un eccesso di azoto, dal potassio, ma anche dall'età, dalla presenza di acari eriofiidi galligeni, dall'alta intensità luminosa, dall'abbondante concimazione, da un fotoperiodo a giorno corto, dalla potatura. La conversione opposta, con transizione dalla condizione femminile alla condizione maschile, è invece favorita da un eccesso di boro, dalla rimozione di organi di accumulo, da un terreno arido, da un fotoperiodo con giorno lungo. La risposta a uno stesso stimolo, tuttavia, può essere opposta in piante diverse. Ad esempio, le gibberelline favoriscono una transizione da maschio a femmina in *Cleome*, *Cucumis* e *Ricinus*, ma in senso opposto in *Cannabis* e *Spinacia*.

3.3.2.2 Ermafroditismo nei metazoi

Ermafroditi – per un totale stimato intorno alle 65.000 specie – sono tutti o quasi tutti i rappresentanti dei seguenti phyla o subphyla di metazoi: poriferi, ctenofori, aceli, nemertodermatidi, vermi piatti in senso stretto (catenulidi e rhabditofori), gnatostomulidi, gastrotrichi, placozoi, entoprocti, briozoi, chetognati e tunicati; inoltre, alcuni cnidari, molti anellidi (in particolare, i clitellati, come lombrichi e sanguisughe) e molluschi (i solenogastri; molti opisthobranchi e tutti i gimnomorfi e i polmonati – come le chioccioline e le lumache terrestri – fra i gasteropodi; molti bivalvi), alcuni nematodi, foronidei e vertebrati e un numero ridottissimo di artropodi, brachiopodi, nemertini, tardigradi ed echinodermi. Non si conoscono ermafroditi fra i sindermi (rotiferi e acantocefali), ciclofori, chinorinchi, loriciferi, nematomorfi, priapulidi, onicofori ed emicordati.

Nei briozoi ermafroditi, di regola sono ermafroditi tutti i singoli zooidi di una colonia, ma in qualche specie la colonia è invece formata da zooidi che producono esclusivamente uova e da altri zooidi che producono esclusivamente spermatozoi.

Nell'ambito dei crostacei, sono ermafroditi i cefalocaridi, i remipedi, il tanaidaceo *Apeudes hermaphroditus* e un certo numero di isopodi. All'interno di quest'ultimi, l'ermafroditismo è praticamente limitato ad alcune famiglie i cui rappresentanti conducono vita parassitaria su altri crostacei, come i bopiridi, gli emioniscidi e i criptoniscidi, o su pesci, come i cimotoidi. Fra gli insetti sono ermafrodite tre specie di cocciniglie (omotteri) del genere *Icerya*; ovari accessori rudimentali sono poi una caratteristica dei maschi di alcuni plecoteri dei generi *Perla* e *Dinocras*. Nei pesci, circa due specie su cento sono ermafrodite.

Negli animali (vedi Tabella 3.6) si parla di **ermafroditismo simultaneo** quando l'individuo matura allo stesso tempo come maschio e come femmina e di **ermafroditismo successivo** quando esso matura come maschio e come femmina in momenti diversi della vita.

Ermafroditismo

simultaneo (simultaneamente maschio e femmina)

- **sufficiente** (possibile l'autofecondazione)
- **insufficiente** (fecondazione incrociata obbligata)
 - **reciproco** (fecondazione reciproca dei partner durante l'accoppiamento)
 - **non reciproco** (ciascun partner assume un solo ruolo sessuale durante l'accoppiamento)

successivo (maschio e femmina in fasi diverse della vita)

- **proterandro** (prima maschio, poi femmina)
- **proterogino** (prima femmina, poi maschio)
- **alternato** (alternanza dei due sessi nel corso della vita)

Tabella 3.6 Modalità temporali e funzionali in cui può presentarsi l'ermafroditismo nei metazoi.

L'ermafroditismo simultaneo può essere **sufficiente** (quando è possibile l'autofecondazione), oppure **insufficiente** (quando è necessaria la fecondazione incrociata) e in quest'ultimo caso può essere **reciproco** (quando in uno stesso atto ciascuno dei due partner funge sia da maschio che da femmina), oppure **non reciproco** (quando un individuo assume un solo ruolo sessuale a ogni scambio di gameti con il partner).

L'ermafroditismo **simultaneo sufficiente**, che rende possibile l'autofecondazione (Paragrafo 3.6.1), è diffuso in alcuni gruppi zoologici (ctenofori; cestodi e digenei fra i vermi piatti rhabditofori; gasteropodi polmonati fra i molluschi (Figura 3.15); pirosoni fra i tunicati taliacei; serranidi e sparidi fra i pesci) e ricorre altresì in alcune specie di nematodi, nemertini, briozoi filactolemi, foronidei e gnatostomulidi. L'autofecondazione è di norma facoltativa e le specie che praticano sia la fecondazione incrociata che l'autofecondazione, alternandole in modo più o meno regolare, con la prevalenza dell'una o dell'altra, sono dette avere un **sistema di fecondazione misto**. Per esempio, il verme piatto rhabditoforo *Macrostomum hystrix*, un ermafrodita simultaneo sufficiente, può ricorrere sia alla fecondazione incrociata che all'autofecondazione. Quest'ultima viene praticata con modalità davvero inconsuete: l'animale utilizza il proprio organo copulatore, molto sottile, per iniettare spermatozoi nella parte anteriore del proprio corpo (Ramm *et al.* 2015) (Paragrafo 3.5.1.1).

Il ciprinodontide *Kryptolebias marmoratus* (noto anche come *Rivulus marmoratus*), piccolo pesce degli ambienti di mangrovie lungo le coste atlantiche dalla Florida

al Brasile sudorientale, è il solo vertebrato che si riproduce regolarmente per autofecondazione. La sua gonade ermafrodita (*ovotestis*) produce uova e spermatozoi che si uniscono nel tratto comune delle vie genitali. Occasionalmente può avvenire fecondazione incrociata tra individui di cloni distinti. A bassa frequenza possono comparire individui di sesso maschile. Questi sono di due tipi: maschi primari, nei quali fin dalla nascita è presente solo tessuto testicolare funzionale, e maschi secondari, che sono ermafroditi simultanei da giovani e successivamente perdono la funzione ovarica. La fecondazione incrociata può avvenire quando occasionalmente un ermafrodita rilascia uova non fecondate che sono raggiunte (fecondazione esterna) dallo sperma di questi maschi. In natura, la fecondazione incrociata è molto rara o assente in alcune popolazioni, più frequente (fino a un 20%) in altre. Così, a rigore, *K. marmoratus* non sarebbe in realtà una specie strettamente ermafrodita che si riproduce esclusivamente per autofecondazione, ma una specie androdioica (vedi Paragrafo successivo). Entrambe queste caratteristiche la rendono unica tra i vertebrati (Devlin e Nagahama 2002).

L'ermafroditismo **simultaneo insufficiente reciproco**, in cui a ogni accoppiamento i due partner si comportano simultaneamente da maschio e femmina, fecondando ciascuno le uova dell'altro, è noto nei digenei, negli oligocheili (Figura 3.16), nelle chioccioline, nel chetognato *Spadella* (che scambia spermatofore, vedi sotto), negli gnatostomulidi. Questo non esclude la possibilità che durante una stessa stagione riproduttiva l'ermafrodita maturi prima i gameti di un sesso o poi quelli dell'altro, come avviene ad esempio nei lombrichi, dove maturano prima gli spermatozoi. In questi anellidi,



Figura 3.15 La chiocciola d'acqua dolce *Lymnaea peregra* è un ermafrodita simultaneo sufficiente, cioè in grado di praticare l'autofecondazione.



Figura 3.16 I lombrichi (anellidi oligocheili) sono ermafroditi simultanei insufficienti che praticano la fecondazione reciproca. Qui due individui in accoppiamento si stanno inseminando reciprocamente. Gli spermatozoi dell'uno feconderanno le uova dell'altro.



dopo lo scambio sessuale, gli spermatozoi del partner vengono conservati fino alla maturazione delle uova. Si tratta di una forma di “proterandria stagionale” che non va confusa con la proterandria dell’ermafroditismo successivo (vedi sotto), dove c’è una effettiva inversione di sesso.

Nelle sanguisughe (Figura 3.17), invece, l’ermafroditismo **simultaneo insufficiente** è di regola **non reciproco**.

Nell’ambito dell’ermafroditismo successivo si distinguono un ermafroditismo **proterandro** (o **proterandrino**), in cui l’individuo è prima maschio, poi femmina; un ermafroditismo **proterogino** (o **proteroginico**, prima femmina, poi maschio); e un ermafroditismo **alternato** (almeno due cambiamenti di sesso nel corso della vita).

L’ermafroditismo proterandro è diffuso presso poriferi, plattelminti, entoprocti, gastrotrichi (specie marine), gnatostomulidi (alcune specie), nemertini (alcune specie), irudinei, gasteropodi (ad esempio, le patelle), nell’oloturia *Pentactella laevigata* (citata a volte sotto il nome di *Cucumaria laevigata*) e in numerose specie di gamberetti. Un esempio fra quest’ultimi è dato dalle specie del genere *Hippolyte*, dove una dieta a base di diatomee durante la vita postlarvale anticipa il passaggio alla fase femminile. Una particolare forma di proterandria, con un cambiamento di sesso dalla condizione maschile alla condizione ermafrodita simultanea, è noto nei gamberetti del genere *Lysmata*, nella voluminosa chiocciola terrestre *Achatina fulica* e in anellidi policheti del genere *Capitella* (Premoli e Sella 1995).

L’ermafroditismo proterogino è meno comune di quello proterandro e si riscontra tra i poriferi, in alcune specie di cestodi e in salpe e dolioli fra i taliacei; nel restante gruppo di taliacei, i tunicati pelagici coloniali del genere *Pyrosoma*, le specie che producono colonie in grado di accrescersi rapidamente, raggiungendo la maturità a dimensioni più modeste, sono di regola proterogine, mentre quelle che producono colonie più grandi sono per lo più proterandre.

Nel gasteropode proterandro *Crepidula fornicata*, diversi individui vivono impilati uno sull’altro (Figura 6.15). Gli individui più grandi, che occupano le posizioni inferiori, sono femmine e i più piccoli, che occupano le posizioni superiori, sono maschi; le femmine, tuttavia, sono spesso fecondate da maschi “vagabondi”, che non hanno cioè una posizione fissa all’interno del gruppo. Alcuni fra gli individui di una pila sono maschi puri, che non passeranno mai alla fase femminile; altri invece vi passano presto. Alcuni individui della stessa specie conducono peraltro vita solitaria e possono appartenere all’uno o all’altro sesso (Paragrafo 6.2.2).

Fra i pesci, l’ermafroditismo successivo prevale su quello simultaneo. Esso può essere proterandro (accertato in anguilliformi, clupeiformi, cipriniformi, stomiiformi e perciformi) o proterogino (anguilliformi, cipriniformi, perciformi (ad esempio, i labridi del genere *Coris*, le comuni donzelle) e simbranchiformi), più raramente alternato (per esempio, serranidi del genere *Hypoplectus*). Molti pesci con ermafroditismo simultaneo dal punto di vista istologico sono in realtà degli ermafroditi sequenziali dal punto di vista comportamentale e funzionale. In *Serranus fasciatus*, gli individui più vecchi possono perdere la funzione femminile trasformandosi di fatto in maschi.

Un elenco di specie di pesci ermafroditi che privilegia la fauna italiana è dato nella Tabella 3.7.

I pesci pagliaccio (*Amphiprion* spp.), proterandri, vivono in gruppi formati di regola da una femmina, da un grosso maschio che si riproduce e da diversi maschi più piccoli che non si riproducono. Quando la femmina muore o lascia il gruppo, il maschio riproduttivo diventa femmina e il più grande fra gli altri maschi prende il suo posto come maschio riproduttore.



Figura 3.17 Le sanguisughe (qui, *Whitmania pigra*) sono ermafroditi simultanei insufficienti che di regola non praticano la fecondazione reciproca durante uno stesso accoppiamento, ciascun partner assumendo uno solo dei due ruoli sessuali.

Tabella 3.7 Esempi di ermafroditismo nei pesci, prevalentemente della fauna italiana (dati da Devlin e Nagahama, 2002).

COBITIDI		
Cobite comune	<i>Cobitis taenia</i>	proterandro
LABRIDI		
Donzella	<i>Coris julis</i>	proterogino
Colombina	<i>Labrus bimaculatus</i>	proterogino
Donzella pavonina	<i>Thalassoma pavo</i>	proterogino
POMACENTRIDI		
Pesci pagliaccio	<i>Amphiprion</i> spp.	proterandro
Pesci damigella	<i>Dascyllus</i> spp.	proterogino
SERRANIDI		
Cernia	<i>Epinephelus marginatus</i>	proterogino
Cernia rossa	<i>Mycteroperca rubra</i>	proterogino
Sciarrano	<i>Serranus cabrilla</i>	simultaneo
Sciarrano scrittura	<i>Serranus scriba</i>	simultaneo
SPARIDI		
Boga	<i>Boops boops</i>	proterogino
Dentice coronato	<i>Dentex gibbosus</i>	proterogino o proterandro
Sarago sparaglio	<i>Diplodus annularis</i>	proterandro
Sarago maggiore	<i>Diplodus sargus</i>	proterandro
Mormora	<i>Lithognathus mormyrus</i>	proterandro
Pagello bastardo	<i>Pagellus acarne</i>	proterandro
Fragolino	<i>Pagellus erythrinus</i>	proterogino
Pagro	<i>Pagrus pagrus</i>	proterogino
Salpa	<i>Sarpa salpa</i>	proterogino
Orata	<i>Sparus auratus</i>	proterogino

Un controllo sociale dell'identità sessuale dell'individuo si riscontra, con ruoli invertiti, anche presso i pesci proterogini, ad esempio il pesce pulitore *Labroides dimidiatus* (Devlin e Nagahama 2002). In *Thalassoma bifasciatum*, tutti gli individui hanno inizialmente livrea gialla e sono in parte maschi, in parte femmine: gli uni e le altre possono passare successivamente a una fase policroma (blu, bianco, nero e verde), esclusivamente maschile. Il gobiide *Trimma okinawae* vive in gruppi formati abitualmente da un grosso maschio e da una o più femmine di minori dimensioni. Sono stati osservati, in questa specie, 22 casi di cambiamento di sesso dalla condizione femminile a quella maschile e tre casi di cambiamento in senso opposto, da maschio a femmina. Due individui sono stati osservati passare dalla condizione femminile a quella maschile per poi ritornare femmine (Manabe *et al.* 2007).

L'ermafroditismo successivo alternato è ancora meno frequente ed è noto per alcuni policheti, alcuni bivalvi (tra i quali le comuni ostriche) e in alcuni pesci (vedi sotto). A seconda della specie, il cambio di sesso può avvenire in risposta a segnali da individui conspecifici, o in particolari condizioni fisiologiche, o a seguito di traumi meccanici.

Complessivamente, l'ermafroditismo alternato è noto per 12 generi in sei famiglie di pesci (Munday *et al.* 2010). Nei gobiidi del genere *Lythrypnus*, minuscoli pesci diffusi lungo le coste atlantiche e pacifiche del continente americano, si possono riscontrare tutti i possibili fenotipi sessuali, fra il maschio puro e la femmina pura, e meccanismi bidirezionali di cambiamento del sesso, un comportamento che riguarda cinque specie.

In queste, la gonade contiene quasi sempre sia tessuto maschile che tessuto femminile, come negli ermafroditi simultanei, ma a ogni tempo l'individuo funziona solo come maschio oppure come femmina. In presenza di un'altra femmina, una femmina si può convertire in maschio nel volgere di due settimane. Uno stesso individuo può cambiare sesso molte volte, a seconda delle condizioni ambientali alle quali si trova esposto, in particolare è importante il rapporto sessi nella popolazione locale. In *Lythrypnus* esistono femmine pure, ermafroditi a componente gonadica femminile prevalente ed ermafroditi a componente maschile prevalente, assieme a una piccola frazione di maschi puri.

Forme diverse di **ermafroditismo rudimentale** sono state descritte, sia in specie funzionalmente gonocoriche appartenenti a cladi dove la condizione ermafrodita è quella primitiva e comunque prevalente, come i trematodi, sia in specie appartenenti a cladi strettamente gonocorici. Nell'ambito dei trematodi, tracce di organi riproduttori femminili si osservano a volte nei maschi di *Schistosoma*, uno dei pochissimi generi a sessi separati; più complesso è il caso di *Wedlia bipartita*, un trematode parassita degli uccelli, dove l'embrione dà origine a una cisti dalla parte posteriore della quale si formano due individui, entrambi ermafroditi rudimentali, ma di fatto uno matura come maschio e l'altro come femmina. Una forma diversa di ermafroditismo rudimentale, che rivela una forse inattesa bivalenza potenziale della gonade dei vertebrati (bivalenza che si esprime appieno in un certo numero di pesci, come abbiamo visto), è la presenza nei maschi dei rospi (anfibi anuri bufonidi) di un ovario rudimentale (*organo di Bidder*), che si trova in prossimità del testicolo e che può diventare funzionante in caso di asportazione o di regressione della gonade maschile.

A volte, le modalità riproduttive variano in modo considerevole fra una popolazione e l'altra di una stessa specie. Ad esempio, la popolazione di Roscoff (Bretagna) dell'antozoo *Cereus pedunculatus* è ermafrodita proterogina e vivipara, mentre quella di Napoli è gonocorica e larvipara e quella di Livorno è partenogenetica e vivipara. Nel gasteropode marino *Patella caerulea* prevalgono gli individui ermafroditi proterandri, ma c'è variabilità individuale nella durata della fase maschile e di quella femminile, fino ad aversi anche maschi che non raggiungono la fase femminile e femmine che non attraversano alcuna fase maschile: questo **ermafroditismo sbilanciato** è noto anche in altri gasteropodi e in bivalvi, in policheti, in *Hydra*, nell'isopodo terrestre *Philoscia elongata* e nella stella di mare *Asterina gibbosa* (Figura 3.18).

Le chioccioline d'acqua dolce appartenenti ai gasteropodi polmonati basommatofori sono generalmente animali ermafroditi simultanei con sistema di fecondazione misto, cioè con fecondazione incrociata non reciproca prevalente, più autofecondazione occasionale. Nella chiocciolina terrestre *Rumina decollata*, invece, si può avere fecondazione incrociata, ma prevale l'autofecondazione.

In altri gasteropodi, il comportamento riproduttivo di un individuo è condizionato dalla sua peculiare condizione anatomica. In alcune chioccioline, infatti, c'è polimorfismo per la lunghezza dell'organo copulatore, con individui *eufallici*, *emifallici* e *afallici*: quest'ultimi si riproducono solo come femmine o praticano l'autofecondazione. In alcune lumache di terra dei generi *Limax*, *Ariolimax* e *Deroceras* è stata spesso osservata l'*apofallazione*, vale a dire l'amputazione del pene – da parte del suo possessore o del suo partner – al termine di un accoppiamento.

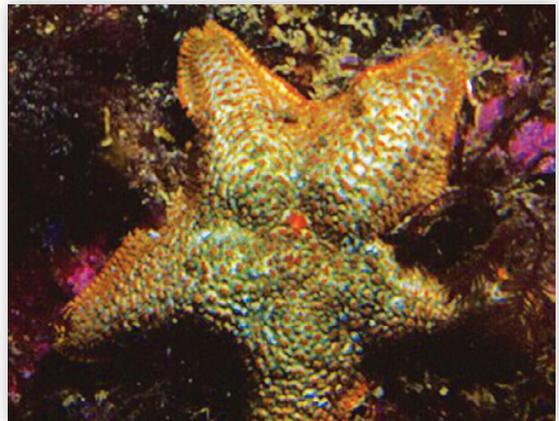


Figura 3.18 La stella marina *Asterina gibbosa* è un'ermafrodita successivo proterandro, ma c'è variabilità individuale nella durata delle fase maschile, al punto che alcuni individui passano di fatto tutta la vita come maschi. Questo fenomeno è detto ermafroditismo sbilanciato.

3.3.3 Androdioicìa, ginodioicìa e trioicìa

Sia fra le piante che fra gli animali esistono specie in cui, all'interno di una popolazione, sono presenti individui ermafroditi assieme a individui di sesso maschile (**androdioicìa**; Figura 3.11c) o femminile (**ginodioicìa**; Figura 3.11d) o di entrambi i sessi (**trioicìa**; Figura 3.11e). Potremmo collettivamente etichettare queste tre condizioni come **sistemi misti di distribuzione dei ruoli sessuali nella popolazione**.

L'androdioicìa è nota in 50 specie di piante (vedi Tabella 7.1) e 36 specie di animali, tra cui il nematode *Caenorhabditis elegans*, diversi crostacei tra i cirripedi (balani), gli anostraci, i conostraci e i decapodi e nel bivalve *Montacuta phascolionis*. Nella maggior parte dei casi, l'androdioicìa sembra essersi evoluta dalla dioicìa, ma nel caso dei balani dalla condizione ermafrodita.

Sono ginodioici alcuni anemoni di mare, alcune spugne e più di 250 generi di angiosperme (vedi Tabella 7.1).

Fra i gamberetti (crostacei decapodi caridei) la distribuzione dei ruoli sessuali nella popolazione può essere molto diversa, a volte anche fra specie dello stesso genere o, addirittura, all'interno di una stessa specie (Bauer e Newman 2004). Nel genere *Pandalus*, alcune specie sono ermafrodite proterandre, ma altre sono ginodioiche. *Thor manningi* è trioico (vedi oltre), ma altre specie dello stesso genere (*Th. dobkini* e *Th. floridanus*) sono gonocoriche. Nel genere *Lysmata* vi sono specie che passano da una iniziale condizione maschile a una condizione di ermafroditismo sufficiente, per cui è stato proposto di definirli **ermafroditi simultanei proterandri** (Bauer 2000).

La trioicìa è molto rara. Nelle piante, questa condizione è nota ad esempio nel frassino comune (*Fraxinus excelsior*; Figura 3.19), in due cactacee (*Opuntia robusta* e *Pachycereus pringlei*) e in alcune popolazioni dell'euforbiacea *Mercurialis annua* (Perry et al. 2012). Una condizione prossima alla trioicìa è nota, tuttavia, in alcune conifere. In *Pinus johannis*, la grande maggioranza degli individui è unisessuale, con occasionale produzione di alcuni strobili dell'altro sesso. *P. edulis*, invece, è sostanzialmente monoico, ma i singoli individui producono strobili maschili e femminili in proporzione diversa. In queste piante vi è anche una certa variazione del ruolo sessuale del singolo albero in funzione dell'età (Flores-Renteria et al. 2013).

In molte specie di crostacei tanaidacei, il sesso è soggetto a un controllo ambientale molto complesso e poco compreso. In alcune specie vi sono maschi di diverso tipo: *maschi primari* che erano maschi già in età giovanile e *maschi secondari* e *terziari* che sono di fatto ermafroditi proterogini che, da femmine, hanno generato una o due covate, rispettivamente (Larsen 2005). In alcune di queste specie vi sono anche femmine primarie, cioè destinate a rimanere tali per tutta la vita, realizzando quindi una condizione di trioicìa, ma in altre la condizione femminile si ritrova solo negli ermafroditi proterogini, realizzando quindi una semplice (!) condizione di androdioicìa.

In molte specie di crostacei tanaidacei, il sesso è soggetto a un controllo ambientale molto complesso e poco compreso. In alcune specie vi sono maschi di diverso tipo: *maschi primari* che erano maschi già in età giovanile e *maschi secondari* e *terziari* che sono di fatto ermafroditi proterogini che, da femmine, hanno generato una o due covate, rispettivamente (Larsen 2005). In alcune di queste specie vi sono anche femmine primarie, cioè destinate a rimanere tali per tutta la vita, realizzando quindi una condizione di trioicìa, ma in altre la condizione femminile si ritrova solo negli ermafroditi proterogini, realizzando quindi una semplice (!) condizione di androdioicìa.

Nel gamberetto *Thor manningi* vi sono maschi primari, femmine primarie ed ermafroditi proterandri (Bauer 1986).

Condizioni per certi versi analoghe a quelle dell'androdioicìa e della ginodioicìa si hanno in alcune piante monoiche, in riferimento alla funzione sessuale nei diversi fiori della stessa pianta. Si ha *andromonoicismo* quando sullo stesso individuo coesistono fiori bisessuali e fiori maschili,



Figura 3.19 Nel frassino comune (*Fraxinus excelsior*) vi sono individui monoici (ermafroditi) assieme a individui maschili e femminili, una condizione nota come trioicìa.

come in *Solanum carolinense*. In questa specie, i fiori basali di ciascuna infiorescenza sono bisessuali, mentre quelli terminali sono funzionalmente maschili, avendo carpelli rudimentali. Al contrario, si ha *ginomonoicismo* quando sullo stesso individuo coesistono fiori bisessuali e fiori femminili. In *Aster* (asteracee), all'interno di ogni capolino, i fiori del raggio sono femminili, i fiori del disco sono bisessuali (vedi Tabella 7.1).

3.4 Cellule germinali nella riproduzione sessuale

Negli organismi pluricellulari, come in quelli unicellulari con organizzazione coloniale avanzata (per esempio in *Volvox* e in altri generi di alghe verdi), vi è una distinzione fra **cellule somatiche** (o della **linea somatica**), che non porteranno alcun contributo genetico alla successiva generazione, e **cellule germinali** (o della **linea geminale**), potenziali fondatrici genetiche della nuova generazione.

Negli organismi aplonti e diplonti e in quelli aplodiplonti in fase gametofitica le cellule germinali sono capostipiti dei gameti, mentre negli organismi aplodiplonti in fase sporofitica e nei funghi le cellule germinali producono (meio)spore.

Oltre al differenziamento cellulare che caratterizza lo sviluppo delle cellule germinali, all'interno del corpo (o della colonia) vi è spesso anche una loro separazione topografica dal resto delle cellule, che si precisa nel corso dell'ontogenesi. Alla maturità riproduttiva dell'individuo, la formazione dei gameti (**gametogenesi**) o delle spore (**sporogenesi**) avviene comunemente in distretti corporei o organi specializzati, diversi da gruppo a gruppo, detti **organi riproduttori**. Una precoce individuazione della linea germinale nel corso dello sviluppo si riscontra solo in alcuni gruppi di metazoi (Scheda 3.4).

3.4.1 La produzione di gameti negli animali

Nei metazoi, indipendentemente dalla segregazione, precoce o tardiva, delle cellule della linea germinale da quelle somatiche, la produzione dei gameti è generalmente localizzata in organi riproduttori caratteristici dei diversi gruppi tassonomici.

SCHEDA 3.4

Segregazione della linea germinale negli animali

Piuttosto diffusa è tuttora la nozione, introdotta da Weismann (1892), di una separazione assai precoce, nello sviluppo embrionale dei metazoi, fra una linea cellulare somatica e una linea germinale. Si tratta però di una generalizzazione ingiustificata (Extavour e Akam 2003). Una precocissima separazione fra cellule somatiche e cellule della linea germinale si ha infatti solo presso i rotiferi, i digenei, i cefalopodi, i bivalvi, i nematodi, i collemboli, i chetognati, gli anuri e gli arcosauri (coccodrilli e uccelli). Un'identificazione successiva, nel corso dello sviluppo, delle cellule capostipiti dei futuri gameti è stata invece descritta per poriferi, ctenofori, cnidari, aceli, gastrotrichi, vermi piatti esclusi i digenei, briozoi, nemertini, foronidei, brachiopodi, aplacofori, poliaplacofori, chinorhynchi, miriapodi, xenoturbellidi, emicordati, crinoidi, asteroidei, oloturoidei, agnati, dipnoi, urodeli, lepidosauri, testudinati e mammiferi. Entrambe le condizioni ricorrono in gasteropodi, anellidi (solo preformazione negli irudinei; epigenesi in echiuri e sipunculi), onicofori, insetti, crostacei,

chelicerati, echinoidei, cefalocordati, tunicati, pesci ossei e pesci cartilaginei.

Non è sempre facile, tuttavia, decidere se una cellula appartiene o meno alla linea germinale. Il problema si ha, in particolare, in casi di riproduzione uniparentale in cui la cellula dalla quale prende origine il nuovo individuo potrebbe essere un uovo che non è stato prodotto per meiosi (uovo amittico) e che non è stato fecondato (si avrebbe, pertanto, partenogenesi) oppure una cellula somatica dalla quale si origina un nuovo individuo per riproduzione asessuale. Questo è per esempio il caso di alcune fasi del complesso ciclo vitale dei digenei. In questi vermi piatti parassiti resta infatti da chiarire la natura del processo riproduttivo attraverso il quale gli individui che si trovano in fase di sporocisti o di redia danno origine ad altre sporocisti o redie, oppure alle cercarie destinate a crescere in marite, cioè in adulti della generazione sessuata successiva. In ogni caso, nessuna evidenza di meiosi è stata sinora trovata in questi animali (Galaktionov e Dobrovolskij 2003).

3.4.1.1 Organi riproduttori negli animali

In alcuni gruppi zoologici la gametogenesi è diffusa, come nelle spugne o nei nemertodermatidi, o circoscritta ad ammassi di cellule fissate a un epitelio, ad esempio alla parete delle cavità celomatiche, come avviene tipicamente negli anellidi. Alla mancanza specifici di organi riproduttori corrisponde spesso la mancanza di vie specializzate per la liberazione dei gameti, che può avvenire attraverso i celomodotti, oppure (in alcuni policheti) per semplice rottura della parete del corpo.

La maggior parte degli animali possiede però **organi riproduttori** distinti, collettivamente parte dell'**apparato riproduttore**, tra i quali fondamentali sono la **gonade** (gonade femminile o **ovario** e gonade maschile o **testicolo**), un canale che ne conduce all'esterno i prodotti (**ovidotto** o, rispettivamente, **deferente**) e un'apertura (**poro genitale** o **gonoporo**) attraverso la quale i gameti possono raggiungere il mondo esterno (Figura 3.20).

Dal momento che nei diversi gruppi zoologici il differenziamento della linea germinale può avvenire in momenti differenti dello sviluppo embrionale (vedi Scheda 3.4), in alcuni casi le cellule germinali si differenziano prima del tessuto somatico dell'ovario, in altri avviene l'opposto. Differenze in tal senso possono verificarsi anche all'interno di gruppi tassonomici relativamente circoscritti, come nei ditteri, dove chironomidi, cecidomiidi, sciaridi, tipulidi e psicodidi mostrano una precedenza del differenziamento della linea germinale rispetto alla formazione della gonade, mentre l'opposto avviene in drosofilidi, calliforidi e muscidi.

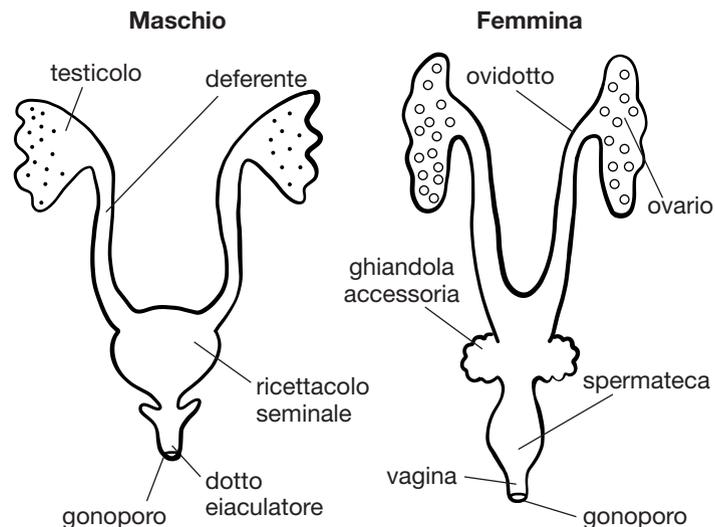


Figura 3.20 Schema generale degli apparati riproduttori maschile e femminile nei metazoi.

L'apparato riproduttore può arricchirsi di altri organi. Nella femmina, per esempio, accanto all'ovario possono comparire: (i) un **vitellario**, all'interno del quale si formano cellule vitelline destinate a fornire nutrimento all'embrione (Paragrafo 4.4.3); (ii) una struttura (**spermateca**) capace di accogliere gli spermatozoi ricevuti dal partner, mantenendoli vitali fino a che non verranno impiegati nella fecondazione delle uova; (iii) una ghiandola produttrice di materiale che formerà un rivestimento protettivo dell'uovo prima che questo venga liberato all'esterno; (iv) strutture copulatrici destinate ad accogliere l'organo intromettente del partner; (v) strutture deputate alla digestione dello sperma in eccesso (una funzione che in molti vermi piatti sembra possibile anche grazie a un dotto genitointestinale che collega le vie genitali femminili con l'intestino), (vi)

strutture capaci di ospitare uno o più figli per un periodo più o meno lungo, nel caso delle specie vivipare. Nel maschio, frequente è lo sviluppo di (i) **ricettacoli seminali** in cui gli spermatozoi maturi vengono immagazzinati in attesa di essere utilizzati, (ii) organi copulatori (più spesso denominati **peni**) di varia natura e (iii) ghiandole di diversa natura. Un singolo organo, soprattutto fra quelli appartenenti all'apparato riproduttore femminile, può anche svolgere più di una funzione.

Nel caso degli animali ermafroditi, le strutture maschili e femminili sono di regola distinte, ma in alcuni gruppi (molluschi ermafroditi, qualche pesce), la gonade è unica (**ovotestis**).

Non sempre vi è una corrispondenza fra la complessità strutturale degli apparati riproduttori e la complessità delle altre strutture corporee. Significativo, in proposito, è il contrasto fra l'estrema complessità degli apparati riproduttori della maggior parte dei vermi piatti (sia di quelli parassiti che di quelli a vita libera come le planarie), a confronto con la condizione dei policheti, nei quali non si hanno gonadi (i gameti si formano sulle pareti delle cavità celomatiche), spesso mancano gonodotti distinti (i gameti possono allora essere emessi attraverso i nefridi, cioè gli organi escretori) e talvolta si ha addirittura la liberazione dei gameti all'esterno a seguito di una lacerazione della parete del corpo.

Negli animali ermafroditi, le aperture genitali maschili e femminili possono essere distinte oppure coincidere. Presso i vermi piatti sono note entrambe le condizioni. In alcuni animali, come le cicale e altri omotteri, le femmine presentano un poro copulatorio, attraverso il quale vengono inseminate, distinto dall'apertura genitale attraverso la quale vengono emesse le uova. Nei marsupiali, i piccoli sono partoriti attraverso una via (*pseudovagina*) differente da quella percorsa dagli spermatozoi per raggiungere e fecondare l'uovo (*vagine laterali*).

3.4.1.2 Gametogenesi negli animali

Nella formazione degli spermatozoi (Figura 3.21a), o **spermatogenesi**, le cellule germinali diploidi, o **spermatogoni**, si differenziano in **spermatociti primari** che attraverso la prima divisione meiotica producono due **spermatociti secondari**, ciascuno dei quali si dividerà a sua volta in due **spermatidi** aploidi, al completamento della seconda divisione meiotica. Ciascuno spermatidio maturerà poi in uno **spermatozoo**.

Nella formazione delle cellule uovo (Figura 3.21b), o **oogenesi**, le cellule germinali si differenziano come **oogoni** e finalmente come **oociti primari**. La meiosi procede quindi con la divisione asimmetrica dell'oocita primario in un **oocita secondario** e un **globulo polare primario**. A seguire, l'oocita secondario si divide, ancora in modo asimmetrico, in una **cellula uovo** aploide e un secondo globulo polare aploide, detto **globulo sister** della cellula uovo (completamento della seconda divisione meiotica). Anche il globulo polare primario può completare la seconda divisione meiotica, a formare due **globuli polari non-sister** della cellula uovo. Il globulo polare sister e i due globuli polari non-sister, aploidi, sono collettivamente detti **globuli secondari**. I globuli polari non hanno alcun ruolo nella riproduzione se non in alcune forme di partenogenesi (Paragrafo 5.2.3.3).

Nella gametogenesi dei metazoi, la prima divisione meiotica è preceduta da una fase moltiplicativa delle cellule della linea germinale, durante la quale la rapida sequenza delle divisioni mitotiche non è accompagnata, di regola, da un significativo accrescimento della massa complessiva delle cellule, per cui gli oogoni (o gli spermatogoni) si fanno sempre più piccoli. Questa fase non è necessariamente simultanea per tutte le cellule germinali presenti in una gonade. In particolare, in animali che producono in più occasioni masse considerevoli di uova, frazioni diverse degli oogoni di una stessa gonade completano in tempi diversi la fase moltiplicativa. Al contrario, nelle femmine dei mammiferi e dei rotiferi, la fase moltiplicativa si completa, o quasi, già nel corso della vita embrionale dell'individuo.

Nella donna, la popolazione di oociti primari raggiunge un massimo di circa 7 milioni alla ventesima settimana di vita fetale. La maggior parte di essi è destinata a degenerare (*atresia follicolare*), gli altri (circa 4-500.000) matureranno fino allo stadio di oociti secondari. Dalla pubertà fino alla menopausa, circa ogni ventotto giorni avviene l'ovulazione di un oocita secondario (per un totale di 4-500 nel corso dell'intera vita), che matura in una cellula uovo solo in caso di fecondazione. Invece nell'uomo, come nei maschi degli altri mammiferi, la spermatogenesi è un processo pressoché continuo e si protrae fino ad età avanzata.

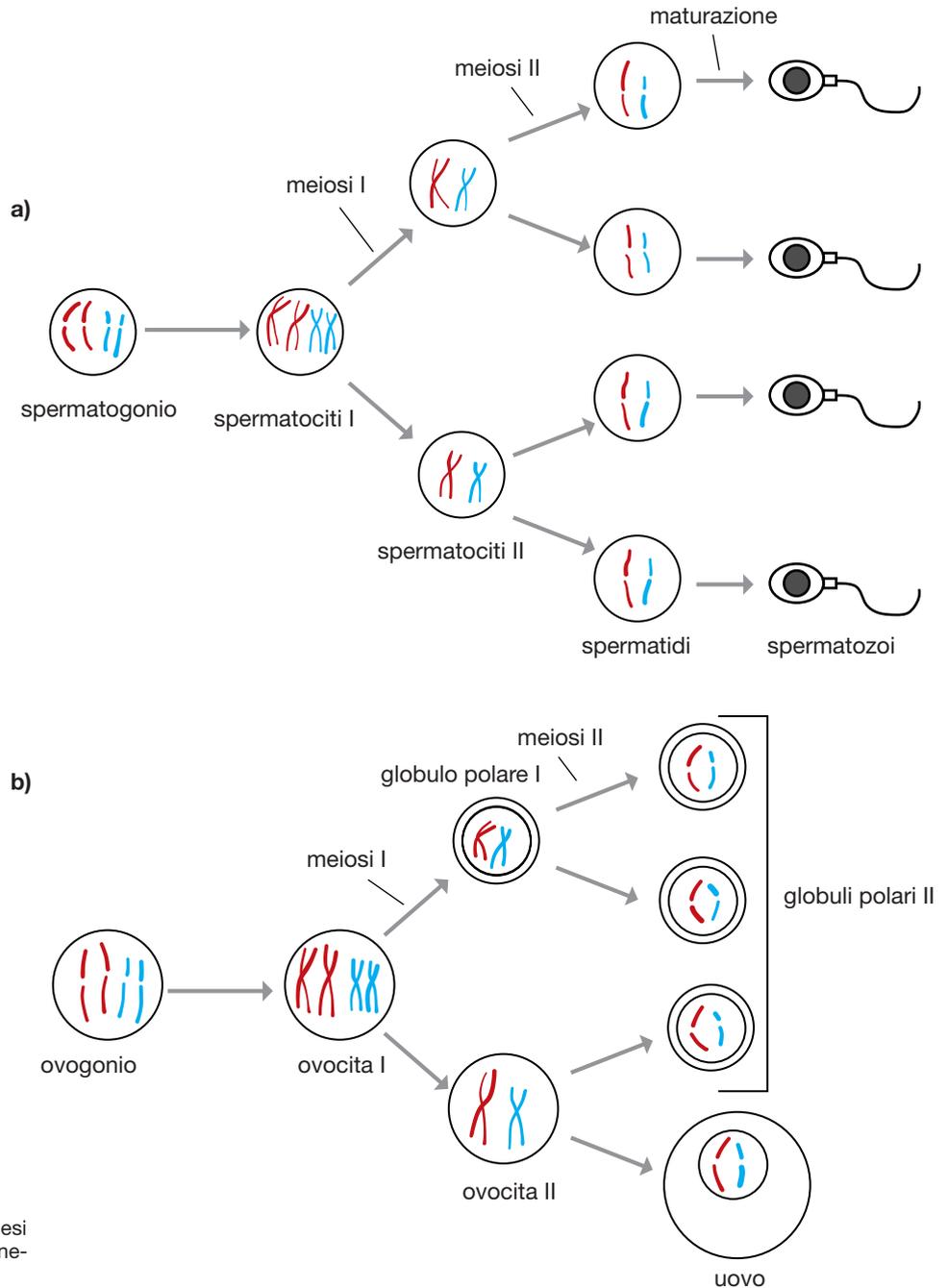


Figura 3.21 Gametogenesi negli animali: spermatogenesi (a) e ovogenesi (b).

3.4.1.3 Gameti negli animali

L'**uovo** è in genere una cellula di dimensioni grandi o grandissime, dovute all'accumulo al suo interno di materiali di riserva (*tuorlo* o *vitello*) delle quali beneficerà l'embrione nel corso del suo sviluppo, un periodo durante il quale l'animale non dispone di organi per l'assunzione di nutrimento dall'esterno.

Nonostante la quasi universale presenza di materiale vitellino all'interno dell'uovo, le dimensioni di quest'ultimo, comunque, sono di regola inferiori al millimetro, sia negli animali a fecondazione esterna, sia in quelli a fecondazione interna. Gli echinodermi, per esempio, producono in genere uova con un diametro di 0,1 mm, mentre quelle dei mammiferi (a parte quelle dei monotremi, che vengono deposte) variano da 0,075 a 0,250 mm. Uova più grandi, però, non sono rare nei teleostei (1-6 mm) e soprattutto nei selaci (15-100 mm) e ancor più nei vertebrati terrestri ovipari. Fra gli uccelli, le uova più piccole sono quelle dei colibrì, che possono misurare appena 11-12 mm in lunghezza e 7-8 in diametro, con un peso inferiore al mezzo grammo; le più grandi sono quelle dello struzzo, lunghe circa 16 cm, con un diametro medio di 13,8 cm e un peso dell'ordine di 1600 grammi. Assai grandi sono anche le uova del cigno reale (*Cygnus olor*), che misurano 11,5 cm in lunghezza e 3,75 in diametro, per un peso di 340 grammi. In peso, un uovo di struzzo rappresenta l'1,7% dell'animale che lo ha prodotto, ma si sale al 13% nello scricciolo (*Troglodytes troglodytes*), al 20% nei kiwi (*Apteryx* spp.; Figura 3.22) e al 22% nell'uccello delle tempeste (*Hydrobates pelagicus*).

L'uovo può essere rivestito da uno o più involucri che si aggiungono al plasmalemma: (i) involucri primari prodotti dall'ovocita nell'ovario, (ii) involucri secondari prodotti dalle cellule follicolari, sempre nell'ovario e (iii) involucri terziari, prodotti nell'ovidotto o nell'utero.

Solo una membrana vitellina circonda le uova di molti invertebrati marini come poriferi e cnidari e anche quelle dei ricci di mare, dove però questa membrana è più spessa. In alcuni pesci, alla membrana vitellina si aggiunge un involucro secondario (*corion*). Un corion circonda pure le uova degli artropodi. Nei mammiferi, la membrana vitellina primaria è sottile e transitoria e viene sostituita da un involucro secondario, la *zona pellucida*. Involucri terziari sono il rivestimento gelatinoso delle uova degli anfibi, che si forma nell'ovidotto, e così pure il bianco dell'uovo, le "pellicine" dell'uovo e il guscio membranoso o calcareo delle uova dei rettili (uccelli compresi).

Molte uova vengono protette dal secreto di ghiandole annesse all'apparato riproduttore femminile: vi sono esempi nei molluschi, negli insetti, negli anellidi clitellati e nei plattelminti; analoga è l'origine del bozzolo di seta che avvolge le uova dei ragni.

Lo **spermatozoo** animale primitivo è una cellula di piccole dimensioni, nella quale sono tipicamente riconoscibili tre parti: una testa brevemente ovoidale che contiene il nucleo e, molto spesso, è provvista di un acrosoma anteriore; un pezzo intermedio contenente alcuni mitocondri; una coda, corrispondente a un flagello, spesso lunga attorno ai 50 μm . Le deviazioni da questo modello sono però frequenti, soprattutto presso i gruppi che praticano la fecondazione interna.

L'**acrosoma** è una struttura che facilita la penetrazione dello spermatozoo attraverso gli involucri protettivi dell'uovo, in particolare la membrana vitellina. In molti animali marini, questo avviene a seguito dell'esplosiva "scarica" sull'uovo del *filamento acrosomale*. La *reazione acrosomale* (Paragrafo 3.5.4.1) porta alla fusione della membrana dell'acrosoma con la membrana plasmatica dell'uovo, permettendo così la penetrazione del nucleo maschile. Un acrosoma tipico manca in

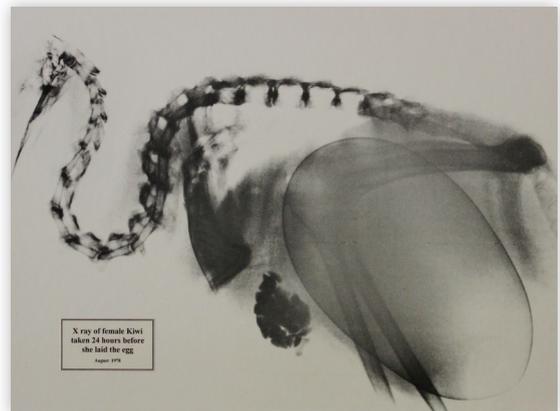


Figura 3.22 Radiografia di un kiwi (*Apteryx* sp.) che mostra le enormi proporzioni dell'uovo il giorno precedente la deposizione.

spugne e cnidari, ma è presente negli ctenofori. L'acrosoma, peraltro, è andato perduto in diversi gruppi, manca ad esempio negli spermii privi di flagello di diciemidi, rotiferi e acantocefali, entoprotti, alcuni briozoi e chinorinchi.

Presso gli artropodi, uno spermatozoo di tipo primitivo si trova solo in *Limulus* (xifosuri). Molto varia, in questo phylum, è la struttura della coda. Oltre alla formula $9 + 2$ (due coppie di microtubuli alla periferia, più due microtubuli singoli al centro) si riscontrano assonemi privi di microtubuli centrali (formula $9+0$), assonemi con un numero di microtubuli centrali diverso da 2 e anche variabile nella stessa specie, e infine formule ancor più aberranti, per esempio $12 + 0$. Nei picnogonidi del genere *Nymphon* mancano i microtubuli centrali, mentre il numero di quelli periferici è diverso da specie a specie: 9 in *N. rubrum*, 12 in *N. leptocheles*, 18 in *N. gracile*. Un livello unico di diversità morfologica si riscontra nel flagello degli spermatozoi dei ditteri cecidomiidi, dove il numero di coppie di microtubuli può elevarsi fino al migliaio di *Diplolaboncus* e ai 2500 di *Asphondylia ruebsaameni* (Dallai 2014).

All'interno dei crostacei, solo i mistacocaridi, i cirripedi e i branchiuri producono spermatozoi flagellati. Gli spermatozoi dei nematodi sono privi sia di flagello che di acrosoma. Vi sono anche spermatozoi con due flagelli. Questa condizione è molto diffusa presso i plattelminti (con assonema $9 + 1$) ma si riscontra anche nei policheti del genere *Tomopteris* (con assonema $9 + 0$).

Uno spermatozoo particolarmente piccolo è quello del tunicato pelagico *Oikopleura* (appendicolarie) che raggiunge appena i 30 μm complessivi. Alcuni invertebrati di modeste dimensioni producono invece spermatozoi lunghissimi (Smith *et al.* 2016). Ad esempio, il crostaceo ostracode *Australocypris robusta*, lungo circa 3.5 mm, produce spermatozoi che sfiorano i 12 mm; fra gli insetti, vi sono gameti maschili di dimensioni eccezionali in alcune specie di coleotteri (fino a 10 mm), lepidotteri (fino a 12,5 mm) ed emitteri (fino a 16,5 mm), fino al valore estremo di 58 mm raggiunto dagli spermatozoi del dittero *Drosophila bifurca* (Figura 3.23). Notevolissimo è anche lo spermatozoo di *Zorotypus impolitus*, un insetto appartenente al minuscolo ordine degli zoratteri, che misura 3 mm di lunghezza (poco più della lunghezza dell'intero animale). Relativamente enorme, se rapportato alle dimensioni dell'animale, è lo spermatozoo dei gastrotrichi macrodasioidei, con una lunghezza di 120-180 μm in un animale di 160-320 μm .

Non sempre gli spermatozoi prodotti da un animale conservano l'atteso valore di gameti. Negli scorpioni, una parte degli spermatozoi trasmessi alla femmina viene a formare un tappo copulatorio, atto probabilmente a ridurre il rischio di competizione da successive inseminazioni. In alcuni emitteri, fra i quali la cimice dei letti (*Cimex lectularius*), una parte degli spermatozoi viene digerita e costituisce così una fonte di nutrimento che la femmina può utilizzare nella produzione delle uova (vedi anche Paragrafo 4.1.1).

Diversi gasteropodi producono due tipi di spermatozoi: gli uni (*euspermatozoi* o *spermatozoi eupireni*) con normale corredo cromosomico aploide, gli altri (*paraspermatozoi* o *spermatozoi apireni*) con nucleo ridotto o assente. In alcuni



Figura 3.23 Singolo spermatozoo di 6 cm di lunghezza di *Drosophila bifurca*.

gasteropodi littorinidi e scalidi e in *Janthina*, i paraspermatozoi consistono in una piastra fibrosa che si prolunga in un lungo peduncolo al quale si attaccano molti euspermatozoi, costituendo così un complesso detto **spermatozeugma**. Spermatozeugmi (*sperm bundles*) sono prodotti anche da altri animali, soprattutto da specie a fecondazione interna come il teleosteo *Poecilia reticulata*, dove questi pacchetti contano circa 30.000 spermatozoi ciascuno (Figura 3.24; Evans *et al.* 2004).

Spermi dimorfici sono noti anche per il bivalve *Montacuta tenella*, i policheti del genere *Siboglinum*, i chilopodi (geofilomorfi esclusi), alcuni crostacei copepodi e alcuni lepidotteri.

In alcuni gruppi (cefalopodi, policheti, irudinei, pogonofori, onicofori, artropodi, urodeli, chinorinchi, foronidei) gli spermatozoi sono raccolti in speciali strutture, le **spermatofore**, che vengono deposte dal maschio sul terreno o, negli ambienti acquatici, sul fondale o su un idoneo supporto sommerso. Gli spermatozoi sono racchiusi in una capsula di natura albuminoide o pseudochitinosa, o agglutinati intorno a un sostegno assile, simile a un pennacchio, per essere utilizzati nella fecondazione (quasi sempre interna) dalle femmine, che spontaneamente o indotte dal maschio le raccolgono, portando le spermatofore, o almeno il loro contenuto, a contatto con l'apertura genitale o addirittura all'interno delle proprie vie genitali.

3.4.2 La produzione di gameti e spore nelle piante

Nelle embriofite, e nelle piante in generale, nel corso dello sviluppo le cellule germinali non si separano precocemente dalle cellule somatiche. Tuttavia le piante presentano di norma organi riproduttori ben individuati e caratteristici dei diversi gruppi tassonomici.

3.4.2.1 Organi riproduttori, gametogenesi e sporogenesi nelle piante terrestri

Le embriofite hanno alternanza di generazione e la riproduzione sessuale è distribuita tra le generazioni del gametofito e dello sporofito, che presentano quindi organi riproduttori distinti.

I gameti sono prodotti dal gametofito in strutture che hanno il valore di organi riproduttori detti **gametangi**. Il gametofito può essere ermafrodita (o monoico), e portare insieme gametangi maschili (**microgametangi**) e gametangi femminili (**megagametangi**), oppure gonocorico (dioico) e produrre un unico tipo di gameti.

Nelle piante terrestri i gametangi sono sempre pluricellulari e le cellule riproduttive (che daranno origine ai gameti) sono sempre circondate da un rivestimento di cellule sterili con funzione protettiva. Nelle piante ad esclusione delle angiosperme il microgametangio viene detto **anteridio** e il megagametangio viene detto **archegonio** (Figura 3.25a). Si possono avere anche strutture con valore di organo riproduttore a scala maggiore che contengono i gametangi, ad esempio le strutture peduncolate delle epatiche dette **anteridiofori** e **archegoniofori**.

Nelle piante a seme i gametofiti sono molto ridotti, motivo per cui non si individuano organi riproduttori localizzati, ma è l'intero gametofito ad assumere il significato di organo riproduttore.

Il gametofito maschile si sviluppa da una microspora (vedi sotto) e non comprende che le poche cellule del granulo pollinico. Questo ha una struttura diversa nei diversi gruppi. Volendo semplificare, all'interno del granulo pollinico si riconoscono una **cellula sterile** (che manca nelle cupressacee e nelle angiosperme) e una **cellula vegetativa** (o **cellula del tubo**, che produrrà, cioè, il tubetto pollinico), entrambe mononucleate, e una **cellula generativa** che, dopo una mitosi, diviene binucleata. Nella maggior parte



Figura 3.24 Pacchetti di spermi (spermatozeugmi) di forma ovale del pesce peciliide *Poecilia reticulata*. Ogni pacchetto, lungo da 0,15 a 0,25 mm, può contenere fino a 30.000 spermatozoi.

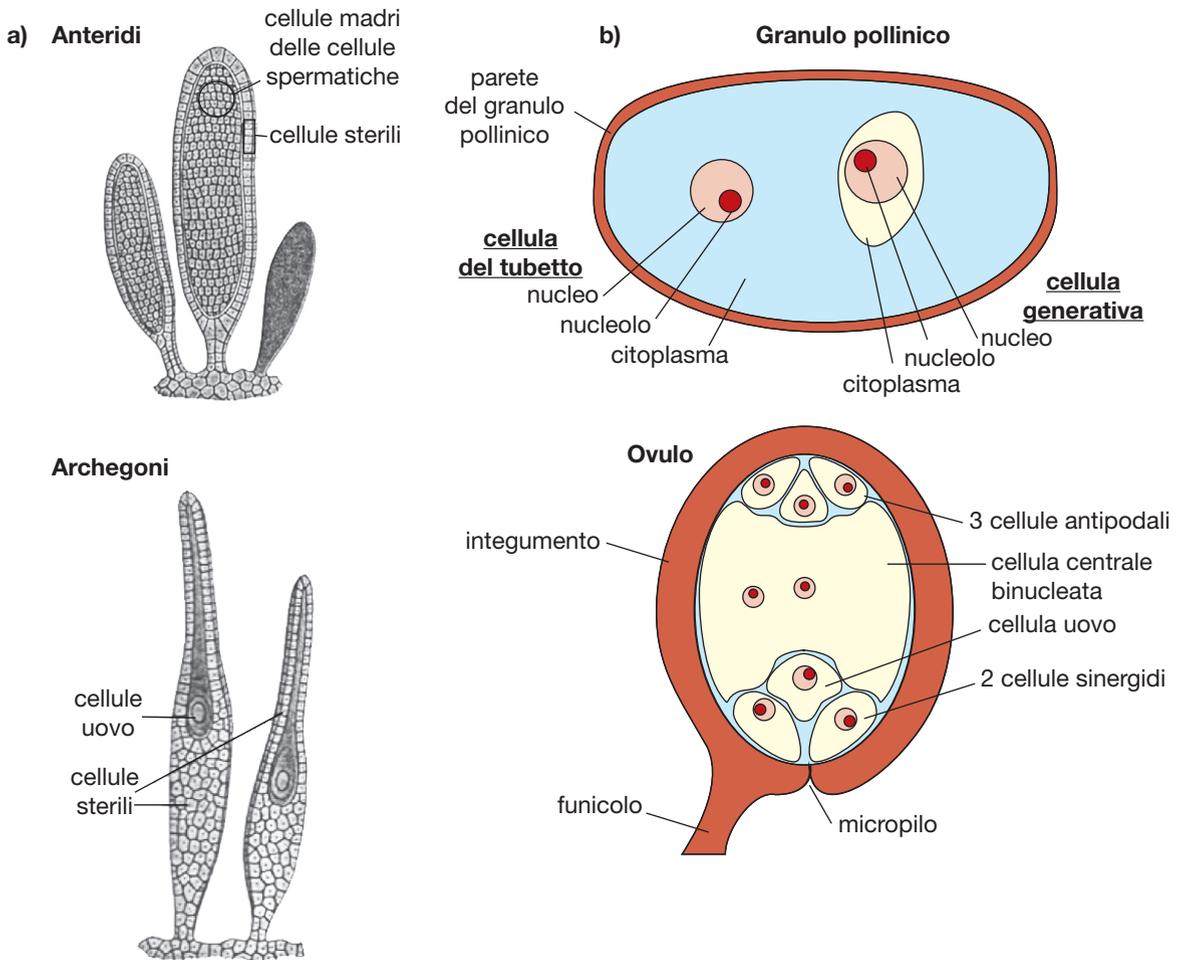


Figura 3.25 Struttura schematica degli organi riproduttori del gametofito nelle piante terrestri. a) Gametangi maschili (anteridi) e femminili (archegoni) (qui rappresentati come nei muschi). b) Granulo pollinico (microgametofito) e sacco embrionale (megagametofito) delle angiosperme, dove gli organi riproduttori coincidono con l'intero individuo gametofitico.

delle gimnosperme, questa cellula binucleata assume il valore di cellula spermatica (con due **nuclei spermatici**) (Figure 3.25b e 3.26). Invece, nelle cupressacee e nelle angiosperme la mitosi del nucleo della cellula generativa prosegue con la citodieresi a formare due **cellule spermatiche** complete di membrana e parete (Fernando *et al.* 2005).

Il gametofito femminile delle piante a seme, che si sviluppa da una megaspora (vedi sotto), ha una struttura molto diversa da gruppo a gruppo. Nelle gimnosperme il megagametofito è inizialmente sinciziale, potendo comprendere da 256 (*Taxus baccata*) fino a circa 8000 nuclei (*Ginkgo biloba*), ma in una fase successiva vi si differenziano più archegoni, di solito 2-4 (ma anche da 1 a 25, a seconda delle specie), ciascuno dei quali con una **cellula uovo**. Nelle angiosperme, la megaspora, attraverso tre divisioni mitotiche successive, si sviluppa in un megagametofito che prende il nome di **sacco embrionale**. All'inizio gli otto nuclei aploidi ottenuti dalle mitosi si ritrovano in un unico compartimento cellulare. Successivamente si formano membrane e pareti cellulari che separano tre **cellule antipodali**, una **cellula centrale** binucleata, due **cellule sinergidi** e una **cellula uovo**, per un totale di sette cellule (Figure 3.25b e 3.26).

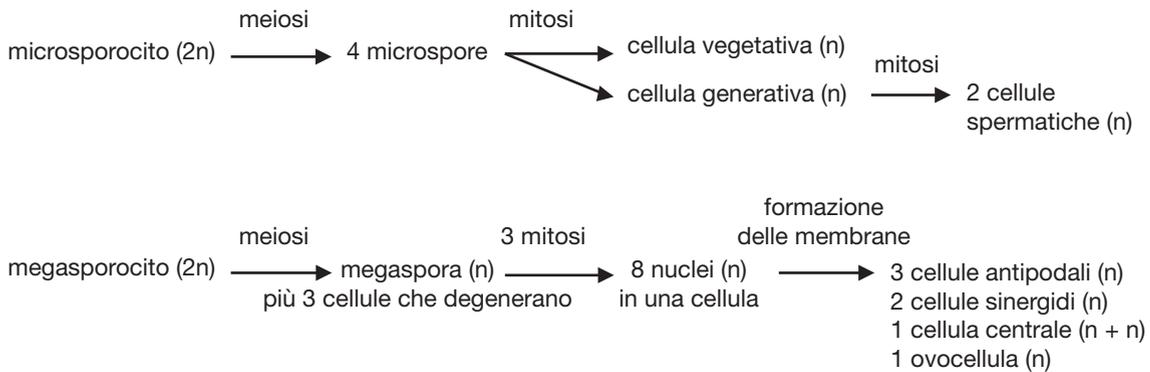


Figura 3.26 Schema della sporogenesi e della gametogenesi (tipo *Polygonum*) nelle angiosperme.

Le spore sono prodotte dallo sporofito in strutture dette **sporangi**. Nelle specie eterospore se questi producono spore femminili vengono detti **megasporangi**, se producono spore maschili **microsporangi**. Nei megasporangi vi sono cellule diploidi, o **megasporociti**, che andranno in meiosi producendo quattro spore aploidi, di cui una sola destinata a divenire una **megaspore**, mentre le altre tre degenerano. Nei microsporangi vi sono cellule diploidi, o **microsporociti**, che per meiosi produrranno quattro **microspore** aploidi ciascuno (Figura 3.26). Gli sporangi possono a loro volta essere portati su strutture specializzate a scala maggiore che prendono il nome di **sporangiofori** (per esempio negli equiseti) o di **sporofilli** (per esempio nelle felci e nelle spermatofite), eventualmente distinti in **megasporofilli** e **microsporofilli** (per esempio nelle angiosperme), o in strutture ancora più inclusive degli sporofilli, come gli **strobili** (pigne) delle gimnosperme e i **fiori** delle angiosperme. Nelle piante a seme, il complesso di un megasporangio più i tessuti più prossimi dello sporofito che li avvolge viene detto **ovulo** (Figura 3.25b). Questo, a seguito dello sviluppo di una megaspore in un megagametofito ed eventualmente a seguito della fecondazione di una cellula uovo in esso contenuta, si svilupperà in **seme** (Paragrafo 4.6.3). Gli ovuli sono portati sulla superficie degli sporofilli nelle gimnosperme (dal greco, “seme nudo”), mentre nelle angiosperme (“seme avvolto/racchiuso”) sono invece racchiusi in un **ovario** formato dagli sporofilli (**carpelli**) (Figura 3.27).

Nelle angiosperme o piante a fiore, dunque, le strutture riproduttive sono raccolte nel **fiore** e sono rappresentate da sporofilli maschili (microsporofilli, o **stami**) e femminili (megasporofilli, o **carpelli**) (Figura 3.28).

In uno stame tipico si distingue una porzione prossimale sterile (il **filamento**) da una porzione distale fertile (le **antere**). Sulle antere si trovano le cellule madri delle microspore, che vanno incontro a meiosi producendo quattro spore aploidi maschili (**microspore**), ciascuna delle quali dà origine a un granulo pollinico.

I carpelli di un fiore si uniscono fra loro (generalmente, ma non sempre, in modo completo e permanente) a formare un pistillo, la cui parte inferiore dilatata (**ovario**) ospita le cellule madri delle megaspore. Dalla meiosi a cui queste vanno incontro sopravvive una sola cellula (**megaspore**) dalla cui germinazione in situ risulta la formazione di un complesso, contenente di regola otto nuclei, rappresentato dal sacco embrionale (= megagametofito) che include la cellula uovo.

Nelle angiosperme monoiche il fiore può essere **bisessuale** (o **perfetto**), cioè portante sia stami che carpelli, oppure **unisessuale** (o **imperfetto**), ovvero portante solo organi maschili (fiore **staminifero**), oppure solo organi femminili (fiore **pistillifero**, o **carpellato**). Le angiosperme dioiche hanno evidentemente solo fiori unisessuali. Per la ricca casistica relativa alla distribuzione dei sessi all'interno della popolazione nelle angiosperme, si rimanda al Paragrafo 7.4.5.

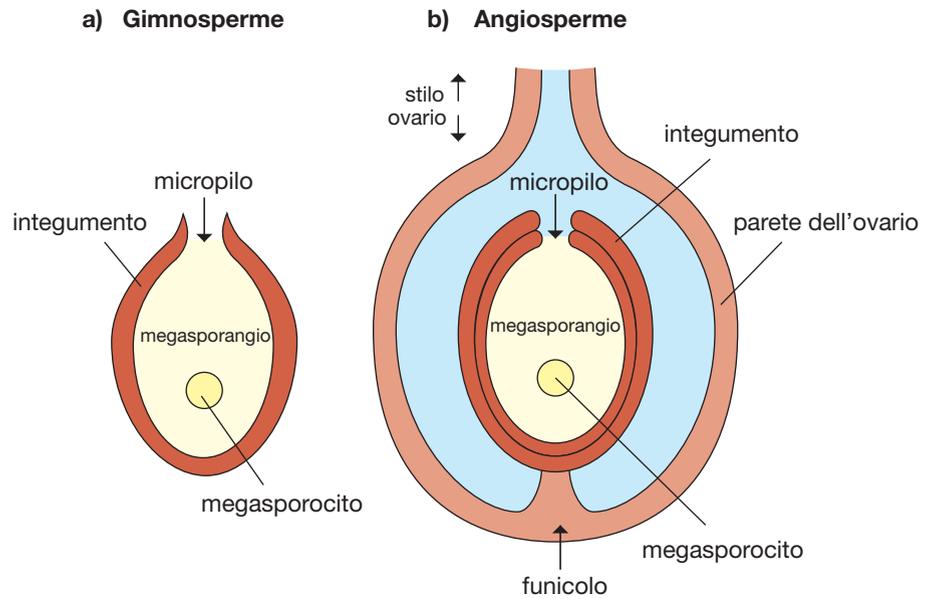


Figura 3.27 Struttura schematica degli organi riproduttori femminili dello sporofito nelle piante terrestri. a) gimnosperme; b) angiosperme. Allo stadio di sviluppo rappresentato, tutti i tessuti sono diploidi.

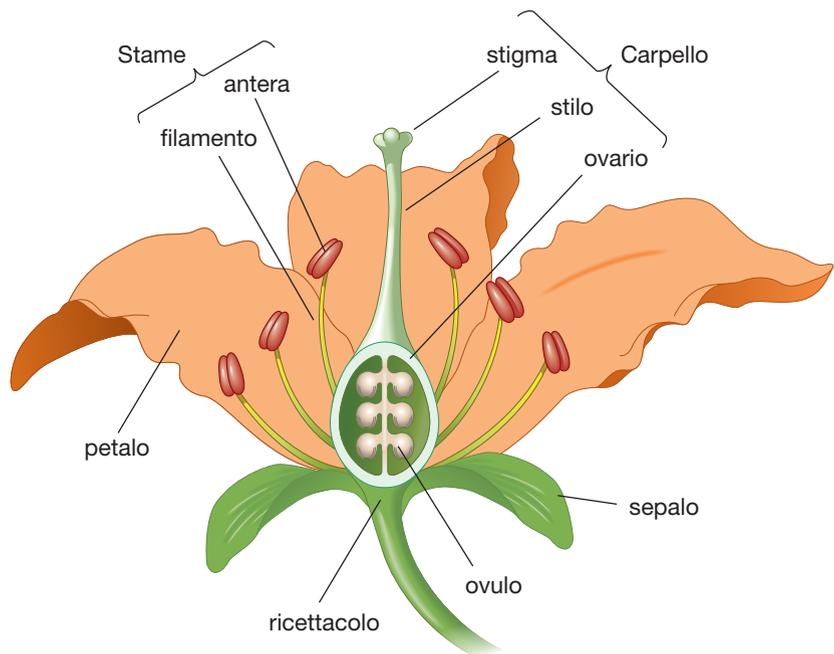


Figura 3.28 Struttura schematica del fiore delle angiosperme.

3.4.2.2 Gameti nelle piante terrestri

Le linee evolutive più antiche e conservatrici hanno gameti maschili flagellati (anche detti *anterozoidi*), che raggiungono i gameti femminili immobili (anche detti *oosfere*) muovendosi nel velo d'acqua del quale la pianta può essere, almeno temporaneamente, coperta. Hanno due flagelli quelli dei muschi, delle epatiche e delle licopodiali (licopodi e selaginelle); ne hanno molti quelli degli equiseti e delle felci, nonché quelli di due gruppi di gimnosperme: le cicadee e il ginkgo (Figura 3.29).

Negli altri gruppi, invece, non vi sono gameti maschili flagellati, ma solo cellule con il valore di gamete, o cellule spermatiche, facenti parte del minuscolo gametofito maschile (Palevitz e Tiezzi 1992).

In alcuni generi di gimnosperme (*Gnetum*, *Ephedra*) il gametofito maschile produce una sola cellula spermatica binucleata; attraverso un tubetto pollinico simile a quello prodotto dalle angiosperme, i due nuclei della cellula spermatica raggiungono altrettanti ovuli e li fecondano, producendo due zigoti gemelli (falsi gemelli, *poliembrionia semplice*; vedi Paragrafo 3.1.2.4). Anche nella maggior parte delle conifere e in *Welwitschia* la cellula spermatica che scende lungo il tubo pollinico è unica e binucleata, ma solo un nucleo feconda un'ovocellula, mentre l'altro degenera. Nelle cupressacee e nelle angiosperme, invece, il gametofito maschile produce due cellule spermatiche mononucleate (eccezionalmente più di due, fino a 14 in *Cupressus arizonica*). Nei cipressi, le due cellule spermatiche possono fecondare due distinte cellule uovo del medesimo ovulo, ma generalmente uno solo dei due zigoti si sviluppa in embrione. Nelle angiosperme una cellula spermatica feconderà l'uovo formando lo zigote, mentre l'altra feconderà la cellula centrale, formando l'endosperma secondario, in un processo detto *doppia fecondazione*; vedi Paragrafo 3.5.3.2.).

Il gamete femminile delle piante terrestri è una cellula immobile, a volte ben riconoscibile, come nel caso delle oosfere prodotte all'interno di strutture specializzate (archegoni) del gametofito di muschi, epatiche, licopodi, equiseti, felci e gimnosperme. Nelle angiosperme, la cellula uovo, fiancheggiata dalle due cellule sinergidi, si trova all'estremità del megagametofito ove si trova il *micropilo*, un'apertura nei tegumenti dell'ovulo attraverso la quale passeranno le due cellule spermatiche portate dal tubetto pollinico.

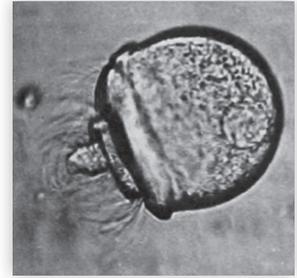


Figura 3.29 Lo spermio del *Ginkgo biloba* ha un migliaio di flagelli.

3.5 Riproduzione sessuale biparentale

È la riproduzione sessuale per antonomasia, quella in cui due distinti individui sessualmente compatibili (genitori) intraprendono uno scambio sessuale che sfocia nella generazione di nuovi individui (figli) con un corredo genetico ottenuto dall'associazione e/o dal riassortimento dei genomi dei due genitori (Figura 3.30a). L'atto fondamentale di questa modalità riproduttiva, detta **anfigonia**, è la fusione dei gameti dei due genitori a formare uno zigote (singamia). Nei paragrafi che seguono ci occuperemo delle modalità di incontro e di fusione dei due gameti. Per gli aspetti citogenetici della singamia si veda il Paragrafo 5.2.3.1.

3.5.1 Incontro e fusione dei gameti

Il **rilascio** e/o il **trasferimento** degli spermatozoi, che quando avviene in prossimità delle uova viene detto **inseminazione**, non va confuso con la **fecondazione**, che a rigore coincide con la fusione del gamete maschile con quello femminile (singamia). L'incontro dei due gameti può avvenire per strade molto diverse, a prescindere dal fatto che, alla fine, la *fecondazione* sia *esterna* oppure *interna*. Il rilascio di gameti maschili o femminili nell'ambiente, indipendentemente da come avverrà poi la fecondazione, è noto con il termine inglese di *spawning*.

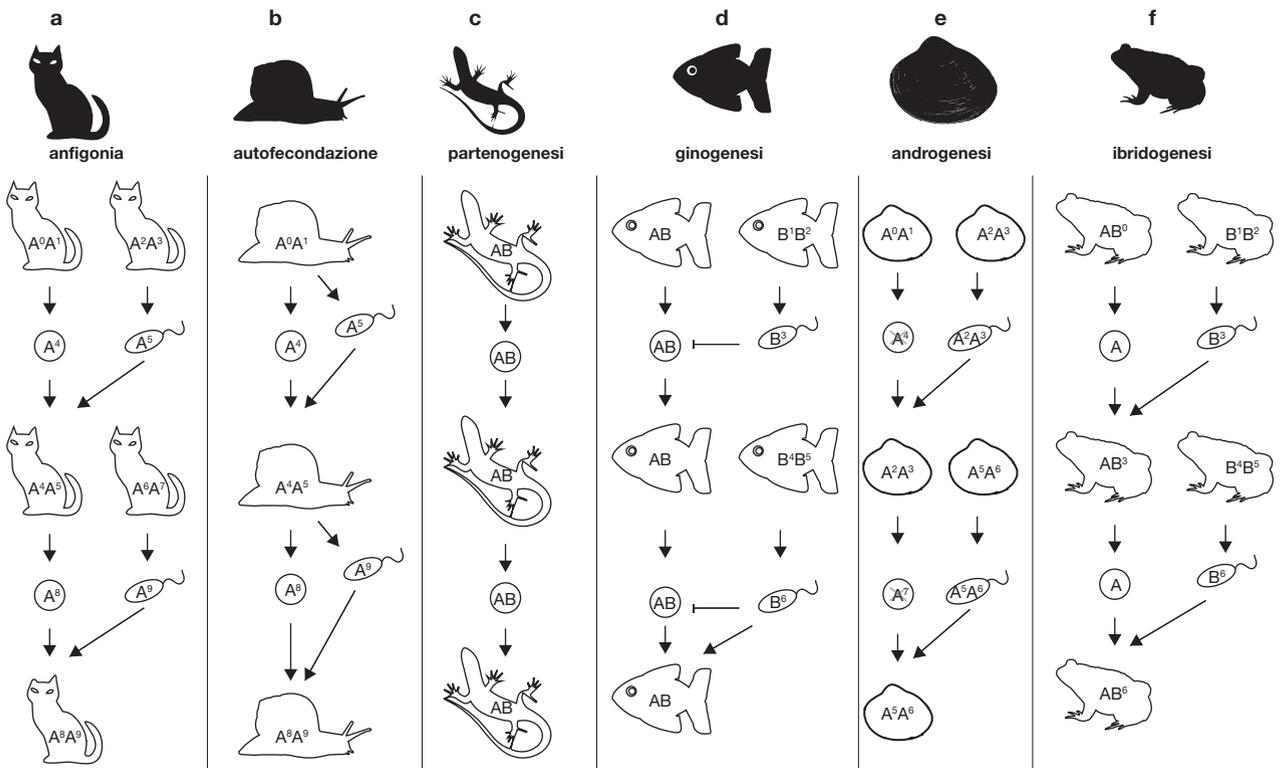


Figura 3.30 Rappresentazione schematica di diverse forme di riproduzione sessuale: anfigonia (a), autofecondazione (b), partenogenesi (c), ginogenesi (d), androgenesi (e), ibridogenesi (f). Le lettere entro le sagome animali si riferiscono ai genomi di specie diverse, i numeri all'apice identificano la serie di cromosomi. In un gamete, un numero all'apice diverso da entrambi i numeri delle serie dell'individuo genitore che l'ha prodotto indica ricombinazione (per esempio, crossing over) che produce cromosomi diversi da quelli parentali. Per la partenogenesi è mostrata una forma di partenogenesi ameiotica di origine ibrida. Per l'androgenesi è mostrata una forma con spermatozoi diploidi.

Si parla di **fecondazione esterna** quando gameti maschili e femminili si incontrano liberi nell'ambiente, generalmente in un fluido dove, generalmente, almeno quelli maschili, possono nuotare, per esempio nell'acqua. Nel plasmodio della malaria, la fecondazione avviene nell'intestino della zanzara, pieno di sangue succhiato a un vertebrato a sangue caldo.



Figura 3.31 Il maschio della maggior parte degli anfibri anuri (qui, *Rana temporaria*) pratica una forma di inseminazione esterna, emettendo lo sperma direttamente sopra le uova appena deposte dalla femmina (visibili sotto il pelo dell'acqua).

Alla fecondazione esterna si può arrivare per vie diverse; più spesso, e più semplicemente, attraverso il rilascio e la libera dispersione nell'acqua dei gameti dei due sessi (come avviene nelle alghe con isogametia e anisogametia, ma anche in molti invertebrati marini), oppure per **inseminazione esterna**, quando il maschio emette lo sperma direttamente sopra le uova appena deposte dalla femmina (come nella maggior parte degli anfibri anuri; Figura 3.31), ma anche nel caso in cui gli spermatozoi siano trasmessi per mezzo di spermatozoi (Paragrafo 3.4.1.3) dal maschio alla femmina, se questa (come nei sinfili) non accoglie le spermatozoi nelle sue vie genitali, ma in un altro ricettacolo, rilasciando più tardi lo sperma sulle uova al momento in cui le depone.

L'emissione nell'acqua dei gameti, seguita da fecondazione esterna, è una strategia primitiva, semplice, ma onerosa in termini energetici, sebbene funzionale per organismi sessili che vivono in dense popolazioni di conspecifici, come

avviene per molte alghe. Ma gli invertebrati acquatici mobili di piccole dimensioni tendono a non praticarla. Diversi sistemi ausiliari volti ad aumentare le probabilità di incontro tra i gameti si sono evoluti indipendentemente in gruppi animali diversi. Questi comprendono: (i) forme di sincronizzazione nel rilascio dei gameti tra tutti gli individui della popolazione, in rapporto a una precisa fase del calendario lunare e/o a una specifica condizione di marea (spugne); (ii) raduni di individui riproduttivi (molte meduse); (iii) formazione di coppie stabili per il periodo riproduttivo (femmine sequestrate dai maschi in isopodi e anuri); (iv) costruzione di nidi per le uova (molti pesci, limuli); (v) emissione delle uova solo in presenza di sperma (sipunculi); (vi) contatto tra i partner (nemertini).

Si parla invece di **fecondazione interna** quando il gamete maschile si fonde con l'uovo mentre quest'ultimo è ancora all'interno del corpo della madre, o comunque da essa protetto in pieghe o cavità del corpo. In animali gonocorici o ermafroditi insufficienti, la fecondazione interna presuppone un trasferimento degli spermatozoi dal maschio alla femmina. Questo avviene in genere per **inseminazione interna** attiva da parte del maschio (vedi paragrafo successivo), oppure per mezzo di **spermatofore** (ma, come abbiamo visto, non sempre gli spermatozoi trasmessi per spermatofore finiscono per fecondare le uova all'interno del corpo della femmina). In alcuni ortonettidi (minuscoli animali parassiti di altri invertebrati marini) l'intero maschio penetra nella femmina in occasione della fecondazione.

In molti casi, tuttavia, la fecondazione interna si realizza con la semplice emissione nell'ambiente dei gameti maschili, i quali raggiungono individualmente a nuoto le cellule uovo trattenute dalle femmine. Questa forma di fecondazione, per certi versi a metà strada tra la fecondazione esterna e quella interna, viene anche detta **fecondazione in situ**. Praticano la fecondazione in situ molte alghe, muschi e felci e animali acquatici sessili, come molte spugne, coralli, entoproiti e briozoi.

3.5.2 Modalità di incontro dei gameti

I modi in cui i gameti vengono in contatto differiscono moltissimo da gruppo a gruppo, e in molti casi anche tra specie strettamente imparentate. Qui tratteremo, in modo generale, quanto si osserva negli animali e nelle embriofite.

3.5.2.1 Trasferimento degli spermatozoi negli animali

Negli animali terrestri si distinguono varie modalità di trasferimento degli spermatozoi (Proctor 1998):

- nel **trasferimento completamente dissociato** non vi è alcuna interazione fisica o chimica fra maschio e femmina e questa si imbatte casualmente in una spermatofora rilasciata da un conspecifico;
- nel **trasferimento parzialmente dissociato** il maschio interagisce per via chimica o tattile con una femmina prima di depositare una o più spermatofore, ma non corteggia una femmina particolare;
- nell'**accoppiamento con trasferimento indiretto** il maschio corteggia una femmina particolare prima, durante, o dopo la deposizione di una spermatofora e spesso la indirizza verso la spermatofora che ha appena rilasciato;
- nel **trasferimento diretto** (o **copula**) il maschio affida direttamente il suo eiaculato alla struttura della femmina atta alla ricezione dello sperma. Il maschio possiede di norma un organo intromettente (organo copulatore), ma la copula può anche consistere nella semplice giustapposizione delle aperture genitali dei due partner. In questo caso, comune tra policheti e alcuni nemertini e tipico dei lombrichi, si parla di **pseudocopulazione**.

Nei crostacei, il maschio trasmette direttamente alla femmina gli spermatozoi o le spermatofore; solo una specie di paguro (*Pagurus prideaux*) attacca la spermatofora al substrato (la conchiglia in cui abita) e da qui la femmina la raccoglie. Gli insetti hanno costumi più vari, ma negli pterigoti (insetti alati) il trasferimento è diretto, non così in proturi e dipluri. Più vari sono i collemboli. Nell'ambito dei diplopodi, il trasferimento dello sperma è per lo più diretto, ma non così negli pselafoagnati e nei glomeridi. Anche sinfili e pauropodi hanno trasferimento dissociato. Diverse sono anche le modalità di trasmissione dello sperma nei chilopodi.

Xifosuri (limuli) e pantopodi hanno fecondazione esterna, mentre gli aracnidi hanno fecondazione interna. Ragni, opilioni, solifugi e ricinulei trasferiscono lo sperma mediante accoppiamento. L'accoppiamento è praticato anche dalle zecche e da molti altri acari. Il trasferimento è invece indiretto negli altri aracnidi, con associazione tra i partner in scorpioni, amblipigi, uropigi e schizomidi, molti pseudoscorpioni e alcuni acari. I due partner rimangono dissociati, invece, in altri pseudoscorpioni e acari.

Trasferimento indiretto e copulazione possono coesistere in uno stesso gruppo, come nei collemboli, e addirittura all'interno di uno stesso genere (per esempio, negli acari acquatici dei generi *Eylais* e *Unionicola*).

È possibile che l'uso delle spermatofore si sia evoluto nell'acqua. Spermatofore sono presenti in policheti (compresi i siboglinidi), foronidei, molluschi (gasteropodi, bivalvi, cefalopodi; Figura 3.32), crostacei, anfibi e pesci ciprinodontidi e probabilmente rappresentano, più che un modo peculiare di trasferimento dello sperma, un meccanismo efficiente per l'introduzione forzata di questo nelle vie genitali della femmina.

Negli animali a fecondazione interna, l'inseminazione avviene generalmente per mezzo di organi copulatori maschili, che vengono introdotti nelle vie genitali della femmina. In alcuni casi (per esempio, crostacei tantulocaridi) la vagina che accoglie l'organo copulatore del maschio è separata dal gonoporo attraverso il quale usciranno le uova fecondate.

Pompe muscolari che facilitano l'espulsione dello sperma sono presenti nel pene dei mammiferi, nell'edeago degli insetti e nei palpi dei ragni. Le spermatofore sembrerebbero, a confronto, dei supporti passivi, ma spesso la realtà è diversa. Le spermatofore degli scorpioni e di alcuni pseudoscorpioni (atemnidi e withiidi) contengono dispositivi meccanici paragonabili a leve e quelle di altri pseudoscorpioni utilizzano sistemi osmotici, al pari delle spermatofore di grilli e pesci ciprinodontidi. Del tutto speciale è l'apertura della spermatofora delle zecche: quando il maschio inserisce il collo della spermatofora nelle vie genitali della femmina, nel bulbo si ha una reazione chimica che produce CO₂, determinando l'esplosiva espulsione del contenuto.



Figura 3.32 Nei cefalopodi (qui una seppia) il maschio produce pacchetti di spermi (spermatofore) che deposita, tramite un tentacolo specializzato (braccio ectocotile), nella cavità palleale della femmina.

In alcuni gruppi zoologici, l'organo copulatore è collocato a considerevole distanza dall'apertura genitale maschile. In questi casi, prima della copulazione è necessario che il maschio trasferisca i suoi spermatozoi dalla propria apertura genitale fino all'organo copulatore. Questo è il caso delle libellule, dei ragni e dei cefalopodi.

Nelle libellule (odonati), l'organo copulatore maschile si trova sulla faccia ventrale del secondo segmento addominale, mentre l'apertura genitale si apre sulla faccia ventrale del nono segmento (la stessa posizione in cui si trova anche il poro genitale della femmina). Questa particolare disposizione anatomica dà ragione della curiosa posizione reciproca assunta dai due partner durante l'inseminazione: il maschio si aggrappa alla femmina agganciandosi al primo

segmento del torace di questa mediante le appendici di cui è dotato all'estremità posteriore dell'addome. La femmina, intanto, ripiega ventralmente in avanti il proprio addome, fino a portare la propria apertura genitale a contatto con l'organo copulatore secondario del maschio: ne risulta una caratteristica disposizione a cuore dei due partner (Figura 5.17).

Nei ragni, la funzione copulatoria è affidata ai pedipalpi del maschio, spesso molto profondamente modificati rispetto alle altre appendici. In due generi della famiglia dei teridiidi (*Tidarren* e *Echinotheridion*), il maschio in età subadulta si priva di uno dei due pedipalpi. Da adulto, esso possiede quindi un solo organo copulatore. Durante l'accoppiamento, la femmina strappa quest'ultimo dal corpo del maschio, il quale diventa cibo per la sua compagna (Knoflach e van Harten 2000). Il pedipalpo strappato rimane inserito per ore nelle vie genitali della femmina, continuando a liberare il suo carico di spermatozoi (Michalik *et al.* 2010) e, molto probabilmente, prevenendo una competizione spermatica da parte di altri maschi.

Nella maggior parte dei cefalopodi (polpi, seppie, calamari), un braccio, a volte fortemente modificato, assume la funzione copulatoria; a volte esso si distacca dal corpo del maschio, rimanendo attaccato al corpo della femmina: inizialmente creduto un parassita, è tuttora chiamato con il nome di *ectocotile*, originariamente attribuitogli come nome tassonomico di un presunto genere di vermi parassiti.

In alcuni animali, l'organo copulatore del maschio non viene introdotto nelle vie genitali della femmina, ma si ha **inseminazione per iniezione ipodermica** (o **traumatica**) attraverso la parete di una parte del corpo priva di aperture, ma non di rado specializzata. È il caso delle femmine degli eterotteri cimicidi (Figura 3.33), nei quali un organo specializzato (*spermalege* o *organo di Berlese*) ha la doppia funzione di limitare i danni della inseminazione traumatica, essendo coperto da una cuticola che presenta una minor resistenza alla penetrazione e che si rimargina più facilmente, e di intercettare il cammino degli spermatozoi verso le uova da fecondare, convertendo una notevole frazione di questi in una fonte di nutrimento. Anche in alcuni animali a inseminazione non ipodermica, peraltro, la maggior parte degli spermatozoi trasmessi al partner finisce per avere una funzione nutrizionale, ad esempio in molti gasteropodi polmonati.

Si ha inseminazione ipodermica anche in alcuni gasteropodi opistobranchi privi di conchiglia, come *Elysia crispata*, che possiede un pene estroflettibile dotato di uno stiletto appuntito, per mezzo del quale l'animale inietta gli spermatozoi nella cavità celomatica del partner. Praticano egualmente l'inseminazione ipodermica alcuni nematodi (*Auchenacantha*, *Citellina*, *Passalurus*), l'acantocefalo *Pomphorhynchus bulbocollis*, alcuni rotiferi (*Brachionus* spp., *Asplanchna brightwelli*), diversi vermi piatti a vita libera, gli strepsitteri e il ragno *Harpactea sadistica*.

Simile all'inseminazione per iniezione ipodermica è l'**inseminazione per impregnazione dermica**. Gli spermatozoi depositi sul corpo della femmina penetrano autonomamente nel corpo di quest'ultima. È nota presso i policheti, i chetognati, gli onicofori, i nemertodermatidi, gli aceli e nella planaria marina *Sabussowia dioica* (Mann 1984; Tekaya *et al.* 1997).



Figura 3.33 Nelle cimici dei letti (*Cimex lectularius*) l'inseminazione avviene attraverso la parete del corpo, sebbene in un'area specializzata (organo di Ribaga), e viene pertanto detta inseminazione traumatica.

In alcuni animali, i due partner realizzano, con modalità diverse, un'unione permanente. Può trattarsi di animali a sessi separati e con fortissimo dimorfismo sessuale, con maschi nani che vivono all'interno del corpo della femmina (l'anellide echiuride *Bonellia viridis*), oppure con maschio più grande della femmina, che accoglie la compagna all'interno di un canale ginecoforo (i digenei del genere *Schistosoma*). Maschi nani sono anche quelli dei cerazioidei, un gruppo di pesci abissali imparentati con la rana pescatrice. Nel caso di *Ceratias holboelli*, la femmina è 60 volte più lunga del maschio e pesa mezzo milione di volte il suo partner! Dei 35 generi di questo gruppo, la maggior parte include maschi che si attaccano alla femmina in forma temporanea o permanente; di questi, i maschi di tre generi sono parassiti facoltativi, mentre quelli di altri sette generi sono parassiti obbligati e permanenti, i cui tessuti si fondono con quelli della compagna (Pietsch e Orr 2007). Nel polichete spionide *Scoletepis laonicola*, il maschio nano vive da parassita all'interno della femmina. Epidermide e cuticola dei due partner sono in continuità nella zona di contatto e si realizzano anastomosi tra i vasi sanguigni del maschio e quelli della femmina (Vortsepneva *et al.* 2008). Vive attaccato alla femmina anche il maschio, nano, dei copepodi condracantidi, parassiti di pesci.

Saldati insieme in maniera permanente, infine, sono i tessuti dei due partner nel monogeneo *Diplozoon paradoxum*, un verme piatto parassita delle rane, che però è un ermafrodita insufficiente.

A partire dal momento dell'inseminazione, la durata della vita di uno spermatozoo (che, trovandosi ora nel corpo di un individuo diverso da quello che l'ha prodotto, viene anche detto **allospermio**) è spesso breve, da qualche ora a pochissimi giorni (come nella maggior parte dei mammiferi), ma in alcuni animali gli spermatozoi rimangono vitali molto più a lungo, nel corpo della femmina, all'interno di un ricettacolo seminale nel quale si riversa il secreto di ghiandole specializzate.

La vitalità degli allospermi è di qualche settimana in molti uccelli e insetti, di alcuni mesi in molte chioccioline, in alcuni pesci e alcune salamandre, di alcuni anni addirittura in qualche specie di serpenti e di tartarughe. Di conseguenza, una singola inseminazione permette la fecondazione di uova che matureranno anche in un lungo intervallo di tempo: in api e formiche, ad esempio, gli spermatozoi immagazzinati nel corso del volo nuziale rimarranno vitali per tutta la durata della vita della regina, da tre a cinque anni nell'ape domestica. Anche nel caso di animali vivipari è possibile l'utilizzazione di spermi immagazzinati nel corpo della femmina nella fecondazione di uova che daranno origine agli embrioni di molte gestazioni successive, fino a cinque in molti scorpioni (Warburg 2011).

Infine, segnaliamo il caso, per ora unico nel suo genere, degli insetti psocotteri cavernicoli del genere *Netrogla*, dove le femmine possiedono un organo intromittente (*pseudopene*) chiamato *ginosoma*, mentre i maschi non hanno organi copulatori esterni, ma solo una camera genitale (*pseudovagina*). Le femmine penetrano le vie genitali del maschio durante lunghe copulazioni, estraendone spermatozoi e il liquido seminale, ricco di nutrienti. Le femmine competono per l'accesso ai maschi, così che i ruoli nella selezione sessuale sono invertiti (Yoshizawa *et al.* 2014).

3.5.2.2 Trasferimento dei gameti nelle embriofite

Briofite e pteridofite praticano una forma di fecondazione in situ, con i gameti maschili flagellati che raggiungono i gameti femminili immobili, muovendosi in un velo d'acqua, spesso temporaneo. Recenti studi sperimentali hanno tuttavia mostrato che nei muschi la probabilità e la distanza di fecondazione sono amplificate dalla presenza di piccoli artropodi del suolo, come collemboli e acari (Cronberg *et al.* 2006). Il muschio

Ceratodon purpureus emette addirittura sostanze volatili in grado di attirare diverse specie di questi piccoli artropodi (Rosenstiel *et al.* 2012). Questi animali, spostandosi attraverso il tappeto di muschio, fungono da vettori degli sperm, assumendo così nella fecondazione incrociata una funzione analoga a quella dei pronubi nell'impollinazione zoogama delle spermatofite (Paragrafo 3.5.3.3).

Nelle piante a seme, come si è detto (Paragrafo 3.4.2.3), il gamete femminile è sempre rappresentato da una cellula immobile, solidamente integrata nel megagametofito. Inoltre, in tutte le angiosperme e nella maggior parte delle gimnosperme il gamete maschile è condotto a fecondare la cellula uovo per mezzo dello sviluppo del tubetto pollinico del microgametofito. Un gamete maschile libero e mobile si riscontra solo in pochi generi di gimnosperme (cicadee e *Ginkgo*). In *Cycas* (Figura 3.34), ad esempio, il gametofito maschile (granulo pollinico) è portato dal vento a contatto con l'ovulo, che generalmente contiene due archegoni con un'enorme cellula uovo ciascuno (il più voluminoso fra i gameti femminili di tutto il regno vegetale). Qui il gametofito maschile sviluppa un tubo pollinico che prende contatto con quello femminile assorbendone nutrimento e successivamente si dissolve, liberando due anterozoidi flagellati che raggiungono l'ovocellula a nuoto. Dei due embrioni che si possono formare, da due distinti eventi di fecondazione dello stesso ovulo, generalmente solo uno completa lo sviluppo in seme.

Il completamento delle mitosi, all'interno del gametofito maschile, è spesso rinviato a un momento successivo all'arrivo di questo sul gametofito femminile, o su una struttura recettiva come lo stigma delle piante a fiore, dalla quale potrà allungarsi il tubetto pollinico. Nelle conifere, il tempo tra l'impollinazione e la fecondazione può variare da poche settimane (come nella maggior parte delle cupressacee e delle pinacee) fino a un anno in *Pinus* e alcune araucariacee (Fernando *et al.* 2005).

Alla varietà di forme di trasferimento dei gameti maschili corrisponde una varietà di modi di *impollinazione*, cioè di trasferimento del microgametofito (granulo pollinico) fino in prossimità del megagametofito. A rigore, questo processo corrisponde all'incontro tra due partner sessuali, ovvero i due gametofiti di sesso opposto; ne parleremo quindi nel Paragrafo 3.5.3.3.

3.5.3 Strategie che favoriscono l'incontro dei gameti

La singamia può realizzarsi solo una volta che i due gameti siano giunti in contatto fisico. Per aumentare la probabilità di incontro dei gameti, o dei potenziali partner che li producono, si sono evolute diverse strategie. Queste differiscono per il tipo di ciclo vitale dell'organismo, per il suo ambiente di vita e per le modalità con cui esso produce, disperde o trasferisce i gameti.

3.5.3.1 Strategie per la fecondazione esterna

Presso molte alghe e molti animali marini che ricorrono alla fecondazione esterna, l'incontro fra i gameti è favorito, oltre che dalla frequente distribuzione spaziale aggregata degli adulti (ad esempio, nel caso di spugne, cnidari o molluschi sessili), dal preciso **sincronismo** con cui l'intera popolazione rilascia i gameti nell'acqua.

Nelle alghe, il rilascio dei gameti nell'acqua può essere indotto da fattori diversi, come il fotoperiodo o il superamento di una determinata soglia di intensità luminosa (Agrawal 2012). In *Monostroma angicava*, un'alga verde marina dioica, sulle coste pa-



Figura 3.34 Nelle cicadee (qui un individuo femmina della palma del sago, *Cycas revoluta*) il granulo pollinico libera due sperm mobili che raggiungono l'ovocellula nuotando.

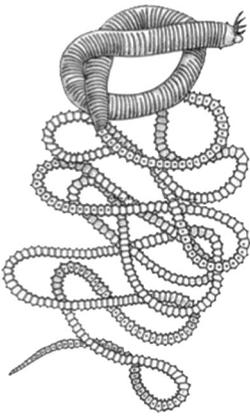


Figura 3.35 La sciama-tura sincrona della parte epitoca del tronco (la parte posteriore, con segmenti più rotondeggianti) di un'intera popolazione del polichete *Palola viridis* favorisce la fecondazione esterna.

cifiche dell'isola giapponese di Hokkaido i gameti vengono emessi ogni due settimane da febbraio a giugno, durante la bassa marea diurna del primo giorno di luna nuova o di luna piena (Togashi e Cox 2001). Un legame con il ciclo lunare o di marea non sembra esistere invece nel caso di numerose alghe verdi dell'area caraibica, nelle quali si ha tuttavia rilascio massivo di gameti prima dell'alba, con stretto sincronismo fra gli individui della stessa specie (i gameti maschili, peraltro, sono spesso emessi qualche minuto prima di quelli femminili) e separazione temporale netta fra le emissioni di gameti da parte di specie diverse ma tra loro affini (Clifton 1997).

Ben noto è il periodico appuntamento (*sciama-tura*), nelle acque del mare attorno all'isola di Samoa, per la stagione riproduttiva principale di un polichete, il palolo (*Palola viridis*, un tempo più noto come *Eunice viridis*; Figura 3.35), che cade nella notte del secondo o terzo giorno dopo il terzo quarto di luna di ottobre o di novembre.

A breve raggio, l'incontro nell'acqua fra gameti di sesso opposto è spesso favorito da forme di comunicazione chimica, con l'emissione di sostanze attrattive (*feromoni*) che fungono da richiamo; di questa forma di comunicazione, utilizzata largamente, presso gli animali, anche da parte degli individui adulti produttori di gameti tratteremo più diffusamente nel paragrafo successivo.

3.5.3.2 Incontro dei partner animali che praticano la fecondazione interna

Presso gli animali, soprattutto in quelli che praticano la fecondazione interna, si sono evoluti comportamenti attivi di **ricerca del partner**, di solito circoscritti agli individui di sesso maschile e spesso culminanti in forme di **corteggiamento**, a volte complesse e più o meno ritualizzate. Questi comportamenti sono generalmente mediati dal ricorso a forme di comunicazione, vocale o chimica. Il valore adattativo di queste è molteplice: oltre a servire da richiamo che facilita l'incontro fra conspecifici di sesso opposto, esse rappresentano anche un importante meccanismo di isolamento riproduttivo precopulatorio nei confronti di specie affini.

Per quanto riguarda gli **spostamenti**, sul successo riproduttivo di un individuo possono incidere, sia quelli effettuati nella stagione riproduttiva, sia quelli che l'animale ha compiuto in tempi precedenti, a volte fin dalle fasi larvali o addirittura embrionali. Il successo riproduttivo di un individuo, infatti, se dipende in larga misura dal numero di gameti da esso prodotti che riusciranno a partecipare al processo di singamia con gameti conspecifici dell'altro sesso, dipende anche (i) dai geni di cui i gameti sono portatori e (ii) dalle risorse ambientali delle quali gli individui della nuova generazione potranno godere. È facile, pertanto, comprendere i vantaggi associati a una strategia di dispersione capace di ridurre al minimo la probabilità di inincrocio, assicurando nel contempo l'accesso a luoghi o substrati non immediatamente prossimi a quelli in cui è cresciuto l'individuo genitore. Per questo, dunque, sono rilevanti sia (i) la dispersione (anche passiva, come componente del plancton) di minuscole uova e larve, come è il caso di molti invertebrati e pesci, soprattutto nel mare, sia (ii) gli spostamenti effettuati nel corso della vita larvale o giovanile (come avviene a opera del primo stadio postembrionale delle cocciniglie (omotteri), le cui femmine nella maggior parte dei casi diventano poi sessili e in tale condizione si accoppiano), sia, infine, (iii) gli spostamenti degli adulti. Quest'ultimi spostamenti sono a volte a breve raggio e si esauriscono quando avviene l'incontro con il partner, ma possono assumere una portata e avere una durata assai maggiore.

Gli spostamenti a lunga distanza hanno di regola il carattere di **migrazione** stagionale da una regione nella quale avviene la riproduzione, in una stagione definita, a un'altra regione che offre migliori condizioni trofiche durante un'altra parte dell'anno. In animali dalla vita breve, i viaggi nei due sensi sono compiuti da individui di genera-

zioni successive, come avviene per la farfalla monarca (*Danaus plexippus*). Accanto a popolazioni sedentarie, o quasi, questa specie include popolazioni che compiono regolari cicli biologici che prevedono fino a quattro generazioni per anno: gli individui adulti dell'ultima generazione compiono una migrazione verso sud (fino a 3000 km) fino ai luoghi di svernamento; all'inizio del nuovo anno si riproducono, iniziando una serie di due o tre generazioni che si susseguono nel corso dell'estate, ritornando progressivamente verso nord, fino a dare vita alla nuova generazione che migrerà verso sud, prima del nuovo inverno.

In animali in cui l'attesa di vita è superiore a un anno, il singolo individuo compie entrambi i viaggi. Nel salmone (*Salmo salar*; Figura 3.36), che trascorre la maggior parte della sua esistenza nel mare, ma si riproduce nelle acque fresche e ossigenate dei torrenti di montagna, trascorrono alcuni anni fra la discesa a mare in condizione giovanile e la risalita dei corsi d'acqua dolce dove gli adulti andranno a riprodursi (*comportamento anadromo*); in senso opposto (*comportamento cataadromo*) avvengono le migrazioni delle anguille (*Anguilla anguilla* e altre specie), che nascono in mare, ma trascorrono nelle acque dolci un periodo di alcuni anni prima di ritornarvi.

In questi pesci, l'individuo compie nella sua vita un solo ciclo migratorio. In altri animali la cui vita si estende su più anni, invece, il singolo individuo ripete più volte i viaggi fra l'*area riproduttiva* e quella che in genere si può definire come *area di svernamento*. Questo è il caso di molti uccelli, alcuni dei quali superano ogni anno distanze lunghissime. Il primato è tenuto dalla sterna codulunga o sterna artica (*Sterna paradisaea*), che nell'estate boreale frequenta le regioni artiche e subartiche del Nordamerica e dell'Eurasia, mentre trascorre l'estate australe sulle coste del continente antartico. È stato stimato che le popolazioni che nidificano in Islanda e in Groenlandia compiono ogni anno, in volo, una distanza di oltre 70.000 chilometri, mentre quelle che nidificano in Olanda ne compirebbero addirittura 90.000.

Negli animali in cui l'adulto non conduce vita sociale o almeno gregaria, molto importanti sono le forme di **comunicazione** che consentono l'identificazione di un partner della propria specie e del sesso opposto, a volte utilizzando anche forme di richiamo o dialoghi a distanza. Queste forme di comunicazione utilizzano più spesso sostanze chimiche che vengono emesse nell'ambiente esterno (*feromoni*), che fungono da attrattivi sessuali, oppure l'emissione di suoni o, più raramente, di lampi di luce.

La *comunicazione vocale*, ampiamente diffusa nei vertebrati terrestri e ben conosciuta in alcuni gruppi di insetti come gli ortotteri (grilli, cavallette) e gli omotteri cicadidi (cicale), negli insetti è in realtà molto più diffusa di quanto il nostro orecchio lasci percepire: assai numerosi sono infatti gli insetti che emettono suoni nelle fasi precopulatorie.

La *comunicazione chimica*, molto diffusa, prevede l'emissione di un **feromone di attrazione** (o *feromone sessuale*) da parte dell'individuo di sesso femminile, e la presenza nell'individuo dell'altro sesso di recettori specializzati, spesso sensibili al contatto con singole molecole del feromone. Nel maschio del baco da seta, sulle antenne del quale sono presenti 17.000 recettori chimici sensibili al bombicolo, è sufficiente che un recettore su cento venga stimolato da una singola molecola del feromone, per scatenare una reazione di ricerca da parte dell'insetto.



Figura 3.36 Il salmone atlantico (*Salmo salar*) è un pesce anadromo. La riproduzione avviene nel tratto alto dei fiumi. Da qui i giovani si portano in mare dove si accrescono fino alla maturità sessuale, quando affronteranno una migrazione di ritorno fino ai siti di riproduzione.

Le molecole utilizzate come feromoni sessuali sono assai varie, ma sono in genere caratterizzate da un peso molecolare non troppo elevato, che rappresenta un accettabile compromesso fra due opposte esigenze: la specificità, necessaria per mantenere il messaggio a livello di comunicazione fra conspecifici, evitando che esso si trasformi in un facile indizio attrattivo per un predatore o un parassita, e la facilità di dispersione nell'acqua o nell'aria, necessaria per portare il messaggio a distanza sufficiente da garantire una buona probabilità di incontro con un maschio, o un gamete maschile. I feromoni attrattivi sono costituiti a volte da singole sostanze (come il *bombicolo* o E-10,Z-12-esadecadienolo, il feromone sessuale del baco da seta), ma assai spesso risultano essere miscele di sostanze diverse.

Ai feromoni sessuali potrebbe essere dedicato un intero volume monografico. A titolo esemplificativo, accenneremo a quelli delle farfalle notturne. In saturniidi, nottuidi, tortricidi, limantriidi e altri, la femmina produce una miscela di più sostanze attrattive e i maschi, sulle loro antenne spesso vistosamente frangiate, a forma di doppio pettine (Figura 3.37), possiedono recettori diversi per le diverse molecole feromonalì. Nel nottuide *Panolis flammea*, la percezione dello (Z)-9-tetradecenilacetato, la sostanza più abbondante nella miscela feromonale prodotta dalla femmina, induce il maschio a volare contro vento. Questa risposta ha un chiaro valore adattativo, in quanto la direzione di provenienza del vento indica la direzione dalla quale è molto probabile che provenga il segnale chimico. Volando contro vento, non solo è probabile che questo segnale aumenti di intensità, ma è anche possibile che alla molecola inizialmente percepita, più abbondante o più volatile, se ne aggiungano altre, meno volatili o prodotte in minore quantità. Così, nel caso di *Panolis flammea*, proseguendo il volo controvento arriva un punto in cui il maschio comincia a percepire anche la presenza di altre componenti del feromone, lo (Z)-11-tetradecenilacetato e lo (Z)-11-esadecenilacetato, che scatenano nell'insetto una reazione di atterraggio e l'avvio di una nuova fase esploratoria che culmina nell'incontro fisico con la femmina.

La femmina di *Lymantria monacha*, una robusta farfalla notturna della famiglia dei limantriidi, produce una miscela contenente i due isomeri ottici di una sostanza (*disparlure*), in un rapporto di 9:1 a favore dell'isomero (-), per il quale i maschi della specie non possiedono recettori sulle antenne. Un probabile valore adattativo di questo apparente spreco di feromone risulta dal comportamento verso i due isomeri del *disparlure* da parte dei maschi di *L. dispar*, una specie affine e spesso convivente con *L. monacha*. I maschi di *L. dispar*, infatti, possiedono recettori per entrambi gli isomeri, ma solo l'isomero (+) ha su di essi effetto attrattivo, mentre l'isomero (-) ha effetto opposto. Pertanto, l'abbondante produzione di *disparlure* (-) da parte delle femmine di *L. monacha* ha l'effetto di tenere lontani i maschi

di *L. dispar*, che sono invece attratti dalle femmine conspecifiche, la cui miscela feromonale è costituita quasi esclusivamente dall'isomero (+).

La comunicazione per mezzo di lampi di luce è praticata dalle lucciole (coleotteri lampiridi). In questa famiglia, i maschi sono sempre alati e la ricerca del partner viene da essi effettuata in volo; le femmine, alate in alcuni generi (anche se meno attive e mobili dei maschi), in altri generi sono invece vermiformi e si trattengono al suolo o, tutt'al più, sulle erbe basse. In questi coleotteri, fra gli individui dei due sessi, gli uni e gli altri provvisti di un organo che consente l'emissione di lampi di luce, si realizzano veri e propri dialoghi, che consentono sia la localizzazione del partner, sia l'identificazione (attraverso una sorta di "alfabeto Morse") della specie e del sesso dell'altro individuo.



Figura 3.37 Le vistose antenne bipettinate di questa farfalla notturna (un limantriide) portano numerosi recettori per i feromoni sessuali emessi dalle femmine.

3.5.3.3 Modalità di impollinazione nelle spermatofite

Nelle spermatofite l'incontro dei gameti si può realizzare solo se i gametofiti maschile (polline) e femminile (sacco embrionale) vengono a trovarsi in stretta prossimità, una condizione che spesso si produce dopo un viaggio più o meno lungo del polline. Il trasferimento del polline dai microsporangii che lo hanno prodotto fino in prossimità del megagametofito è detto **impollinazione**. Questa può avvenire secondo tre modalità principali: a mezzo del vento, dell'acqua, o di animali.

Nell'**impollinazione anemogama** il polline è portato dal vento. È comune tra le gimnosperme ma si ritrova anche tra le angiosperme, in particolare tra le monocotiledoni (per esempio, poacee). Questa è forse la più primitiva forma di trasporto del polline. Poiché il vento non è un vettore specializzato, le piante **anemofile** affidano il successo dell'impollinazione a una elevata produzione di polline. Inoltre, molte specie hanno evoluto adattamenti morfologici specifici per favorire la dispersione del polline e per aumentare la probabilità che questo venga intercettato dagli organi riproduttori dei conspecifici. Nei fiori delle angiosperme, sugli stami si produce una grande quantità di granuli pollinici, all'interno di antere portate da filamenti lunghi e flessibili, mentre gli stimmi, spesso lunghi e piumati, sono conformati in un modo che ne permette la facile cattura. I granuli pollinici delle specie anemofile sono leggeri, di ridotte dimensioni (e quindi spesso allergenici) e talvolta dotati di dispositivi che ne favoriscono la sospensione nell'aria (come le sacche aerifere nei pollini delle conifere). I fiori delle specie anemofile sono generalmente piccoli e poco appariscenti, mancando di tutte quelle parti che servono da richiamo per i pronubi (petali colorati, nettarii, ecc.).

L'**impollinazione idrogama** è mediata dall'acqua ed è limitata ad alcune piante d'acqua dolce (per esempio, *Najas*) e marine (per esempio, *Posidonia*; Figura 3.38). Le circa quaranta specie del genere cosmopolita *Najas* (idrocaritacee) sono prevalentemente monoiche a fiori unisessuali e vivono completamente sommerse. Il polline viene quindi portato dalla corrente nel corpo d'acqua (cioè sotto la superficie) agli stigmi dei fiori femminili. Analogamente, in *Posidonia oceanica* (posidoniacee), pianta monoica a fiori bisessuali che forma vaste praterie sottomarine nel Mediterraneo, il polline viene disperso dalle correnti marine. Invece, nelle specie tipicamente di acque salmastre del genere *Ruppia* (ruppiacee), il polline è trasportato sulla superficie dell'acqua.

Vi sono poi forme di impollinazione "idro-assistita", ma non propriamente idrogama. Per esempio, in *Vallisneria spiralis*, una specie dioica comune anche nelle nostre acque a decorso lento, i fiori maschili si sviluppano all'interno di una struttura (*spata*) che si apre solo alla loro maturità. I fiori si staccano dalla spata, si portano sul pelo dell'acqua e, come navicelle, galleggiano con le antere volte verso l'alto spostandosi con la corrente fino a giungere a contatto con i fiori femminili, anch'essi affioranti in superficie, ma che rimangono invece sempre attaccati alla pianta. Il polline lascia le antere quando il fiore maschile urta un fiore femminile, quindi il polline percorre il tragitto antera-stigma via aria. Altre piante acquatiche che portano i fiori sul pelo dell'acqua, per esempio le ninfee, si affidano invece all'impollinazione entomogama (vedi oltre).



Figura 3.38 Una prateria sommersa della graminacea marina *Posidonia oceanica*, una pianta a impollinazione ovviamente idrogama.

Si parla di **impollinazione zoogama** quando il trasferimento del polline è mediato dall'azione di un animale, che assume così il ruolo di **pronubo**. Diverse sono le specie animali che si comportano da pronubi, e sulla base di questo l'impollinazione è detta **entomogama** (svolta da insetti, soprattutto lepidotteri e imenotteri, ma anche ditteri e coleotteri), **ornitogama** (da uccelli, colibrì e alcune specie di pappagalli nelle Americhe, melifagidi in Australia, nettarinie in Africa), **chiroterogama** (da pipistrelli), **malacogama** (da molluschi), mentre le piante che affidano loro il polline sono dette **entomofile**, **ornitofile**, **chiroterofile** o **malacofile**, rispettivamente. Anche altri animali, in maniera più o meno regolare, possono svolgere la funzione di pronubi. Tra questi alcuni primati notturni e alcune specie di opossum, che aprono i fiori in cerca di nettare, imbrattandosi il pelo di polline, e alcune specie di lucertole, gechi e scinchi, tra i sauri, che si imbrattano di polline il muso lappando il nettare.

Alla diversità dei pronubi che possono assicurare l'impollinazione delle diverse specie di piante fanno generalmente riscontro precise caratteristiche del fiore interpretabili come adattamenti che ne facilitano il riconoscimento, anche a distanza, da parte del potenziale pronubo, oppure il trasferimento del polline dagli stami di un fiore all'animale che ne sarà veicolo e poi da questo allo stigma di un altro fiore.

Funzione di richiamo hanno spesso la forma e il colore del fiore, ad esempio il rosso vivace di molti fiori tropicali impollinati da piccoli uccelli, oppure la forma a stella (sottolineata a volte da linee colorate radiali portate dai petali e convergenti verso gli organi riproduttivi del fiore) che risulta attrattiva per api e altri insetti. Nel caso di piante entomofile, grande importanza hanno anche i profumi emessi dai fiori (o comunque le emanazioni odorose, contando fra queste anche l'odore di carne putrefatta emesso dalle infiorescenze di molte aracee, che risulta attrattivo per i mosconi che fungono da impollinatori per queste piante). Significativa è anche la diffusa presenza, nei fiori, di nettari le cui secrezioni rappresentano un'importante fonte di nutrimento per molti pronubi, al pari del polline stesso, la cui abbondante produzione è molto spesso in grande eccesso rispetto alla quantità necessaria alla riproduzione della pianta. Molti fiori, inoltre, presentano adattamenti morfologici particolari che rendono più precise le interazioni con i loro pronubi abituali, escludendo nel contempo il successo (per entrambi i partner) di una visita da parte di un altro animale. Per esempio, i nettari di un grande fiore campanulato, collocati nel punto più profondo di una corolla, possono essere raggiunti solo da un insetto (più spesso un lepidottero, a volte però un imenottero o un dittero) dotato di un apparato boccale a forma di lunghissima cannucchia. In altri fiori, in particolare in quelli di molte leguminose, labiate e orchidee, un petalo (o un tepalo) particolarmente sviluppato può servire da sito di atterraggio per un insetto, sul cammino del quale si in-



Figura 3.39 Il labbro inferiore (o labello) della corolla gamopetala delle labiate (qui, *Salvia pratensis*) fornisce una "pista di atterraggio" per la visita dei pronubi.

terpongono le antere cariche di polline, pronte a proiettare sul visitatore il loro carico. Questo gli viene rovesciato addosso mediante un meccanismo a leva azionato dallo stesso peso dell'insetto (come nella salvia, Figura 3.39) oppure a molla, la cui forza elastica viene liberata dall'avanzare dell'insetto, che divarica i petali che trattenevano forzatamente i filamenti degli stami in forma ripiegata (come in alcune leguminose). Naturalmente, un'impollinazione zoogama richiede anche una concordanza piuttosto precisa fra il calendario e l'orario di apertura dei fiori e il calendario e l'orario di attività del potenziale pronubo. Questa concordanza è spesso evidente, come nel caso di fiori impollinati da farfalle notturne, che solo verso sera dischiudono le loro corolle e/o cominciano a emettere il loro profumo (come le violaccicche).

Nella relazione fra la pianta e il suo impollinatore sono coinvolte molto spesso sostanze volatili che risultano attrattive per i visitatori dei fiori (soprattutto per gli imenotteri). La specificità di questi richiami chimici è spesso molto stretta e paragonabile a quella dei feromoni sessuali degli animali.

Alcune piante presentano **sistemi di impollinazione misti**, disponendo sia di strutture idonee alla visita degli insetti che alla dispersione del polline nell'atmosfera. L'erica e il ciclamino, ad esempio, si comportano come entomofile nel periodo iniziale della fioritura e come anemofile nel periodo successivo.

3.5.4 Fecondazione

La fusione dei due gameti nella fecondazione coinvolge processi cellulari che, pur condividendo tratti comuni, possono avere un decorso molto diversificato da gruppo a gruppo. Qui accenniamo a quanto avviene nei metazoi e nelle spermatofite.

3.5.4.1 Fecondazione negli animali

Al momento della penetrazione dello spermatozoo, la cellula femminile non è sempre un vero e proprio uovo, vale a dire una cellula germinale che ha portato a termine la meiosi. Infatti, se nel riccio di mare questo processo può dirsi già compiuto, con l'eliminazione di entrambi i globuli polari, negli anfibi e nei mammiferi l'uovo (che propriamente *non è ancora un uovo*) è una cellula ancora in metafase II ed è proprio la fecondazione a scatenare il completamento della seconda divisione meiotica. Nelle ascidie, l'uovo è addirittura ancora in metafase I e la fecondazione scatena il completamento della prima divisione meiotica, subito seguita dalla seconda. In altri casi infine la meiosi deve ancora cominciare (vedi Tabella 3.8).

Stadio	Esempi
Ovocita I immaturo	<i>Otomesostoma</i> (platelminti) <i>Dinophilus</i> , <i>Saccocirrus</i> , <i>Histriobdella</i> (anellidi policheti)
Ovocita I maturo	<i>Grantia</i> (poriferi) <i>Dicyema</i> (diciemidi) <i>Nereis</i> , <i>Myzostoma</i> (anellidi policheti) <i>Spisula</i> (molluschi bivalvi) molti crostacei
Ovocita II all'inizio della I divisione meiotica	<i>Cerebratulus</i> (nemertini) <i>Chaetopterus</i> (anellidi policheti) <i>Dentalium</i> (molluschi scafopodi) la maggior parte delle ascidie (tunicati)
Ovocita II alla fine della I divisione meiotica	anfiosso (cefalocordati) la maggior parte dei vertebrati
Uovo	cnidari ricci di mare

Tabella 3.8 Condizione in cui si trova la cellula germinale femminile al momento in cui viene fecondata, con esempi tra i metazoi.

Finché si trovano nelle vie genitali maschili, anche gli spermatozoi tipici, provvisti di flagello, sono di regola immobili, ma diventano mobili a contatto con l'acqua di mare o con l'ambiente alcalino delle vie genitali femminili.

Diverse sono le molecole che entrano in gioco nel processo della fecondazione; quelle prodotte dall'uovo sono dette **ginogamoni**, quelle prodotte dallo spermatozoo prendono invece il nome di **androgamoni**. In base alla funzione, si distinguono un ginogamone I o **antifertilisina** che attira e attiva lo spermatozoo (per esempio, echino-

cromo A, B e C del riccio di mare, astaxantina della trota arcobaleno) e un ginogamone II o **fertilisina**, che consente l'aggancio dello spermatozoo all'uovo. Analogamente, si distingue un androgamone I, che rappresenta l'antifertilisina dello spermatozoo, da un androgamone II o **lisina**, che forma i granuli dell'acrosoma. Quando lo spermatozoo viene a contatto con l'uovo, si ha la **reazione acrosomale**: si liberano gli enzimi contenuti nell'acrosoma, mentre uno o più filamenti acrosomali vengono proiettati in avanti; contemporaneamente, dalla superficie dell'uovo viene a sporgere un collicolo di fecondazione pseudopodiale, ricoperto di microvilli.

La regolare formazione di uno zigote presuppone che nell'uovo penetri un solo spermatozoo. Ciò viene garantito da meccanismi specifici che prevengono la **polispermia**, cioè la potenziale penetrazione di più di uno spermatozoo. Questo può avvenire a seguito di una modificazione del potenziale di membrana della superficie dell'uovo, con ingresso di ioni sodio, oppure, come nel riccio di mare, a seguito della formazione di una membrana di fecondazione. Tuttavia, negli ctenofori, negli insetti, nei selaci e negli uccelli si ha spesso una polispermia fisiologica. In questo caso, l'ingresso nell'uovo di più spermatozoi non porta all'unione con il nucleo dell'uovo di più di un nucleo spermatocico. Infatti, una volta che si è formato un normale nucleo zigotico diploide, i nuclei maschili in soprannumero si portano verso la periferia dello zigote, dove degenerano.

3.5.4.2 Fecondazione nelle piante a seme

Dei diversi decorsi della fecondazione nelle gimnosperme si è già detto nel Paragrafo 3.4.2.2.

Nelle piante a fiore si è evoluto invece il processo della **doppia fecondazione**. Questo consiste nella concomitante fecondazione da parte delle due cellule spermatociche portate dal tubetto pollinico di due distinte cellule dello stesso ovulo: la cellula uovo e la cellula centrale. Dalla fecondazione della prima, che contiene un solo nucleo aploide, si avrà lo zigote, diploide, che successivamente si svilupperà nell'embrione di un nuovo sporofito. Dalla fecondazione della seconda, che è binucleata, e dalla successiva fusione dei tre nuclei aploidi, si svilupperà un tessuto triploide con funzione di nutrimento per l'embrione, detto *endosperma secondario*.

Le due cellule spermatociche passano dunque attraverso un unico tubetto pollinico, tuttavia la polispermia viene evitata, e le due cellule finiscono con il fondersi a cellule distinte dell'ovulo. La natura dei meccanismi che prevengono la polispermia non sono ancora noti, tuttavia è dimostrata, almeno nella pianta modello *Arabidopsis thaliana*, l'esistenza di due meccanismi distinti, rispettivamente a difesa del nucleo della cellula uovo e dei due nuclei della cellula centrale (Scott *et al.* 2008; Maruyama *et al.* 2013).

3.5.5 Compatibilità riproduttiva

Lo scambio genetico associato alla riproduzione sessuale non può in generale avvenire tra qualsiasi coppia di individui di una stessa popolazione. Esistono molte forme di **incompatibilità riproduttiva**. La più ovvia è l'appartenenza di un individuo a uno specifico **sesso** o a un determinato **tipo coniugativo** (*mating type*) che gli consente di accoppiarsi solo con individui del sesso opposto o di un tipo coniugativo diverso dal suo. Altre forme di incompatibilità riproduttiva riguardano invece la prevenzione dell'autofecondazione in individui ermafroditi (**autoincompatibilità**, o **autosterilità**). Negli animali, molte forme di ermafroditismo (per esempio, l'ermafroditismo successivo) sono inconciliabili con l'autofecondazione. Negli organismi aplodiplonti con sporofito ermafrodita, come nella maggior parte delle angiosperme, sebbene a rigore non si possa avere autofecondazione, perché i gameti maschili e femminili sono in effetti prodotti da due individui (gametofiti) distinti, sebbene generati dallo stesso sporofito,

la fecondazione tra gameti derivanti da sporofiti distinti viene promossa attraverso meccanismi alternativi.

Nelle piante monoiche, a fiori unisessuali o bisessuali, la fecondazione incrociata, ovvero la fecondazione degli ovuli da parte di fiori prodotti da un'altra pianta (**xenogamia**) non è garantita. Nel primo caso è possibile la fecondazione degli ovuli da parte di altri fiori della stessa pianta (**geitonogamia**), nel secondo caso vi è la possibilità di fecondazione degli ovuli da parte di polline prodotto dallo stesso fiore (**autogamia**, ma questo termine è anche usato come generico sinonimo di autofecondazione).

I meccanismi che permettono di evitare o almeno di aggirare l'autofecondazione (geitonogamia o autogamia) possono essere di due tipi: meccanici e genetico-fisiologici.

In alcune specie, l'autogamia è resa improbabile dalla peculiare posizione relativa di stami e stimmi, all'interno di uno stesso fiore ermafrodita (*ercogamia*). Si dicono *eterostile* le piante che producono fiori ermafroditi di due o tre tipi diversi (condizioni dette rispettivamente *distilia* e *tristilia*), che differiscono tra loro per la lunghezza relativa dei filamenti degli stami e dello stilo. Si ha *distilia* quando nella specie esistono individui con *fiori longistili*, dove gli stami sono lunghi circa la metà del pistillo, accanto a individui con *fiori brevistili*, nei quali gli stami sono lunghi circa il doppio del pistillo. In caso di *tristilia* esiste anche una forma con pistillo lungo e stami di lunghezza intermedia. Le due (o tre) classi di morfologia florale sono nettamente distinte, senza intermedi. Ogni individuo produce solo fiori di uno stesso tipo, ma nelle singole popolazioni sono rappresentati tutti e due (o tre) i tipi. L'impollinazione conduce alla fecondazione degli ovuli solo se avviene fra due fiori di tipo diverso. I diversi rapporti di lunghezza fra le parti maschili e femminili del fiore rendono molto difficile lo scambio di polline fra due fiori dello stesso tipo e il trasferimento del polline da un fiore longistilo a un fiore brevistilo dipende in genere dall'attività di un pronubo diverso da quello che potrebbe garantire l'impollinazione nel senso opposto.

Più diffusi sono i meccanismi di autoincompatibilità genetico-fisiologici, che hanno lo stesso valore dei tipi coniugativi nei funghi o in molti eucarioti unicellulari. Nel genoma di molte angiosperme vi sono *loci di autosterilità* multiallelici, anche con centinaia di alleli diversi, che fanno sì che il polline (aploide) che porta un certo allele non possa sviluppare un tubetto pollinico funzionale attraverso i tessuti (diploidi) del carpello di una pianta che porti lo stesso allele. Nella maggioranza dei casi studiati, l'incompatibilità è monofattoriale, dipendente cioè dagli alleli a un singolo locus (generalmente indicato con S); nelle poacee, invece, l'autoincompatibilità è controllata a livello di due loci tra loro vicini (S e Z).

Barriere meccaniche e genetico-fisiologiche all'autoimpollinazione possono coesistere. Si può avere un differenziamento morfologico (con due o tre fenotipi alternativi) fra i fiori che producono ovuli e polline tra loro compatibili, mentre esiste una barriera fisiologica all'impollinazione fra fiori con uguale fenotipo: questo avviene nelle piante eterostile (Figura 3.40). Sono esempi di piante distile molte specie dei generi *Primula* (primulacee; Figura 3.41), *Linum* (linacee), *Lythrum* (litracee), *Cryptantha* e *Amsinckia* (boraginacee). Altre specie di *Lythrum*, come il comune *Lythrum salicaria*, e *Oxalis pes-caprae* (oxalidacee) presentano invece *tristilia*. In *Narcissus* (amarillidacee), però, vi possono essere *distilia* e *tristilia* con autosterilità incompleta e reciprocità imprecisa.

Si stima che il 39% delle angiosperme possieda qualche meccanismo di autoincompatibilità. La distribuzione tassonomica di questi meccanismi fa ritenere che essi si siano evoluti diverse volte, indipendentemente, all'interno delle piante a fiore. Nel caso dell'allele di autosterilità, per esempio, gruppi diversi hanno evoluto questo meccanismo su loci non omologhi (geni S diversi).

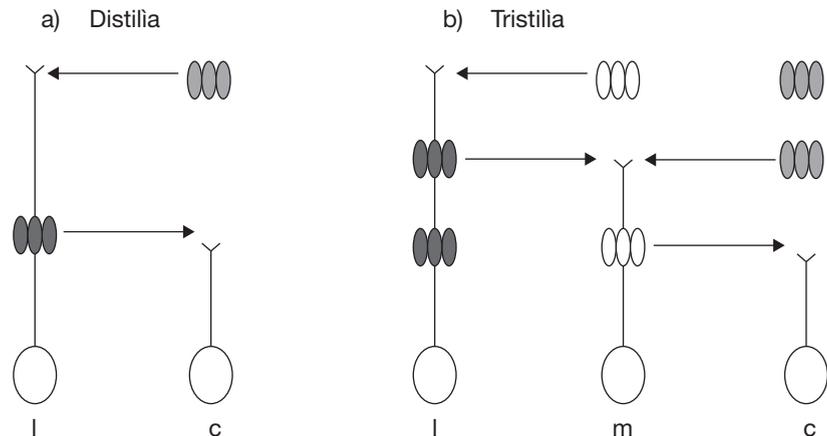


Figura 3.40 Barriere meccaniche all'autoimpollinazione. Eterostilia con due (a) o tre (b) fenotipi alternativi. Le antere (ovoli piccoli) sono portate da un filamento di diversa altezza (non mostrato), così come lo stigma (a forma di V) si eleva rispetto all'ovario (ovale grande) grazie a uno stilo di diversa lunghezza, lungo (l), medio (m), corto (c). Le possibilità di incrocio sono rappresentate dalle frecce.



Figura 3.41 La comune primula (*Primula vulgaris*) è un esempio di pianta che produce fiori bisessuali di due diversi tipi, che differiscono per la lunghezza relativa dei filamenti degli stami e dello stilo (distilia).



L'autoincompatibilità può essere di tipo gametofitico o di tipo sporofitico. Nel primo caso, che è il più comune, conosciuto ad esempio in molte piante delle papaveracee, solanacee, rosacee, fabacee, campanulacee e poacee, il rigetto del polline è determinato da un fattore presente nel genoma aploide del gametofito maschile, cioè del granulo di polline, e si manifesta durante la crescita – presto interrotta – del tubetto pollinico nel suo cammino lungo lo stilo.

Nell'autoincompatibilità di tipo sporofitico, meno frequente, sebbene riportata per brassicacee, asteracee, convolvulacee, betulacee e cariofillacee, il rigetto è determinato dal genoma diploide della pianta madre (sporofito). Le cellule diploidi che foderano le pareti interne delle antere, dove il polline viene prodotto, depositano sulla parete di quest'ultimo i prodotti dell'espressione di entrambi gli alleli del locus di autosterilità.

Una volta raggiunto lo stigma, il granulo pollinico, se incompatibile, non riesce a idratarsi e perciò a germinare e finisce per esaurirsi senza emettere il tubetto pollinico.

Anche in un animale, l'ascidia *Ciona intestinalis*, è stato descritto un sistema di autoincompatibilità controllato da due loci, con un meccanismo simile a quello delle poacee, ma, ovviamente, con il coinvolgimento di molecole differenti (Harada *et al.* 2008).

3.5.6 Sistemi di accoppiamento

Soprattutto presso animali a vita lunga e dalla vita di relazione più ricca, come i mammiferi e gli uccelli, il rapporto fra gli individui dei due sessi può realizzarsi in una varietà di contesti sociali che vengono detti *sistemi di accoppiamento*.

Il **sistema di accoppiamento** (*mating system*) indica il modo in cui una popolazione o un gruppo di individui è strutturato in relazione al comportamento sessuale: quali maschi e femmine si accoppiano, con quanti partner e in quali circostanze. Esso comprende eventualmente anche la **scelta del partner** (*mate choice*), generalmente la scelta del compagno da parte della femmina, una componente importante del processo evolutivo della selezione sessuale (Paragrafo 3.3.1.2; Westneat e Foz 2010).

I due principali sistemi riconosciuti sono la **monogamia**, dove un individuo ha un solo partner esclusivo, e la **poligamia**, dove uno stesso individuo può avere più partner.

La monogamia può portare alla formazione di coppie stabili per tutta la vita oppure, come avviene nella maggior parte dei casi, alla formazione di coppie che durano una sola stagione riproduttiva (*monogamia seriale*, come nell'orso bruno). La monogamia, molto diffusa presso gli uccelli, lo è molto meno nei mammiferi; esempio di specie monogame sono le aquile, i cigni e le sule tra i primi, il tasso, la volpe e lo sciacallo tra i secondi.

La poligamia si articola nelle forme della poligamia esclusivamente maschile o **poliginia** (un maschio con più femmine), della poligamia esclusivamente femminile o **poliandria** (una femmina con più maschi) e della poligamia di entrambi i sessi, o **promiscuità in senso stretto**, in cui ogni individuo di una popolazione può accoppiarsi con qualunque altro individuo del sesso opposto.

Tutti i sistemi di accoppiamento alternativi alla monogamia vengono detti **promiscui in senso lato**. Episodi occasionali di promiscuità in specie monogame (non rari tra gli uccelli) sono di solito chiamati **accoppiamenti extra-coppia**.

La poliginia è il sistema di accoppiamento promiscuo più comune tra i vertebrati, ma è noto anche per molti insetti. Esso conduce a un'organizzazione sociale caratterizzata da gruppi più o meno stabili, spesso limitati alla stagione riproduttiva, formati da un maschio e più femmine, a volte detti *harem* (Figura 3.42).

La poliandria è comune tra gli insetti e i pesci, ma è nota anche in alcune rane, tartarughe e uccelli. Nei mammiferi si trova presso nell'eterocefalo glabro (*Heterocephalus glaber*; Figura 3.43), un roditore eusociale a vita sotterranea, ed è stata registrata anche in alcuni mustelidi, fra i quali la puzzola, in cetacei e in primati (per esempio, gli uistiti del genere *Callithrix*). Nella condizione di poliandria si possono instaurare alcuni importanti processi di selezione sessuale, come la *competizione spermatica* e la *scelta criptica femminile*.

Una variante di questi sistemi promiscui è la **poliginandria**, dove due o più maschi hanno un rapporto esclusivo con due o più femmine, formando un gruppo stabile dove il numero di maschi non deve essere necessariamente uguale a quello delle femmine. Un esempio è costituito dall'uccello passeriforme nordamericano *Catharus bicknelli*.

In alcune specie, un individuo può adottare strategie di accoppiamento diverse a seconda delle circostanze, il che porta a un **sistema di accoppiamento misto**, come nel caso della passera scopaiola (*Prunella modularis*), un passeriforme europeo il cui sistema di accoppiamento include monogamia, poliandria, poliginia e poliginandria.

A questo si aggiunge che individui diversi di una stessa specie possono adottare differenti **strategie di accoppiamento** a seconda della loro età, del rango sociale (dominante o subordinato) che occupano all'interno del gruppo cui appartengono o del loro specifico fenotipo (tipico di specie con polimorfismo o polifenismo maschile, Figura 3.14), o altro.

I sistemi di accoppiamento hanno grande rilevanza per la biologia riproduttiva delle specie che li adottano e per la loro evoluzione, specialmente in relazione alla selezione sessuale (Paragrafo 3.3.1.2). Per una trattazione più articolata degli



Figura 3.42 Nell'elefante marino meridionale (*Mirounga leonina*) un maschio può arrivare a controllare un harem anche di 90 femmine, un sistema di accoppiamento detto poliginia.



Figura 3.43 Il roditore eusociale africano *Heterocephalus glaber* ha un sistema di accoppiamento poliandrico, con una femmina (la regina) che si accoppia con più maschi.

stessi, delle strategie di accoppiamento dei singoli individui nel contesto del sistema dominante nella popolazione e per il loro significato nell'ambito delle dinamiche evolutive, si rimanda a testi specialistici (per esempio, Pilastro 2007; Oliveira *et al.* 2008; Westneat e Foz 2010) e a manuali di etologia e biologia evolutiva (per esempio, Alcock 2013; Futuyma 2017). Qui notiamo che questi diversi contesti interindividuali possono avere importanti ricadute sulle successive cure parentali che uno o l'altro dei due partner, oppure entrambi, dedicheranno alla prole, argomento che tratteremo nel Capitolo 4.

3.6 Riproduzione sessuale uniparentale

Tratteremo, nell'ultima parte di questo capitolo, di quelle forme di riproduzione sessuale che prevedono un solo genitore, ma comportano un certo grado di rimescolamento genetico nella produzione della prole.

Il termine **metasessualità** è stato introdotto da Scali *et al.* (2003) per indicare tutti i modi di riproduzione (partenogenesi, ginogenesi, ibridogenesi) che derivano dalla riproduzione sessuale, allontanandosi però dall'anfigonia per la soppressione della meiosi o della fusione tra nuclei gametici o per altre deviazioni di cui si dirà nelle pagine seguenti. A dispetto di queste deviazioni o semplificazioni, i meccanismi metasessuali di riproduzione evitano la stretta clonalità. Per un esame degli aspetti citogenetici delle diverse forme di metasessualità si rinvia al Capitolo 5.

3.6.1 Autofecondazione

Nella riproduzione per **autofecondazione** si ha la fusione di gameti o nuclei gametici prodotti dallo stesso individuo (Figura 3.30b). Negli organismi diplonti, i gameti che si fondono provengono da distinte meiosi nello stesso individuo e questo distingue l'autofecondazione da alcune forme di partenogenesi meiotica (vedi oltre) dove si ha la fusione di due dei quattro nuclei derivanti dalla stessa meiosi. Dell'autofecondazione nei metazoi con ermafroditismo simultaneo sufficiente abbiamo fatto cenno nel Paragrafo 3.3.2.2.

Negli organismi aplonti tutte le cellule germinative aploidi (come anche tutte le cellule somatiche) sono prodotte per mitosi da un'unica cellula capostipite derivante da un'unica meiosi. In questi organismi l'autofecondazione è quindi geneticamente equivalente alla *partenogenesi meiotica con fusione casuale* (Paragrafo 5.2.3.3).

Il termine autofecondazione si usa anche nella riproduzione degli organismi aplodiplonti, sebbene in quest'ultimi non si possa avere "vera" autofecondazione, perché i gameti maschili e femminili sono in effetti prodotti da due individui (gametofiti) distinti, anche se presenti sullo stesso sporofito (monoico). Dal punto di vista della genetica della trasmissione, questo meccanismo è tuttavia equivalente all'autofecondazione di un organismo diploide: consiste infatti nella fusione dei prodotti (indiretti, perché seguiti da alcune mitosi) di due distinte meiosi (una a dare la megaspora, l'altra la microspora) dello stesso individuo sporofitico. Nelle spermatofite l'autofecondazione corrisponde quindi all'*autoimpollinazione*.

In molte piante monoiche, l'autofecondazione è rara o assente; ciò può essere dovuto a diverse cause:

- gli organi sessuali maschili e femminili di uno stesso individuo possono maturare in momenti diversi
- gli organi sessuali maschili e femminili di uno stesso individuo possono occupare posizioni tali da rendere improbabile l'autofecondazione
- possono essere presenti alleli che causano autosterilità, per esempio impedendo lo sviluppo del tubetto pollinico su fiori della stessa pianta (Paragrafo 3.5.4).

Quando l'autofecondazione è obbligata e avviene entro la gemma fiorale, impedendo così ogni possibile fecondazione incrociata, viene detta *cleistogamia* (Paragrafo 3.3.2.1), ma in ogni caso i gameti che si fondono sono prodotti da distinte meiosi. Questa situazione è frequente nelle viole (Figura 3.44) e nelle *Impatiens*.

Quasi tutte le piante monoiche che praticano regolarmente l'autofecondazione, comprese le specie androdioiche, ginodioiche e trioiche, sembrano praticare almeno occasionalmente la fecondazione incrociata, in quello che viene detto un *sistema di fecondazione misto* (Paragrafo 3.3.2.2).

3.6.2 Partenogenesi

Si ha **partenogenesi** quando il nuovo individuo si forma a partire da un uovo non fecondato (Figura 3.30c). Anche se in molti casi la prole è costituita da femmine geneticamente identiche alla madre, per cui molti autori considerano la partenogenesi come una forma di riproduzione asessuale, è senz'altro preferibile considerarla come un caso (anzi, come vedremo, come un insieme di casi particolari) di riproduzione sessuale (vedi anche Paragrafo 1.2), perché la partenogenesi usa, spesso peraltro in modo peculiare, meccanismi di sviluppo (gametogenesi) propri della riproduzione sessuale. Come chiaramente scriveva Boyden (1950), “non esiste qualcosa come un ‘uovo asessuale’, indipendentemente dal fatto che sia stato prodotto per meiosi o mitosi.”

Precisiamo subito che il ricorso di una specie alla partenogenesi non esclude di per sé la presenza di maschi. Ciò che tutte le diverse forme di partenogenesi hanno in comune è il fatto che le femmine, per dare origine alla loro discendenza o almeno a una parte di essa, non hanno bisogno dell'apporto genetico dei gameti maschili attraverso la cariogamia, e nemmeno dell'attivazione da parte di questi.

Sebbene molto meno frequente della riproduzione anfigonica, la partenogenesi è una modalità riproduttiva molto diffusa tra gli eucarioti pluricellulari. Negli animali, per esempio, la partenogenesi è conosciuta un po' in tutti i phyla maggiori e in alcuni phyla minori: plattelminti, gastrotrichi, anellidi, molluschi, chinorinchi, nematodi, artropodi, echinodermi, cordati. In alcune linee evolutive, il passaggio dall'anfigonia alla partenogenesi è avvenuto molte volte in modo indipendente. Interessa, per esempio, circa un 40% degli afidi e un 60% degli ostracodi. La partenogenesi sarebbe comparsa in almeno tre occasioni separate nell'afide *Rhopalosiphum padi*, almeno quattro volte nel crostaceo ostracode *Eucypris virens* e almeno cinque volte nel pesce ciprinodontide *Poeciliopsis monacha-lucida*.

All'interno dei vertebrati colpisce l'assenza di specie che praticano regolarmente la partenogenesi tra gli uccelli e i mammiferi. È possibile che questi ultimi non possano rinunciare alla riproduzione anfigonica a causa dell'*imprinting genomico*: nel corso della gametogenesi alcuni geni vengono modificati in modo tale che essi potranno funzionare solo se trasmessi per via paterna, altri solo per via materna (Georgiades *et al.* 2001; Morison *et al.* 2005), per cui il normale sviluppo di un individuo è possibile solo se esso possiede sia geni paterni che geni materni.

I fenomeni di partenogenesi possono essere classificati secondo criteri diversi.

Sulla base del meccanismo citogenetico attraverso cui si attua, che ne determina le potenzialità nel produrre variabilità genetica (vedi Capitolo 5), distingueremo fra *partenogenesi ameiotica* e *meiotica*. Nella **partenogenesi ameiotica** (o **partenogenesi apomittica**, o **apomissi**), che è nota nei rotiferi e in gruppi diversi di artropodi, la meiosi è soppressa, per cui la discendenza è geneticamente uguale alla madre. Nella **partenogenesi meiotica** (o **partenogenesi automittica**, o **automissi**), invece, la meiosi avviene e la condizione diploide dell'uovo viene ottenuta per duplicazione cromosomica premeiotica o per fusione di due nuclei frutto di uno stesso evento meiotico.



Figura 3.44 Fiori di *Viola odorata*. Nelle viole è frequente l'autofecondazione entro la gemma fiorale, o cleistogamia.



Figura 3.45 Molti afidi (qui, *Aphis nerii*) hanno cicli eterogonici nei quali si succedono diverse generazioni partenogenetiche telitociche (che generano solo femmine), poi ne sopravviene una partenogenetica anfitoca (che genera maschi e femmine) e quindi una anfigonica (con riproduzione sessuale biparentale).



Il raddoppio premeiotico è il meccanismo più comune tra le forme partenogenetiche di planarie d'acqua dolce (platelminti a vita libera) e di oligocheti terrestri, nonché di molti insetti e acari, ed è il meccanismo esclusivo tra i vertebrati. Il verme piatto prolecitoforo marino *Bothrioplana sempre* produce bozzoli contenenti ciascuno due ovociti primari che attraversano simultaneamente due divisioni maturative peculiari precedute da un raddoppio premeiotico del numero cromosomico. Gli otto nuclei così ottenuti non vengono fecondati, ma si comportano come blastomeri, unendosi a formare il primo abbozzo del futuro embrione (Reisinger *et al.* 1974; Martín-Durán e Egger 2012).

Tra le specie che si riproducono per partenogenesi attraverso fusione di nuclei aploidi derivanti dalla stessa meiosi vi sono alcuni nematodi, oligocheti enchitreidi, isopodi, tardigradi e vari insetti. Dettagli sui meccanismi citogenetici della partenogenesi si trovano al Paragrafo 5.2.3.3. Accen-

niamo qui ad alcuni casi specifici. Se chiamiamo 1 e 2 i due nuclei derivanti dalla prima divisione e 1a e 1b i prodotti della successiva divisione del nucleo 1 e 2a e 2b i prodotti della successiva divisione del nucleo 2, la condizione diploide si ottiene più spesso per fusione di 2a con 2b: così in *Artemia* (crostacei anostraci), *Lecanium* (cocciniglie), *Pristiphora* e *Diprion* (imenotteri tentredinoidei), *Platynothrus* e *Thrypochthonius* (acari oribatidi); altre volte però per fusione di 1a e 2a, come in *Lonchoptera* (ditteri loncopteridi) e *Solenobia* (lepidotteri psichidi). In qualche altro caso, come nell'oligochete *Cognettia*, la meiosi si arresta alla prima divisione e quello dei due prodotti che sopravvive va incontro a endomitosi.

Sulla base del sesso degli individui generati si distingue tra **partenogenesi telitoca** (o **telitochia**) che produce solo femmine, **partenogenesi arrenotoca** (o **arrenotochia**) che dà prole esclusivamente maschile, e **partenogenesi anfitoca**, detta anche **deuterotoca** (o **anfitochia**, o **deuterotochia**) che genera prole di ambo i sessi. La **telitochia** viene detta **completa** se è la sola modalità riproduttiva presente nella specie (o nella popolazione), mentre si parla di **telitochia ciclica** o **eterogonia** se la partenogenesi si alterna più o meno regolarmente con la riproduzione anfigonica (Figura 3.45; Paragrafo 2.3).

A livello di specie o di popolazione, ma a volte anche di individuo, la partenogenesi può essere **accidentale** (detta anche **partenogenesi occasionale** o **ticopartenogenesi**), **facoltativa**, oppure **obbligata**. La **partenogenesi**, infine, è **spontanea** in molte popolazioni o specie, ma in altre può manifestarsi solo perché **indotta** artificialmente.

3.6.2.1 Partenogenesi telitoca

La partenogenesi telitoca (Paragrafo 5.2.3.3) può avvenire per automissi (**partenogenesi telitoca automittica** o **meiotica**) o per apomissi (**partenogenesi telitoca apomittica** o **ameiotica**). In qualche caso, entrambi i meccanismi sono presenti in forme affini; in altri, la partenogenesi telitoca coesiste con l'anfigonia, in un complesso di popolazioni che la tassonomia tradizionale tende a considerare come conspecifiche.

Negli oligocheti, originariamente ermafroditi, sono noti numerosi casi di telitochia, fra i lumbricidi e gli enchitreidi, in qualche caso però con produzione di spermatozoi e ginogenesi (Paragrafo 3.6.3). Varie sono le combinazioni tra modalità riproduttiva e sistema genetico negli oligocheti: anfigonico diploide, anfigonico poliploide, apomittico poliploide, automittico poliploide, più un esempio incerto di telitochia diploide. Le for-

me automittiche sono molto più comuni di quelle apomittiche. Il numero cromosomico è ristabilito mediante raddoppio premeiotico. Sotto il nome di *Dendrobaena octaedra* vanno forme telitociche apomittiche, più spesso esaploidi, ma a volte aneuploidi. Gli organi maschili possono essere presenti oppure mancare, a volte vi sono addirittura testicoli soprannumerari non funzionanti. Alcuni lombrichi hanno una spermatogenesi anomala.

Nel genere di crostacei anostraci *Artemia* vi sono popolazioni anfigoniche, popolazioni automittiche e popolazioni apomittiche; qualche maschio può comparire anche nelle popolazioni partenogenetiche.

Nei ditteri, esempi di telitochìa ameiotica sono noti in *Pseudosmittia* (chironomidi), con linee diploidi e linee triploidi; telitochìa automittica, con fusione dei prodotti della meiosi, si ha in *Lonchoptera dubia* (loncopteridi) e in *Drosophila mangabeirai* (drosophilidi), entrambe diploidi.

Nel coleottero crisomelide *Bromius obscurus* (spesso citato in passato come *Adoxus obscurus*) le popolazioni nordamericane sono diploidi e anfigoniche, quelle europee triploidi e apomittiche. Tra i curculionidi vi sono molti casi di poliploidia (3n, 4n, 5n e 6n, e anche esempi di aneuploidia) associati alla partenogenesi telitoca. Dell'omottero aleurodide *Trialeurodes vaporariorum* sono note una razza arrenotoca (con fecondazione facoltativa, come nell'ape) e una razza telitoca.

I lepidotteri hanno un sistema cromosomico di determinazione del sesso con eterogametia femminile (sistema ZW o Z0; vedi Paragrafo 6.1.1) e quindi la partenogenesi telitoca deve garantire l'eterozigosità a livello dei cromosomi sessuali. Nel lepidottero psichide *Solenobia triquetrella* s.l., questo si realizza attraverso una forma di partenogenesi meiotica con fusione centrale, cioè con la fusione di due nuclei separati dalla prima divisione meiotica (Paragrafo 5.2.3.3). Degli altri due nuclei, uno, quello che per l'asimmetria delle divisioni meiotiche avrebbe dovuto essere il vero nucleo dell'uovo, si divide ripetutamente producendo nuclei poliploidi che degenerano all'interno del materiale vitellino, mentre l'altro, un globulo polare, degenera senza dividersi (White 1973). In un altro psichide, *Apterona helix*, la meiosi è anomala: i fusi della seconda divisione meiotica si affiancano, dando origine a una piastra metafasica doppia, con 2n cromosomi. Ne risultano due nuclei diploidi, dai quali inizia la formazione di un singolo embrione. Questo sarà quindi una chimera, sebbene in una forma che tende al mosaicismo genetico (White 1973; vedi Paragrafo 1.4.2).

3.6.2.2 Partenogenesi arrenotoca e pseudoarrenotochìa

Nella riproduzione per **partenogenesi arrenotoca**, la prole è tutta di sesso maschile. Le specie che praticano l'arrenotochìa non sono però in generale costituite da soli maschi, perché altre forme di riproduzione (tipicamente la riproduzione anfigonica) si affiancano alla partenogenesi. Questa modalità riproduttiva si fonda su un peculiare sistema di determinazione del sesso, il **sistema aplodiploide**, basato sul grado di ploidia del cariotipo: le femmine sono diploidi mentre i maschi sono aploidi (Paragrafo 6.1.3). Così, le uova partenogenetiche, non fecondate, si sviluppano in maschi (aploidi), mentre quelle fecondate si sviluppano in femmine (diploidi). La partenogenesi arrenotoca, sconosciuta tra le piante, è circoscritta a pochi taxa animali: sei gruppi di insetti (imenotteri (Figura 3.46), tisanotteri, aleurodidi e cocciniglie della tribù degli iceryini fra gli omotteri, *Micromalthus* e un clade



Figura 3.46 Nella partenogenesi arrenotoca dalle uova non fecondate nascono solo maschi. Questo è il caso della partenogenesi aploide negli imenotteri (qui, *Vespa vulgaris*).

di scolitini fra i coleotteri), alcuni aracnidi, i nematodi ossiuridi (Adamson, 1989) e i rotiferi monogononti (in quest'ultimi, nell'ambito del ciclo eterogonico descritto nel Paragrafo 2.3).

Negli imenotteri, la partenogenesi arrenotoca è la regola, con poche eccezioni. All'interno degli imenotteri sinfiti, alcune specie presentano però partenogenesi telitoca. L'una e l'altra modalità possono riguardare anche specie strettamente imparentate, ad esempio *Cimbex lutea* è arrenotoca, mentre *C. connata* è telitoca; *Eriocampa umbratica* è arrenotoca, ma *E. ovata* è telitoca; *Pristiphora conjugata* è arrenotoca, mentre *P. pallipes* è telitoca. È noto anche qualche caso di anfitochia. Così in *Pteronidea ribesii*, nella cui progenie derivante da uova non fecondate compaiono occasionalmente delle femmine, mentre qualche maschio compare in mezzo a una larga maggioranza di femmine nella progenie di specie sostanzialmente telitocche come *Nematus erichsoni* e *Pristiphora fulvipes*. In *Thrinax macula* coesisterebbero femmine arrenotocche, che però occasionalmente generano anche qualche femmina, e femmine telitocche. Negli imenotteri parassitici (un tempo detti terebranti) è possibile che la partenogenesi arrenotoca sia la regola, ma sono molto numerosi i casi di partenogenesi telitoca. Già la classica monografia sulla partenogenesi di Vandel (1931) ne citava esempi relativi ai calcidoidei, agli scelionidi, ai braconidi, agli icneumonidi, oltre che ai driinidi (*Gonatopus*, *Haplogonatopus*) fra gli imenotteri aculeati. La minuscola vespina americana *Trichogramma pretiosum* si riproduce per partenogenesi arrenotoca, ma una forma europea morfologicamente identica genera, per partenogenesi, individui di entrambi i sessi, o solo femmine. *T. evanescens* è arrenotoca, ma una specie molto vicina, *T. cacoeciae*, è invece telitoca. Fra gli icneumonidi, *Hemiteles aerator* (Europa) è arrenotoca, ma *H. tenellus* (America), praticamente identico al precedente, è invece telitoca. Il braconide *Lysiphlebus tritici* è anfitoco.

Presso gli imenotteri aculeati, la partenogenesi arrenotoca è una regola con pochissime eccezioni. Nelle formiche del genere *Lasius*, operaie non fecondate possono generare altre operaie.

I cinipidi cinipini che producono le note e vistose galle sulle querce hanno un ciclo biologico eterogonico, con alternanza fra una generazione partenogenetica che si svolge fra l'autunno e la primavera e una generazione anfigonica primaverile-estiva. Gli individui delle due generazioni sono molto diversi tra loro. L'ovopositore delle femmine, in particolare, è differente, così come diversa è la natura degli organi della pianta (germogli, foglie, radici) che vengono punti con l'ovopositore. Di frequente, diverso è anche l'aspetto delle galle prodotte dall'una e dall'altra generazione dello stesso cinipide. Particolarmente spinto è il dimorfismo generazionale in *Biorhiza aptera*. In questa specie, la generazione partenogenetica è formata da femmine attere, mentre quella anfigonica comprende maschi con ali di lunghezza normale e femmine con ali di lunghezza variabile.

Nei coleotteri curculionidi scolitini (insetti tipografi), la partenogenesi arrenotoca interessa un clade di circa 1400 specie, che comprendente tra gli altri i generi *Xyleborus*, *Coccotrypes* e *Ozopemon* (Jordal et al. 2000, 2002).

Presso gli aracnidi la partenogenesi arrenotoca è molto rara (ma ne è noto un caso tra gli scorpioni: *Tityus metuendus*), tranne che negli acari, dove la partenogenesi arrenotoca è presente in almeno sette linee evolutive distinte.

I maschi aploidi non necessitano evidentemente di una riduzione della ploidia delle cellule germinali per produrre i gameti. Nei maschi degli acari arrenotochi, degli omotteri aleurodidi, delle cocciniglie iceryini e del coleottero *Micromalthus*, la meiosi è sostituita da una singola divisione mitotica, per cui ogni spermatocita I produce due soli spermatozoi. Negli imenotteri le tappe della spermatogenesi sono varie, ma in genere sembrano riconducibili a una meiosi modificata, con una prima divisione che separa

una massa anucleata da un nucleo residuo, interessato poi dalla seconda divisione, che è assimilabile a una mitosi. Ma quest'ultima nell'ape è a sua volta asimmetrica e ne deriva un solo spermatozoo.

Dalla vera arrenotochia va distinta la **pseudoarrenotochia**, un sistema genetico di determinazione del sesso basato l'eliminazione o l'inattivazione dell'intero corredo cromosomico paterno in uova fecondate (*paternal genome loss, PGL*), che finiranno per svilupparsi in maschi (Paragrafo 6.1.3). Il fenomeno è noto nell'insetto tipografo (coleottero curculionide scolitino) *Hypothenemus hampei*, in diverse cocciniglie (molti diaspididi e lecanoidi), in tre generi di ditteri cecidomiidi e in due famiglie di acari, fra le quali i fitoseiidi. Una perdita parziale del genoma paterno durante la spermatogenesi è nota presso i ditteri sciaridi.

3.6.2.3 Partenogenesi geografica

Secondo la tradizionale descrizione del fenomeno, alcune specie, sia di piante che di animali, comprendono sia popolazioni anfigoniche che popolazioni partenogenetiche, quest'ultime spesso poliploidi. Se si adotta il concetto biologico di specie, dovremmo peraltro esprimerci in termini diversi. È logicamente impossibile, infatti, applicare questo concetto agli organismi a riproduzione uniparentale, per cui conviene forse dire che alcune specie anfigoniche sono accompagnate da popolazioni, da esse derivate, che praticano esclusivamente la partenogenesi telitoca. L'aspetto più rilevante del fenomeno è la distribuzione geografica ed ecologica delle popolazioni con diversa modalità riproduttiva, per cui si parla di **partenogenesi geografica** (Tabella 3.9). Le popolazioni partenogenetiche occupano di regola aree marginali soggette a condizioni ambientali difficili se non estreme e manifestano una particolare rapidità nel colonizzare nuove aree.

Tabella 3.9 Specie di artropodi con partenogenesi geografica e più di un livello di ploidia nelle popolazioni (dati da Lundmark e Saura 2006).

		Anfigoniche		Partenogenetiche	
		2n	2n	3n	4n
CROSTACEI					
Anostraci	<i>Artemia tunisiana</i> (anf.)/ <i>parthenogenetica</i> (part.)	x	x	x	x
Ostracodi	<i>Eucypris virens</i>	x	x	x	–
Isopodi	<i>Trichoniscus pusillus</i>	x	–	x	–
INSETTI					
Blattodei	<i>Phyllodromica subaptera</i>	x	x	–	–
Blattodei	<i>Pycnoscelus indicus</i> (anf.)/ <i>surinamensis</i> (part.)	x	x	x	–
Fasmatoidei	<i>Bacillus grandis</i> (anf.)/ <i>atticus</i> (part.)	x	x	x	–
Ortotteri	<i>Saga pedo</i>	x	–	–	x
Ortotteri	<i>Warramaba virgo</i>	x	x	–	–
Coleotteri	<i>Otiorhynchus scaber</i>	x	x	x	x
Coleotteri	<i>Otiorhynchus singularis</i>	x	–	x	–
Coleotteri	<i>Simo hirticornis</i>	x	–	x	x
Lepidotteri	<i>Solenobia fumosella</i> (anf.)/ <i>lichenella</i> (part.)	x	–	–	x
Lepidotteri	<i>Solenobia triquetrella</i>	x	x	–	x
DIPLOPODI					
Julidi	<i>Nemasoma varicorne</i>	x	x	–	–

Tipica è la presenza di popolazioni partenogenetiche, quasi tutte poliploidi, di coleotteri curculionidi dei generi *Peritelus*, *Polydrusus*, *Barynotus* e soprattutto *Otiorhynchus* (Figura 1.20) in località alpine, o delle regioni più settentrionali dell'Europa, che solo da poche migliaia d'anni, o anche meno, sono state liberate dalla coltre glaciale.

La maggiore capacità di colonizzazione dimostrata da queste popolazioni può essere in parte ricondotta al vantaggio a breve termine della riproduzione uniparentale (un singolo individuo può fondare una nuova popolazione), in parte tuttavia sembra sia da ricondurre alla loro poliploidia (Lundmark e Saura 2006).

Vi sono però casi in cui la rispettiva distribuzione geografica o ecologica delle popolazioni partenogenetiche e anfigoniche non segue il modello generale. Ad esempio, nel chilopode *Lamyctes emarginatus* i maschi sono noti solo da popolazioni insulari delle Canarie e delle Azzorre; la lucertola *Lepidophyma flavimaculatum* (xantusiidi) è partenogenetica proprio nelle aree meno disturbate di foresta tropicale umida; negli psocotteri *Reuterella helvimacula* e *Cerobasis guestfalicus* le popolazioni anfigoniche si trovano a latitudini maggiori rispetto a quelle partenogenetiche e *Drosophila mangabeirai*, l'unica *Drosophila* con partenogenesi obbligatoria, vive in regioni calde dell'America centromeridionale.

3.6.2.4 Partenogenesi accidentale

La partenogenesi si manifesta accidentalmente in molte specie normalmente anfigoniche, ad esempio in alcuni uccelli come il fringuello zebrato (*Taeniopygia guttata*) (Schut *et al.* 2008), il pollo (*Gallus domesticus*), il piccione (*Columba livia*) e soprattutto il tacchino (*Meleagris gallopavo*), dove il fenomeno può interessare anche un uovo su cinque. Il fenomeno è noto, inoltre, nel pitone delle rocce indiano (*Python molurus*), nel drago di Komodo (*Varanus komodoensis*, Figura 2.16), nel pesce martello *Sphyrna tiburo*, in alcune specie di *Drosophila* e in alcuni insetti stecco (*Menexenus semiarmatus*, *Clitumnus extradentatus*).

3.6.2.5 Pedogenesi

L'anticipo della riproduzione a uno stadio giovanile è detto **pedogenesi**. Nei casi più comuni, la pedogenesi si realizza attraverso la partenogenesi facoltativa larvale o pupale. Negli insetti, dove si è evoluto indipendentemente almeno sei volte, il fenomeno è particolarmente diffuso fra i ditteri cecidomiidi, dove può manifestarsi come **partenogenesi larvale** (*Miastor*, *Heteropeza*, *Mycophila*) oppure come **partenogenesi pupale** (*Tecomyia populi*, *Henria psalliotae*).

Come già menzionato nel Paragrafo 2.8, nel dittero cecidomiide *Heteropeza pygmaea* (un tempo noto come *Oligarces paradoxus*) si conoscono tre diverse modalità riproduttive: l'anfigonia, la partenogenesi – dove a riprodursi sono le femmine adulte – e la pedogenesi. Quest'ultima modalità riproduttiva ha come protagoniste *larve ginogene* che producono altre larve simili a loro, *larve androgene* che producono larve destinate a svilupparsi in maschi adulti, *larve anfigene* che producono sia larve uguali a loro, sia larve maschili, e infine *larve ginogene "super"* che producono larve destinate a svilupparsi in femmine adulte. La partenogenesi, da adulto o da larva, è di tipo ameiotico e l'assetto finale dei cromosomi sessuali che determina il sesso della prole (X0 maschio, XX femmina) dipende dal decorso della mitosi, con o senza la perdita di un cromosoma X, rispettivamente. Questa, a sua volta, è influenzata da un fattore prodotto nel cervello della madre e circolante nella sua emolinfa in risposta alle condizioni ambientali, in particolare al suo stato di nutrimento.

Riproduzione per pedogenesi è stata recentemente segnalata anche in un gruppo di minuscoli invertebrati marini, i loriciferi, dei quali solo nel 1983 è stata descritta la prima specie. In particolare, *Urnaloricus gadi* (Figura 3.47) è viviparo e pedogenetico; secondo la ricostruzione di Heiner e Kristensen (2008), l'animale allo stadio di pre-megalarva, che contiene un grande ovario con pochi ovociti, va in muta diventando una *megalarva cisti-*

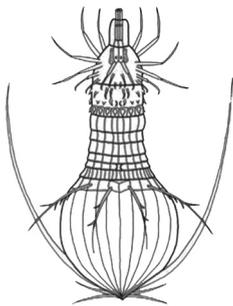


Figura 3.47 Una larva del loricifero *Urnaloricus gadi*, un piccolo animale marino che si riproduce per pedogenesi larvale.

gena nella quale si formano altri ovociti. Questa larva va a sua volta in muta, passando presumibilmente per uno stadio postlarvale e diventando infine *larva fantasma*. Quest'ultima è circondata dalla cuticola dei due stadi precedenti. Nella larva fantasma gli ovociti maturano finalmente in uova che non saranno fecondate, ma daranno vita a embrioni che si svilupperanno in larve, riassorbendo tutti i tessuti della larva fantasma.

3.6.2.6 Partenogenesi ciclica

In diversi cladi di metazoi, ai quali appartengono complessivamente almeno 15 000 specie, la partenogenesi telitoca si alterna in molte specie con l'anfigonia in un ciclo eterogonico (Paragrafo 2.3). I gruppi interessati sono i rotiferi monogononti, i digenei, i crostacei cladoceri (dafnie), gli imenotteri cinipidi (tribù ciniini e pediaspidini), alcuni ditteri cecidomiidi, molti omotteri adelgidi e afididi e i coleotteri del genere *Micromalthus*. In alcuni di questi gruppi, le femmine sono diploidi e i maschi sono aploidi.

3.6.2.7 Ibridi e partenogenesi

Negli ibridi interspecifici, nei quali la meiosi è generalmente difficile o impossibile, la selezione naturale premia i meccanismi citologici che favoriscono la produzione di uova diploidi capaci di svilupparsi comunque, dopo la fecondazione (che però porta alla triploidia, una condizione di per sé "scomoda") o, meglio, senza fecondazione, cioè per partenogenesi. Di origine ibrida sono forse tutti i vertebrati partenogenetici, ai quali si aggiungono molti esempi in gasteropodi, crostacei, coleotteri curculionidi, fasmatoidei e ortotteri. In molte forme partenogenetiche di origine ibrida lo sviluppo dell'uovo è condizionato alla sua attivazione da parte di uno spermatozoo prodotto da una specie diploide affine, il cui nucleo tuttavia non si unisce a quello dell'uovo (vedi ginogenesi, al Paragrafo 3.6.3).

Tra i rettili squamati si contano circa 30 specie partenogenetiche (Tabella 3.10).

LACERTIDI		
<i>Darevskia</i> spp.	<i>p/a</i>	Caucaso e aree vicine
<i>D. armeniaca</i>	<i>p</i>	Turchia meridionale, Armenia settentrionale, Azerbaijan
GECCONIDI		
<i>Heteronotia binoei</i>	<i>p/a</i>	Australia
<i>Lepidodactylus lugubris</i>	<i>p/a</i>	Isole dell'Oceano Indiano e dell'Oceano Pacifico
<i>Hemidactylus garnotii</i>	<i>p</i>	SE Asia, Indonesia; introdotto in Florida, a Portorico, alle Hawaii
<i>Nactus pelagicus</i>	<i>p/a</i>	Queensland, Nuova Guinea ecc.
TEIIDI		
<i>Aspidoscelis uniparens</i>	<i>p</i>	Dall'Arizona al Messico settentrionale
<i>Cnemidophorus</i> spp.	<i>p</i>	America
<i>Kentropyx borckiana</i>	<i>p</i>	Sudamerica
GIMNOFTALMIDI		
<i>Gymnophthalmus underwoodi</i>	<i>p</i>	Sudamerica
<i>Leposoma percarinatum</i>	<i>p</i>	Sudamerica
XANTUSIIDI		
<i>Lepidophyma flavimaculatum</i>	<i>p/a</i>	America Centrale
SCINCIDI		
<i>Menetia greyi</i>	<i>p/a</i>	Australia
TIFLOPIDI		
<i>Ramphotyphlops braminus</i>	<i>p</i>	Asia sudorientale

Tabella 3.10 Rettili squamati partenogenetici, tutti di origine ibrida (da Avise 2008, modificato e integrato). Alcune di queste specie (indicate con *p* nella seconda colonna), si riproducono esclusivamente per partenogenesi; nelle altre (indicate con *p/a*) sono note anche popolazioni anfigoniche.

Alcune fra queste comprendono sia popolazioni anfigoniche che popolazioni partenogenetiche diploidi o triploidi. La partenogenesi può alternarsi più o meno regolarmente all'anfigonia in un ciclo eterogonico (Avisé 2008).

Il genere di lucertole nordamericano *Cnemidophorus* comprende forme ibride stabilizzate, con diverso grado di ploidia. Alcune di queste derivano da ibridazione fra le specie diploidi *C. tigris* (T) e *C. inornatus* (I), delle quali conservano i genotipi, in un assetto che può essere diploide (*C. neomexicanus*, con genotipo TI) o triploide (*C. perplexus*, con genotipi TII). Sotto il nome di *C. tessellatus* va una serie di biotipi ibridi, due dei quali, con corredo cromosomico $3n+1$, sono forse triibridi ai quali hanno contribuito *C. tigris*, *C. septemvittatus* e *C. sexlineatus*, mentre altri, diploidi, sembrano condividere solo materiale genetico di *C. tigris* e *C. septemvittatus*.

3.6.2.8 Partenogenesi di origine infettiva

È nota l'induzione della partenogenesi da parte di batteri endosimbionti, molti dei quali riferibili al genere *Wolbachia* (proteobatteri; Figura 3.48), con esempi negli imenotteri (una cinquantina di specie, appartenenti a diverse famiglie: pteromalidi, afelinidi, platigastridi, encirtidi, scelionidi, tricogrammatidi, eucoilidi, figitidi, cinipidi), nei tisanotteri (*Franklinothrips vespiformis*, *Heliothrips haemorrhoidalis*, *Hercinothrips femoralis*) e negli acari (il tenuipalpe *Brevipalpus phoenicis* e alcuni tetranychidi del genere *Bryobia*). Tutti questi casi riguardano animali con un sistema aplo-diploide di determinazione del sesso (Paragrafo 6.1.3), nei quali dalle uova non fecondate ci si aspetterebbe lo sviluppo di maschi, mentre qui danno origine a femmine (Normark 2003). Un analogo effetto sembra essere prodotto in alcuni imenotteri appartenenti a diverse famiglie (tentredinidi, afelinidi, signiforidi, encirtidi, tricogrammatidi, eulofidi, cinipidi) da parassiti microbici diversi da *Wolbachia*.

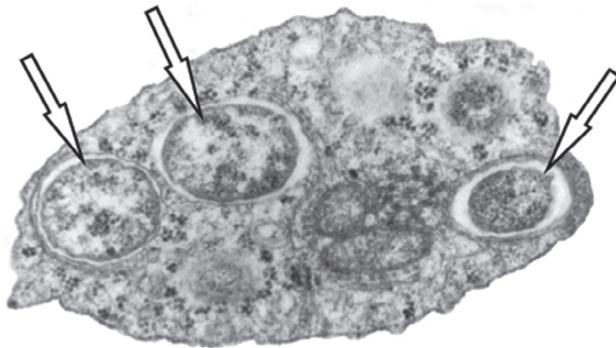


Figura 3.48 Cellule del batterio *Wolbachia* (indicate dalle frecce) all'interno di una cellula di insetto.

3.6.2.9 Partenogenesi nelle piante

La terminologia relativa alla partenogenesi nelle piante, in particolare nelle spermatofite, è molto diversa da quella comunemente in uso per gli altri eucarioti: in quanto modalità di riproduzione uniparentale derivante dalla riproduzione anfigonica, la partenogenesi nelle piante riflette le specificità della riproduzione sessuale in questo gruppo (vedi Capitolo 2).

Nelle felci sono molto diffuse forme di partenogenesi confrontabili con la diplosporia (vedi sotto) delle piante a fiore. Vengono distinti due meccanismi, ai quali secondo Mogie (1992) spetta, rispettivamente, il nome di **agamosporia tipo Döpp-Manton** e **agamosporia tipo Brathwaite**: nel primo caso vengono prodotte spore diploidi a seguito di una endomitosi premeiotica, nel secondo caso la prima divisione meiotica è seguita dalla fusione dei prodotti della stessa, il che produce una transitoria condizione tetraploide che si riduce a diploide alla seconda divisione meiotica.

Nelle gimnosperme i fenomeni di partenogenesi sono puramente accidentali e nessuna specie adotta abitualmente questa modalità riproduttiva.

Nelle angiosperme (Tabella 3.11) la partenogenesi è comunemente definita come la “riproduzione asessuale attraverso seme” ed è detta **apomissi** (o **agamospermia**, o **apogamia**), mentre, nella terminologia adottata qui, l’apomissi è solo uno dei due principali meccanismi della partenogenesi, ovvero la partenogenesi ameiotica, che si contrappone all’automissi, o partenogenesi meiotica. Secondo alcuni autori, il termine apomissi comprenderebbe tutti i modi di riproduzione vegetativa nelle piante, e sarebbe così una caratteristica comune alla maggior parte delle piante perenni. Tuttavia, in considerazione del fatto che la riproduzione vegetativa non passa necessariamente attraverso uno stadio unicellulare (i propaguli, infatti, possono essere pluricellulari), che la discendenza prodotta per propagazione vegetativa si stabilisce generalmente nelle vicinanze della pianta madre (mentre i semi permettono in genere una maggiore dispersione) e che i semi possono entrare in una fase di dormienza, resistendo così a stagioni o condizioni avverse, questo uso è fortemente sconsigliato da altri autori (per esempio, van Dijk 2009).

Nel classificare la partenogenesi nelle angiosperme, i cui dettagli citogenetici, come per altri eucarioti, sono molto diversificati, i botanici distinguono principalmente tra *apomissi gametofitica* e *apomissi sporofitica* (Figura 3.49) (Van Dijk 2009).

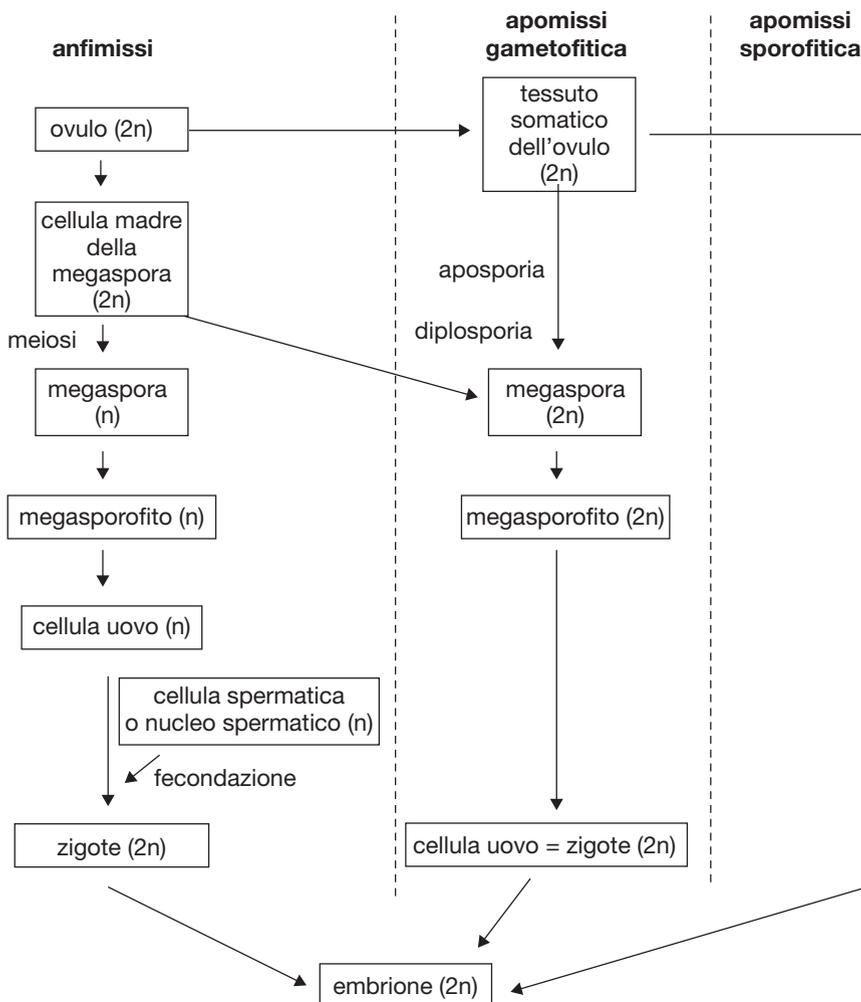


Figura 3.49 Schema illustrativo delle principali modalità di partenogenesi nelle piante.

Nell'**apomissi gametofitica** (o **agamogenesi**), la fase del gametofito femminile è conservata, ma la megaspora che darà origine al megagametofito è diploide. Questo può avvenire per *diplosporia* o per *aposporia*.

	Apomissi gametofitica: diplosporia	Apomissi gametofitica: aposporia	Apomissi sporofitica
Adoxacee		1	
Alliacee	1		
Amarantacee	1		
Amarillidacee	2		1
Aracee		1	
Asteracee	15	27	1
Balanoforacee	1		
Betulacee	1		
Boraginacee		2	1
Brassicacee	1.	1	
Burmanniacee	1		
Cactacee			1
Casuarinacee	1		
Chenopodiacee	1	1	
Cirillacee		1	
Cucurbitacee	3	2	1
Globulariacee		1	
Iacintacee		1	
Ipericacee		1	
Limoniacee	1		
Malpighiacee		1	
Melastomataceae			1
Mirtacee		1	
Ninfeacee	1		
Ocnacee		1	
Onagracee			1
Orchidacee		2	4
Poacee	9	31	1
Poligonacee		1	
Ramnacee	1		
Rosacee	5	12	1
Rutacee		4	
Saururacee	1		
Solanacee			1
Taccacee		1	
Timelaeacee	1		1
Trilliacee			1
Urticacee	3	1	1

Tabella 3.11 Numero di generi di piante a fiore nei quali sono note forme di apomissi (dati da de Meeûs *et al.* 2007)

Nella **diplosporia** la meiosi può essere sostituita da una divisione non riduzionale, equivalente a una mitosi (**diplosporia mitotica**, per esempio *Hieracium*; Figura 3.50), oppure essere mantenuta in associazione a un meccanismo come la fusione dei prodotti della prima divisione meiotica (per esempio *Taraxacum*) che porti comunque a un uovo non ridotto (**diplosporia meiotica**), oppure una meiosi completa preceduta da una endomitosi (replicazione dei cromosomi non seguita da divisione del nucleo) della cellula madre della megaspora (per esempio *Allium*). In tutti i casi, nella diplosporia l'embrione si sviluppa da una cellula uovo non ridotta ($2n$). Attraverso i meccanismi citogenetici più comuni con cui può essere attuata, la diplosporia genera discendenza geneticamente identica alla pianta madre. Nel caso dell'**aposporia**, entro l'ovulo, in aggiunta al megagametofito normalmente aploide si sviluppa un secondo megagametofito non ridotto ($2n$), a partire da una cellula somatica dello sporofito ($2n$). Entro il singolo ovulo ha inizio una competizione tra i due gametofiti, a conclusione della quale il gametofito *asporogeno* (non derivato da una spora) produrrà una cellula uovo diploide che si svilupperà, senza essere fecondata, in un embrione geneticamente identico alla pianta madre.

Nell'altro tipo principale di apomissi nelle piante, l'**apomissi** sporofitica (detta anche **embrionia avventizia**), embrioni di origine somatica si formano da cellule diploidi dell'ovulo di origine sporofitica che circondano il megagametofito (per esempio, molte orchidee e *Citrus*; Figura 3.51). Queste cellule, diversamente dal caso dell'aposporia, non danno tuttavia origine a una generazione gametofitica, che di fatto viene soppressa, trasformando il ciclo vitale con alternanza di generazioni in un ciclo monogenerazionale (vedi Capitolo 2). Questo tipo di apomissi è anche detto *embrionia nucellare*, dal nome dei tessuti (nucellari) da cui originano gli embrioni, o anche *embrionia avventizia*, poiché gli embrioni somatici sono prodotti in aggiunta (e non in alternativa) all'embrione di origine gametofitica.

Nella maggior parte delle angiosperme apomittiche, l'endosperma si sviluppa solo dopo la fecondazione della cellula centrale ($2n$), in un processo chiamato *pseudogamia* o *apomissi pseudogamica*, che è una modificazione della doppia fecondazione e per molti versi richiama la ginogenesi negli animali (Paragrafo 5.2.3.4). Il mancato sviluppo dell'endosperma porta all'aborto del seme. Tuttavia, alcune specie apomittiche (tra le asteracee) hanno sviluppato una forma di apomissi indipendente dal polline, con sviluppo dell'endosperma senza fecondazione della cellula centrale. Le piante apomittiche mantengono quindi in generale la funzione maschile, potendo così funzionare da donatori di polline in incroci con linee anfigoniche o partenogenetiche non obbligate.

Si hanno casi di diplosporia e di aposporia anche nello stesso genere, o nella stessa specie, e perfino nello stesso ovulo.

L'apomissi a volte è facoltativa e controllata da fattori ambientali. Per esempio nell'asteracea *Hieracium flagellare* nello stesso capolino possono esservi sia fiori anfigonici che fiori agamospermi.

Sono noti alcuni casi in cui una specie anfigonica si è originata per incrocio fra due linee apomittiche: un caso riguarda forme del genere *Hieracium* (asteracee) introdotte in Nuova Zelanda (Chapman *et al.* 2003), un altro caso, realizzato in condizioni sperimentali, riguarda *Ranunculus auricomus* (ranunculacee) (Nogler 1984).

3.6.3 Ginogenesi

Nella **ginogenesi** l'uovo non viene fecondato, ma deve essere attivato da uno spermatozoo, sebbene questo non contribuisca geneticamente alla formazione del nuovo individuo che si svilupperà dall'uovo (Figura 3.30d). Insieme all'androgenesi (Paragrafo 3.6.4), la ginogenesi è una forma di *pseudogamia* (Paragrafo 5.2.3.4). Le



Figura 3.50 L'apomissi gametofitica per diplosporia mitotica si osserva nell'asteracea *Hieracium* (qui, *H. pilosella*).



Figura 3.51 L'apomissi sporofitica è descritta per le rutacee del genere *Citrus* (qui, *C. sinensis*, arancio).





Figura 3.52 La riproduzione per ginogenesi è nota per diverse specie di planarie del genere *Dugesia*.

specie ginogenetiche gonocoriche sono composte esclusivamente da femmine, così lo stimolo dovrà necessariamente provenire da spermatozoi prodotti da maschi di specie affini.

La ginogenesi è nota, ad esempio, in diverse planarie d'acqua dolce (Figura 3.52), tra le quali *Dugesia benazzii*. In questo verme piatto a vita libera si riconoscono tre biotipi principali. Uno di essi è diploide, con riproduzione sessuale anfigonica e gametogenesi normale. Il secondo è triploide e qui l'ovogenesi prevede un raddoppio premeiotico del numero cromosomico; gli spermatozoi sono diploidi, per eliminazione di uno dei tre corredi aploidi; gli spermatozoi sono normali, aploidi, ma si ha pseudogamia e non fecondazione. Il terzo biotipo è tetraploide, pseudogamico; in esso l'ovogenesi prevede una sola divisione maturativa, di tipo mitotico; la spermatogenesi prevede una meiosi, ma il numero di cromosomi presenti negli spermatozoi è variabile. La pseudogamia ricorre anche in altre planarie, come *Polycelis nigra* e alcuni biotipi di *Dugesia lugubris* e *D. polychroa*. Alcuni ceppi poliploidi di *Dugesia* e di *Polycelis* si riproducono (sempre o spesso) per via asessuata. La perdita dell'anfigonia è a volte incompleta. Ad esempio, si ha ginogenesi non esclusiva nella planaria *Schmidtea mediterranea*, che è ermafrodita simultanea.

Il lombrico *Aporrectodea trapezoides* (in passato conosciuto come *Allolobophora caliginosa trapezoides*) è presente in Italia con una razza tetraploide, probabilmente pseudogamica.

Ginogenesi diploide è nota nel lepidottero geometride *Alsophila pomataria*.

Nel coleottero *Ptinus mobilis*, triploide, l'oocita I subisce un raddoppio premeiotico dei cromosomi per endomitosi; segue una divisione maturativa che si arresta in metafase fino alla penetrazione di uno spermatozoo derivante da un accoppiamento con l'affine *P. clavipes*, diploide; si attiva così il completamento della divisione maturativa, che non è seguita da fecondazione.

Nel pesce rosso (*Carassius auratus*), normalmente anfigonico, vi sono alcune popolazioni ginogenetiche, nelle quali le uova vengono attivate da spermatozoi di altri ciprinidi; ginogenetiche sono anche alcune forme nordamericane del genere *Phoxinus*, affini alla sanguinerola delle nostre acque (Devlin e Nagahama 2002).

Nel genere di pesci ciprinodontidi *Poeciliopsis* si conoscono sei forme metasessuali derivate da incroci fra *P. monacha* e altre quattro forme anfigoniche. Di questi sei ibridi, tre sono forme ginogenetiche triploidi, gli altri tre sono forme ibridogenetiche diploidi (Paragrafo 3.6.5): in tutti i casi, le forme metasessuali richiedono l'inseminazione da parte di una forma affine anfigonica.

Un altro ciprinodontide, *Poecilia formosa*, è il risultato di un'ibridazione naturale fra *P. mexicana* e *P. latipinna*. La sua progenie, tutta femminile, si sviluppa da uova diploidi frutto di un'ovogenesi in cui la prima divisione meiotica è soppressa. Le uova vengono attivate da spermatozoi prodotti da maschi di specie anfigoniche di *Poecilia* con le quali *P. formosa* convive (Devlin e Nagahama 2002).

Le salamandre del genere *Ambystoma* sono un esempio classico di ginogenesi e si ritiene che si riproducano così da più di un milione di anni. È probabile, però, che in questi animali la fecondazione di un uovo, capace di introdurre nuovi alleli nel loro pool genico, sia un evento raro ma non impossibile (vedi *paternal leakage* al Paragrafo 5.2.3.4).

3.6.4 Androgenesi

L'**androgenesi** è una forma di pseudogamia in cui la penetrazione nell'uovo dello spermatozoo non è seguita da cariogamia, perché i cromosomi dell'oocita sono assenti o vengono inattivati, per cui la cellula dalla quale prende origine il nuovo individuo

contiene solo cromosomi paterni (Figura 3.30e). A seconda del meccanismo citogenetico con cui si realizza e del meccanismo di determinazione del sesso, le specie o le linee androgenetiche possono essere bisessuali o composte di soli maschi (Paragrafo 5.2.3.7; Schwander e Oldroyd 2016).

L'androgenesi si è evoluta più volte nei bivalvi d'acqua dolce del genere *Corbicula* (Figura 3.53; Hedtke *et al.* 2008). Negli incroci fra specie strettamente affini di questi molluschi la ricombinazione del genoma nucleare è rara, ma è frequente la cattura di genomi mitocondriali (nei bivalvi non sono rari i casi di doppia eredità, maschile e femminile, dei mitocondri; vedi Paragrafo 5.2.3.1). Casi di androgenesi di origine spontanea sono stati segnalati in ceppi di laboratorio di *Drosophila melanogaster* (Komma e Endow 1995), in ceppi ibridi di alcune piante (Chen e Henen 1999) e nei complessi di forme ibride degli insetti stecco del genere *Bacillus* (Mantovani e Scali 1992). Riproduzione per esclusiva androgenesi è stata segnalata in alcuni eucarioti appartenenti a linee evolutive molto lontane tra loro: nel cipresso del Sahara (*Cupressus dupreziana*) (Pichot *et al.* 2001), in quattro specie di *Corbicula* e, tra i pesci, in alcuni salmonidi e ciprinidi (Devlin e Nagahama 2002).

Un caso notevole è quello della piccola formica di fuoco *Wasmannia auropunctata*, dove per androgenesi si generano i maschi aploidi, mentre le regine generano altre regine per partenogenesi. La normale riproduzione anfignonica riunisce i genomi di maschi e femmine solo nelle operaie, che però sono sterili. Si crea così una situazione singolare per una specie a riproduzione sessuale, dove maschi e femmine si riproducono senza scambiare materiale genetico, come fossero due specie distinte. Riconoscendole come tali, si realizzerebbe il caso unico di una specie composta esclusivamente di maschi (Queller 2005).

3.6.5 Ibridogenesi

L'**ibridogenesi** è un meccanismo riproduttivo a metà tra riproduzione anfignonica e riproduzione uniparentale (Figura 3.30f). Nella sua forma più semplice, l'uovo di una femmina ibridogenetica viene fecondato e il patrimonio genetico paterno viene espresso nella prole (F_1); tuttavia, solo il genoma materno è trasmesso alla generazione successiva (F_2). I gameti femminili sono quindi dei cloni parziali (*emicloni*) del genoma materno, da cui l'attributo *emiclonale* per questa forma di riproduzione (Paragrafo 5.2.3.5).

L'ibridogenesi è nota in alcuni pesci del genere *Poeciliopsis*, nelle rane verdi del genere *Pelophylax* e negli insetti stecco del complesso *Bacillus rossius-grandii*.

Uno dei sistemi ibridogenetici meglio indagati è quello delle rane verdi europee, oggi ascritte al genere *Pelophylax* (Figura 3.54). Il quadro complessivo è molto articolato e coinvolge diverse specie, per cui ci limitiamo qui a presentare la condizione più frequente nel sistema tradizionalmente descritto come un complesso di tre specie, *P. lessonae*, *P. ridibundus* e *P. esculentus*. Quest'ultimo è in realtà un ibrido fra le altre due specie ed è il prototipo della riproduzione per ibridogenesi. Se indichiamo con L/L e R/R, rispettivamente, il genoma diploide di *P. lessonae* e di *P. ridibundus*, il genoma di un ibrido F_1 fra le due specie sarà L/R. In realtà, questa stessa formula vale anche per le generazioni successive, a causa della forma di trasmissione del genoma da parte dell'ibrido. Questo,



Figura 3.53 La riproduzione per androgenesi si osserva in diverse linee filetiche indipendenti tra i bivalvi del genere *Corbicula*.



Figura 3.54 *Pelophylax lessonae* è una specie ibrida, appartenente a un complesso ibridogenetico di rane verdi.

infatti, ha una meiosi particolare che comporta l'eliminazione del genoma L, per cui le femmine ibridogenetiche di *P. esculentus* possono produrre solo uova con genoma R. La continuità dell'ibrido attraverso le generazioni è pertanto dipendente dalla disponibilità di partner che possano fornire un genoma L, vale a dire individui maschi della specie parentale *P. lessonae*. Di conseguenza, *P. esculentus* può sopravvivere solo in condizioni di sintopia (coesistenza locale) con *P. lessonae*. Sebbene più rare, vi sono anche popolazioni ibride che trasmettono solo il genoma L e quindi possono riprodursi solo con l'apporto di un genoma R prodotto da maschi di *P. ridibundus*.

Simile è il meccanismo riproduttivo dell'ibrido diploide *Poeciliopsis monacha-lucida*, piccolo pesce ciprinodontide frutto dell'ibridazione fra femmine di *P. monacha* e maschi di *P. lucida*, che è rappresentato solo da femmine e si riproduce accoppiandosi con i maschi di *P. lucida* o di altre specie affini. Altri ibridi delle due specie sono invece ginogenetici (Paragrafo 3.6.3).

4

Investimento parentale nella riproduzione sessuale

- 4.1 Un primo sguardo ai costi dell'investimento parentale
- 4.2 Fecondità
- 4.3 Distribuzione temporale dello sforzo riproduttivo
- 4.4 Investimento nello sviluppo dell'uovo e dell'embrione negli animali
- 4.5 Cure parentali negli animali
- 4.6 Investimento nello sviluppo del gametofito e dello sporofito nelle piante

La riproduzione non è l'unica attività che impegna un organismo nel corso della sua vita. Tempo ed energie vanno destinate anche alla crescita, alla difesa da predatori e parassiti e ad altre attività o funzioni. Lo studio di quante e quali risorse energetiche destinare alla riproduzione, quanto tempo dedicare a essa e come distribuirlo nell'arco della vita e quali rischi eventualmente affrontare costituisce un capitolo della biologia estremamente variegato, generalmente disperso in specifici capitoli di discipline differenti, dalla gametogenesi nella biologia dello sviluppo alle cure parentali nella biologia del comportamento.

Superando queste divisioni, tenteremo qui di tracciare una sorta di bilancio della riproduzione sessuale, prendendo in considerazione i diversi costi (energetici, metabolici, rischio per la sopravvivenza) che un animale o una pianta affrontano in rapporto alla riproduzione: il cosiddetto investimento parentale. In particolare vedremo le diverse strategie che un genitore può mettere in atto per contribuire al successo della prole, da quelle implicate nella produzione delle cellule germinali (gameti o spore), a quelle messe in atto prima, durante o dopo il momento della liberazione all'esterno dei prodotti della riproduzione (uova, embrioni, larve, giovani).

Ci concentreremo esclusivamente sulla riproduzione sessuale nella forma più canonica, ovvero quella biparentale, sebbene l'investimento parentale si estenda anche alle diverse modalità di riproduzione asessuale e riproduzione sessuale uniparentale (per esempio, la partenogenesi). Un'analisi comparata dell'*investimento parentale sessuale e asessuale* è particolarmente interessante nel caso di quegli organismi che in determinati momenti della loro vita possono optare per l'una o per l'altra modalità riproduttiva (questo vale per molte piante e per molti invertebrati marini). Tuttavia, fatta eccezione per gli studi modellistici sui possibili *trade-off* (o compromessi) tra i due tipi di investimento (Roff 2002), questo genere di studi affronta aspetti molto specifici della biologia riproduttiva e della *life history* del gruppo trattato e per questo si è preferito rinviare il lettore all'esame della letteratura specialistica sull'argomento (per esempio, Flatt e Heyland 2011).

Come anticipato, gli argomenti di questo capitolo sconfinano largamente negli ambiti di altre discipline: biologia dello sviluppo, fisiologia, ecologia, etologia e, nella biologia evuzionistica, selezione sessuale ed evoluzione di caratteri di *life history*. Ci limiteremo pertanto a svilupparli per grandi linee, accompagnandoli con qualche esempio significativo. Per gli opportuni approfondimenti, rinviamo a opere specialistiche sulle discipline sopra menzionate e sulla biologia dei diversi gruppi tassonomici che incontreremo.

4.1 Un primo sguardo ai costi dell'investimento parentale

Riprodursi è costoso. Le “voci di uscita del bilancio” sono di natura diversa e non sono tutte facili da quantificare. Questi costi variano enormemente da gruppo a gruppo, in dipendenza dal ciclo vitale e dalle modalità riproduttive adottate.

4.1.1 Costi della riproduzione negli animali

Negli animali c'è innanzitutto il costo della produzione dei gameti, soprattutto di quelli femminili che, pur essendo meno numerosi (spesso, per diversi ordini di grandezza) rispetto a quelli maschili prodotti dalla stessa specie, rappresentano tuttavia, di norma, una massa ben più cospicua, per la quantità di materiale vitellino che viene in essi accumulata (Paragrafo 3.4.1.3). Quando le risorse vitelline fornite a ogni uovo sono molto ridotte o addirittura assenti, l'uovo può essere però minuscolo, dell'ordine del decimo di millimetro di diametro, come in molti invertebrati marini o in parassiti come *Fasciola hepatica* (vermi piatti digenei). Singolarmente minuscole sono spesso le uova degli insetti parassitoidi (Figura 4.1), che vengono di regola deposte in un uovo o una larva di un altro insetto; le più piccole finora misurate sono forse quelle del dittero tachinide *Clemelis pullata* (nota precedentemente come *Zenillia pullata*), che misurano appena 0,027 x 0,020 mm. Non è il caso, comunque, di sottovalutare il costo rappresentato in alcuni animali dalla produzione degli spermatozoi: nel minuscolo nematode *Caenorhabditis elegans*, nel quale esistono sia individui di sesso maschile che individui ermafroditi, l'attività riproduttiva riduce sensibilmente la durata della vita dei maschi, ma non quella degli ermafroditi; in questo caso, sembra che il fattore limitante che

incide sulla durata della vita sia proprio l'attività spermatogonica (van Voorhies 1992). Molto costosa può essere poi la produzione di masse di spermatozoi o di spermatofore (Paragrafo 3.4.1.3) che la femmina utilizza a scopo trofico, come diremo tra poco.

Tornando ai costi della riproduzione a carico della madre, la fornitura di nutrimento alla prole si prolunga spesso ben oltre la fase di produzione di uova mature, traducendosi nelle diverse forme di matrotrofia di cui diremo nel Paragrafo 4.4.4, ciascuna delle quali ha i suoi costi, spesso molto elevati.

A questi costi diretti, legati alla produzione dei gameti e alla fornitura di nutrimento all'embrione o al giovane, vanno aggiunti i costi indiretti, soprattutto quelli – molto diffusi ma non universali – legati ai comportamenti di ricerca del partner e alla realizzazione di nidi, allo scavo di tane, alla formazione di involucri, astucci o altri dispositivi utili alla protezione delle uova. Un costo speciale è stato identificato in un piccolo uccello, il diamante mandarino (*Taeniopygia guttata*), nel quale il sistema immunitario dei genitori è risultato essere tanto più indebolito quanti più nidiacei essi dovevano nutrire. Un altro costo è dovuto alla mancata assunzione di cibo che a volte grava, anche per periodi prolungati, sul genitore che si fa carico dell'incubazione delle uova. A questo proposito, esemplare è il caso del maschio del pinguino imperatore (*Aptenodytes forsteri*), che resta digiuno per tutta la durata della cova (62-67 giorni) nelle condizioni ambientali estreme dell'inverno australe ai margini del conti-



Figura 4.1 Le uova di alcune specie di imenotteri icneumonidi del genere *Rhorus*, parassitoidi di larve e uova di altri imenotteri, sono lunghe meno di 0,15 mm.

nente antartico; notevole però è anche il caso dei chilopodi scolopendromorfi e geofilomorfi (Figura 4.2), dove la madre rimane avvolta attorno alle sue uova, egualmente a digiuno, per diverse settimane, fino alla loro schiusa.

I costi affrontati dal maschio sono in genere molto più modesti di quelli che rimangono a carico della femmina, ma il caso del pinguino imperatore non è unico. La produzione di spermatozoi può essere un capitolo di spesa non trascurabile nel caso di sistemi di accoppiamento promiscuo (Paragrafo 3.5.5), così che la strategia di ripartizione dei gameti tra diversi e frequenti episodi di inseminazione (*sperm allocation*) può costituire un aspetto importante della strategia riproduttiva, come avviene in alcuni pesci (Birkhead *et al.* 2008). Inoltre, la produzione dei gameti maschili si accompagna di norma a quella di un **liquido seminale**, un fluido che aiuta o consente agli spermatozoi di raggiungere le cellule uovo, ma che può avere anche altre funzioni, per esempio di nutrimento per la femmina, o di difesa degli spermatozoi che contiene rispetto agli spermatozoi di altri maschi competitori. La produzione di gameti e di liquido seminale, che insieme costituiscono lo **sperma**, può quindi caricarsi di funzioni e, così, di costi aggiuntivi.

Alcuni insetti, come si è detto, producono una grande quantità di spermatozoi che in larga misura finiscono per apportare nutrimento alla femmina, dopo essere stati riassorbiti all'interno di strutture specializzate, come l'*organo di Berlese* della cimice dei letti (*Cimex lectularius*; eterotteri cimicidi).

In molti ortotteri, un fondamentale apporto nutrizionale è fornito alla femmina dalle spermatofore trofiche messe a loro disposizione dai maschi: quella del grillo Mormone (*Anabrus simplex*; tettigoniidi) è enorme, arrivando a pesare un quarto dell'intero peso del maschio. Altri apporti nutritivi, meno costosi, sono costituiti dai doni nuziali, molto comuni tra gli uccelli, ma ricorrenti anche tra gli insetti, come le prede avvolte in un involucre di seta offerte alle compagne dai maschi di molti ditteri empididi. Tragicamente costosa, al contrario, è la perdita della vita del maschio, quando questo diventa preda della femmina nel corso dell'accoppiamento, come accade a volte tra le mantidi e i ragni.

4.1.2 Costi della riproduzione nelle piante a seme

Per lo sporofito delle spermatofite, la generazione dominante nel loro ciclo aplodiplonte (dei costi a carico del gametofito diremo nel Paragrafo 4.6.2), dobbiamo prendere in considerazione sia i costi legati all'impollinazione, sia quelli connessi con la produzione dei semi e dei frutti, disseminazione compresa.

Per le piante che si affidano all'impollinazione anemofila, la cui efficienza è bassa, il costo maggiore è rappresentato dalla produzione di grandi quantità di polline, di cui solo una minima frazione potrà raggiungere un fiore femminile della stessa specie; per le piante a impollinazione entomofila oppure ornitofila sono invece da mettere in conto la produzione di strutture vessillari (corolle grandi e colorate, oppure brattee involucriali vistose come la spatula delle infiorescenze delle aracee, ad esempio la calla, Figura 4.3), di nettare, di profumi, oltre che di una certa quantità aggiuntiva di polline "a perdere" che viene abitualmente consumato da molti pronubi.

A proposito del seme ritorneremo più avanti (Paragrafo 4.6.3); sul conto della disseminazione metteremo le strutture specializzate del frutto, in particolare l'abbondante polpa carnosa di drupe e bacche e le strutture che facilitano la dispersione nell'aria, come l'ala delle samare (i frutti secchi degli aceri) o l'ombrellino di peli dei soffioni e dei cardi.



Figura 4.2 Una femmina del chilopode geofilomorfo *Strigamia maritima* avvolta attorno alle sue uova.



Figura 4.3 L'infiorescenza della *Calla palustris*, con la vistosa spatula bianca che contribuisce ad attrarre gli insetti pronubi e a trattenerli a lungo a contatto con i minuscoli fiori che rivestono il lungo spadice.

4.2 Fecondità

Il termine “fecondità” ha due accezioni principali, una qualitativa, l’altra quantitativa. La prima si riferisce semplicemente alla capacità di riprodursi di un individuo, o di una sua parte. Per molti organismi, compresa la nostra specie, questa capacità è anche detta *fertilità*.

Nella seconda accezione, quella che discuteremo qui, la **fecondità** è invece una misura dell’abbondanza della discendenza, e può essere applicata agli individui ma anche alle specie oppure a taxa di rango superiore. La fecondità può essere riferita a un singolo episodio riproduttivo, o a una singola stagione riproduttiva, oppure all’intera vita di un individuo (*lifetime fecundity*).

La distinzione tra la fecondità riferita alla singola stagione riproduttiva e quella riferita all’intera vita dell’organismo è chiara per molti animali e molte piante, dove più stagioni riproduttive distinte si succedono nella vita dell’individuo. In altri casi, invece, una fase riproduttiva può prolungarsi per tempi lunghissimi, con una produzione ininterrotta di figli, per cui una tale distinzione perde di significato. Esempio, in proposito, è il pesce serranide *Diplectrum formosum*, ermafrodita simultaneo, che emette gameti ogni due giorni, per un periodo di vita adulta che può arrivare a otto anni (Buble e Pashuk 2010).

4.2.1 Misure di fecondità

Sebbene la nozione di fecondità si applichi senza difficoltà a una grande parte dei viventi, il modo effettivo di misurarla non è universale. Questo dipende dalle modalità riproduttive dell’organismo di interesse, dal suo ciclo vitale e dagli aspetti della sua biologia (fisiologia, ecologia, evoluzione) che si intende indagare.

Nella riproduzione asessuale, la fecondità viene generalmente misurata come numero di propaguli (unicellulari o pluricellulari, Paragrafo 3.1.2) prodotti a seguito di un evento riproduttivo, di una fase riproduttiva, o entro un determinato intervallo temporale.

Nei metazoi anfigonici, l’abituale sproporzione numerica a favore dei gameti maschili consiglia di misurare la fecondità a partire dal numero di quelli femminili. Nel caso di un uccellino australiano, lo scricciolo azzurro splendente (*Malurus splendens*; passeriformi maluridi), la femmina depone sei uova per volta, mentre il maschio ha sempre a sua disposizione otto miliardi di spermatozoi potenzialmente atti a fecondare altrettante uova; nel salmone argentato (*Oncorhynchus kisutch*), il corrispondente confronto contrappone 3500 uova a cento miliardi di spermatozoi.

Sempre negli animali, le stime di fecondità sono riferite a volte al numero di uova prodotte (Tabella 4.1), in taluni casi a prescindere dal fatto che queste vengano fecondate, una scelta accettabile nei casi in cui è effettivamente possibile che una frazione molto elevata delle uova prodotte da un individuo possa essere fecondata. Diverso è il caso di animali in cui il numero massimo di figli generati da una femmina è largamente inferiore al numero totale di uova da essa prodotte, come nei mammiferi, per i quali appare ragionevole misurare la fecondità in base al numero di figli partoriti (Tabella 4.2).

Nel caso delle piante a seme, il più ovvio indicatore di fecondità è il numero di semi prodotti (Tabella 4.3), mentre per le piante terrestri con gametofito non dipendente dallo sporofito (briofite e pteridofite), la fecondità è espressa come numero di spore prodotte.

CHELONI	
<i>Chelydra serpentina</i>	49
<i>Chrysemys picta</i>	10,3
<i>Terrapene carolina</i>	4,2
<i>Trionyx spiniferus</i>	17,1
SAURI	
<i>Uta stansburiana</i>	3,5
<i>Cnemidophorus sexlineatus</i>	3,3
<i>Eumeces fasciatus</i>	8,7
<i>Sceloporus occidentalis</i>	10,3
SERPENTI	
<i>Agkistrodon piscivorus</i>	7,7
<i>Crotalus horridus</i>	12,6
<i>Heterodon platyrhinos</i>	25,1
<i>Lampropeltis getulus</i>	10,6
<i>Nerodia taxispilota</i>	33,9
<i>Sistrurus carinatus</i>	8,2
<i>Thamnophis sirtalis</i>	20,8

Tabella 4.1 Numero medio di uova deposte da alcuni rettili nordamericani (valori medi riferiti alle popolazioni con fecondità più alta (dati da Fitch 1985).

Riccio europeo occidentale (<i>Erinaceus europaeus</i>)	4-6
Talpa (<i>Talpa europaea</i>)	1-7
Chiroteri, specie diverse	1(2)
Armadillo dalle nove fasce (<i>Dasypus novemcinctus</i>)	4-5
Lepre europea (<i>Lepus europaeus</i>)	1-4
Topolino delle case (<i>Mus musculus</i>)	4-7
Castoro americano (<i>Castor canadensis</i>)	1-6
Macaco giapponese (<i>Macaca fuscata</i>)	1
Scimpanzé (<i>Pan troglodytes</i>)	1
Cetacei, tutte le specie	1
Bighorn (<i>Ovis canadensis</i>)	1
Giraffa (<i>Girafa camelopardalis</i>)	1-2
Alce (<i>Alces alces</i>)	2
Cinghiale (<i>Sus scropha</i>)	3-12
Zebra di montagna (<i>Equus zebra</i>)	1
Elefante indiano (<i>Elephas maximus</i>)	1(2)
Leone (<i>Panthera leo</i>)	2-6

Tabella 4.2 Numero di figli per parto generati da alcune specie di mammiferi (dati da Bourlière 1964).

Tabella 4.3 Numero di semi prodotti da una singola pianta in alcune specie erbacee. I dati qui riportati, tratti dalle assai più comprensive tabelle di Stevens (1932, 1955; nomenclatura e classificazione aggiornate), devono intendersi come puramente indicativi dell'ordine di grandezza, anche se l'autore li ha spesso forniti in forma precisa a livello delle decine o delle unità.

POACEE	
<i>Beckmannia eruciformis</i>	32.700
<i>Deschampsia caespitosa</i>	50
<i>Elymus canadensis</i>	1.200
<i>Elymus violaceus</i>	6.630
<i>Eragrostis spectabilis</i>	86.430
<i>Sporobolus compositus</i>	4.540
<i>Stipa spartea</i>	72
CIPERACEE	
<i>Carex stenophylla</i>	12
<i>Carex vulpinoidea</i>	19.000
<i>Eleocharis engelmannii</i>	1.785
<i>Pycnus diander</i>	1.300
<i>Scirpus cyperinus</i>	1.000.00
JUNCACEE	
<i>Juncus foliosus</i>	5.300
<i>Juncus torreyi</i>	17.080
URTICACEE	
<i>Urtica gracilis</i>	26.600
POLIGONACEE	
<i>Persicaria hydropiper</i>	3.300
<i>Rumex crispus</i>	29.500
<i>Rumex persicarioides</i>	98.250
CHENOPODIACEE	
<i>Chenopodium album</i>	72.450
<i>Chenopodium rubrum</i>	176.300
CARIOFILLACEE	
<i>Gypsophila paniculata</i>	13.700
PAPAVERACEE	
<i>Papaver somniferum</i>	13.800
BRASSICACEE	
<i>Brassica nigra</i>	13.400
<i>Sisymbrium altissimum</i>	80.400
ROSACEE	
<i>Geum triflorum</i>	142
<i>Potentilla norvegica</i>	48.600
<i>Potentilla recta</i>	12.500
FABACEE	
<i>Amorpha fruticosa</i>	4.070
<i>Medicago lupulina</i>	2.350
<i>Medicago sativa</i>	5.320
<i>Psoralea argophylla</i>	53

segue

MALVACEE	
<i>Hibiscus trionum</i>	58.600
LITRACEE	
<i>Ammannia coccinea</i>	335.000
ONAGRACEE	
<i>Epilobium ciliatum</i>	72.600
<i>Oenothera curtiflora</i>	520
APIACEE	
<i>Pastinaca sativa</i>	6.240
CONVOLVULACEE	
<i>Cuscuta pentagona</i>	16.000
LAMIACEE	
<i>Nepeta cataria</i>	46.940
<i>Prunella vulgaris</i>	335
<i>Stachys palustris</i>	64
SCROFULARIACEE	
<i>Verbascum thapsus</i>	223.200
PLANTAGINACEE	
<i>Plantago major</i>	36.150
<i>Veronica peregrina</i>	2.650
OROBANCACEE	
<i>Orobanche ludoviciana</i>	240.000
RUBIACEE	
<i>Galium aparine</i>	105
<i>Galium boreale</i>	1.300
ASTERACEE	
<i>Achillea millefolium</i>	210
<i>Cichorium intybus</i>	4.600
<i>Erigeron canadensis</i>	32.000
<i>Lactuca serriola</i>	27.900
<i>Leucanthemum vulgare</i>	510
<i>Liatris punctata</i>	58
<i>Sonchus arvensis</i>	9.750

4.2.2 Strategie riproduttive r e k

Nelle differenti specie di piante e di animali, molto diversa è la frazione dell'energia in ingresso (nutrizione) che, invece di essere destinata al mantenimento e all'accrescimento dell'individuo, viene piuttosto indirizzata verso la riproduzione. Ma le differenze fra una specie e l'altra non sono limitate alla diversa entità dell'investimento parentale complessivo, ma si manifestano anche, o soprattutto, nel modo in cui questo investimento viene utilizzato.

In ecologia, con **strategie riproduttive r e k** si indicano due strategie riproduttive idealmente estreme, che si riferiscono a due modi opposti attraverso cui le aspettative di successo riproduttivo possono essere massimizzate:

- *strategia r* : molte uova (o molti semi) di piccole dimensioni e cure parentali inesistenti;
- *strategia k* : prole poco numerosa, cure parentali prolungate e apporto nutrizionale significativo.

Le strategie riproduttive che si osservano in natura si collocano in un continuum tra questi due estremi.

Le lettere r e k con cui si suole designare queste opposte strategie riproduttive fanno riferimento, rispettivamente, al tasso intrinseco di accrescimento di una popolazione (r) e alla capacità portante dell'ambiente (k), cioè, rispettivamente, al valore dell'esponente secondo il quale si accrescerebbe la popolazione, se avesse a disposizione risorse in quantità non limitante, e al valore asintotico verso il quale tendono le sue dimensioni, per effetto di una risorsa ambientale limitante.

L'asse r - k taglia fuori l'estrema economia del produrre pochissime uova con poco vitello (o pochissimi semi con poco endosperma) e abbandonarle al loro destino (strategia perdente per le scarsissime probabilità di sopravvivenza della prole) e l'estrema onerosità del produrre molte uova o molti semi di grandi dimensioni e/o prestare cure parentali impegnative e prolungate a un numero molto elevato di figli (strategia semplicemente impraticabile).

Diamo qui di seguito alcuni esempi di fecondità in piante e animali con diversa strategia riproduttiva nel continuum r - k . Tra gli animali, elevatissimo è il numero di uova prodotto in genere dagli invertebrati marini sessili, come spugne e coralli, che rilasciano i loro gameti (anche quelli femminili) nell'acqua, dove avviene la fecondazione, e hanno sviluppo indiretto. Molto elevata è anche la fecondità di molti pesci.



Figura 4.4 La cernia gigante (*Epinephelus lanceolatus*) ha una strategia riproduttiva di tipo r , con produzione di molte migliaia di uova relativamente piccole.

Ad esempio, una grossa cernia (Figura 4.4) può produrre, nella sua vita, molte decine di milioni di uova. Invece, negli invertebrati marini di piccole dimensioni, come molte specie interstiziali (Figura 4.5), prevale una strategia di tipo k , con poche uova grandi e sviluppo diretto.

Fra gli insetti, la maggior parte delle specie produce ovature comprese fra poche decine e poche centinaia di uova; si scende tuttavia a pochissime unità nel caso dei ditteri pupipari e di altre specie matrotrofiche citate più avanti (Paragrafo 4.4.4). In altri casi si sale invece a valori di fecondità molto elevati. La regina della formica legionaria africana *Dorylus wilverthi* depone fino a 3-4 milioni di uova ogni 25 giorni (Raigier e van Bovan 1955); fra gli insetti non sociali, la fecondità più elevata è stata riscontrata nel lepidottero epialide australiano *Trictena atripalpis*: negli ovari di una femmina che aveva deposto 29.100 uova si sono trovate altre 15.000 uova completamente sviluppate (Tindale 1932).

Nella maggior parte degli uccelli (Jetz *et al.* 2008), le singole covate superano raramente le 4-5 uova, eccezion fatta per alcuni gruppi: i ratiti, nei quali si arriva a una media di 19,7 uova per covata nel nandù comune (*Rhea americana*), e i galliformi, nei quali una ventina di specie (tra le quali la

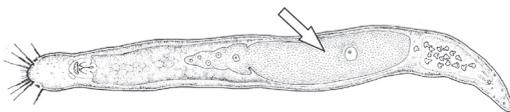


Figura 4.5 Il microscopico gnatostomulide *Austrognathia microconulifera* (0,7 mm), che vive nei sedimenti dei fondali marini, ha una strategia riproduttiva di tipo k , con la produzione di poche uova relativamente grandi. Un uovo prossimo alla maturazione è indicato dalla freccia.

starna, la pernice, la quaglia e il tacchino selvatico) depongono in media più di 10 uova, fino alle 19 della starna di Dauria (*Perdix dauurica*, fasianidi) e alle 20 del tacchino di bosaglia crestato (*Aepypodius arfakianus*, megapodidi); la decina di uova per covata media è superata marginalmente anche da una dozzina di specie di anseriformi (10 specie di anatidi e tre di dendrocignidi) e da tre specie di rallidi fra i gruiformi. Per contro, molti uccelli di piccole dimensioni, come i colibrì, depongono sempre due sole uova per volta; altri, ad esempio una gran parte dei columbidi, alcuni rondoni e diversi rapaci notturni, addirittura un solo uovo. Il peso delle uova degli uccelli va dai duecento milligrammi di qualche colibrì ai 118 grammi della cicogna e ai 250 dell'avvoltoio grifone; eccezionali sono l'uovo del pinguino imperatore (450 grammi) e quello dello struzzo, che si aggira attorno al chilo e mezzo. La durata dell'incubazione è di una decina di giorni in piccoli passeriformi come l'allodola e l'usignolo, ma sale a tre settimane nel pollo e a tre mesi nell'aquila reale.

Dati di fecondità relativi ad alcune specie di rettili e di mammiferi sono riportati rispettivamente nelle Tabelle 4.1 e 4.2.

Nelle piante, il numero di semi prodotto in una stagione dipende sia dal numero di fiori femminili o ermafroditi fecondati, sia dal numero medio di semi prodotti per fiore. Quest'ultimo numero è particolarmente elevato in piante, come le orchidee, nelle quali all'embrione non viene fornito endosperma, o ne viene fornito pochissimo, per cui il seme è molto piccolo. Nelle orchidee il nutrimento dell'embrione nella fase eterotrofa è affidato all'interazione simbiotica con un fungo (Smith e Read 2008). Esempi del numero di semi prodotti da piante erbacee di famiglie diverse sono riportati nella Tabella 4.3.

La diversità di strategie riproduttive (nel continuum $r-k$) che si osserva nelle piante a fiore si ritrova anche presso le felci: uno sporofito maturo di *Archidium alternifolium* rilascia solo 16 spore, mentre uno sporofito maturo di *Dawsonia lativaginata* ne rilascia 50 milioni (Kreulen 1972).

4.3 Distribuzione temporale dello sforzo riproduttivo

Un altro aspetto caratterizzante dell'investimento parentale è la distribuzione dello sforzo riproduttivo nel corso della vita di un individuo (vedi anche Paragrafo 2.9).

Negli animali, in molti casi, l'attività riproduttiva si concentra in un singolo momento della vita dell'individuo ed è seguita molto presto dalla sua morte, soprattutto nei maschi. In altri casi, la stagione riproduttiva si diluisce, senza apprezzabili interruzioni, su un periodo di settimane o anche di mesi; in altri casi ancora, l'animale conosce più stagioni riproduttive, più o meno circoscritte nel tempo, separate da lunghi periodi di riposo riproduttivo. A grande scala, queste diverse strategie riproduttive hanno evidentemente una grande influenza nel determinare le risorse destinate a un singolo episodio riproduttivo.

Tuttavia, la distribuzione nel tempo e nello spazio dell'attività riproduttiva può corrispondere anche a strategie adattative più specifiche. Negli insetti, ad esempio, la distribuzione dell'ovideposizione può tradursi in una efficace strategia preventiva contro gli attacchi da parassitoidi. Le femmine delle farfalle del genere *Heliconius* depongono le loro uova isolatamente, anziché in gruppo come fanno in genere i lepidotteri e molti altri insetti; in questo modo, l'eventuale attacco di una vespa parassitoide pronta a deporre le sue uova, ciascuna in un uovo della farfalla, non si estende facilmente a molte uova di questa, visto che ciascuna vittima deve essere singolarmente individuata e raggiunta prima di essere parassitata.

Anche nelle piante la distribuzione nel tempo dell'attività riproduttiva può corrispondere a specifiche strategie adattative. Molte specie arboree che sono predominanti in alcune cenosi forestali e che producono semi e/o frutti particolarmente appetiti dalla comunità dei consumatori primari alternano, in modo più o meno regolare, annate di produzione ordinaria di semi e/o frutti ad annate di produzione particolarmente abbondante (nella terminologia degli studi forestali, *annate di pasciona*). Per esempio, alle nostre latitudini, questo si verifica ogni 4-5 anni nel faggio e, con fruttificazioni ancora più eccezionali, ogni 10-15 anni. Durante le annate di pasciona, la produzione di semi e frutti "satura", per così dire, la domanda degli erbivori, aumentando le probabilità di sopravvivenza della nuova generazione di piante. Inoltre, l'occorrenza irregolare di queste annate eccezionali non consente agli erbivori di evolvere adattamenti specifici per sfruttarle a pieno.

Lo stesso principio di saturazione della domanda degli erbivori sembrerebbe all'origine dello straordinario sincronismo nella fioritura tra tutti gli individui in molte specie di bambù. A seconda della specie e delle condizioni ambientali, nei bambù (dei quali sono note oltre 1400 specie) possono presentarsi in realtà modalità e calendari di fioritura differenti. Nelle specie a fusto erbaceo e in alcuni generi a fusto legnoso, come *Schizostachyum*, la fioritura è continua o, quanto meno, ripetuta negli anni. In altre specie la fioritura può apparire continua, a livello di popolazione, ma in realtà le singole piante fioriscono per un breve periodo, diverso da quello di altre piante della stessa specie. Nella maggior parte delle specie legnose di bambù, invece, tutte le piante di una particolare specie fioriscono allo stesso tempo, indipendentemente dal luogo dove si trovano o dalle condizioni climatiche alle quali sono soggette. Il fenomeno si ripete a intervalli piuttosto regolari, diversi nelle diverse specie, che vanno da pochi anni fino ai 60 di *Phyllostachys nigra* e agli oltre 120 di *Phyllostachys bambusoides* (Figura 4.6). I bambù a fioritura gregaria sono semelpari, muoiono cioè al termine del periodo di fioritura (Veller *et al.* 2015).

Oltre al numero di stagioni riproduttive che possono succedersi nella vita di un singolo individuo (Paragrafo 2.9), un altro elemento determinante della distribuzione temporale dello sforzo riproduttivo è l'**età della maturità riproduttiva**. Questa caratteristica, che è un tratto fondamentale nella teoria evolutiva della *life history* (Stearn 1992), è definita come l'età alla quale un individuo inizia a riprodursi sessualmente. Come discusso nel Paragrafo 2.9, questo momento non coincide necessariamente con l'acquisizione attraverso lo sviluppo di caratteristiche morfologiche e/o fisiologiche tipiche dell'adulto, sebbene da queste possa dipendere strettamente.

Negli animali, anche lasciando da parte i casi in cui l'individuo si riproduce in una condizione somatica che possiamo definire larvale o giovanile, come nella pedogenesi (Paragrafo 3.6.2.5) e nella prima delle due fasi riproduttive degli animali dissogonici (Paragrafo 2.9), l'età in cui avviene la prima riproduzione sessuale in quella che convenzionalmente viene intesa come l'età adulta varia moltissimo da specie a specie (Figura 4.7), e può differire sensibilmente anche tra specie affini.

L'età della maturità riproduttiva può variare moltissimo anche entro una specie e perfino entro una stessa popolazione, come effetto di un polimorfismo genetico e/o di cause ambientali. In uno studio su alcune popolazioni hawaiane del pesce pecciliide *Gambusia affinis*, si è osservato che gli individui più precoci raggiungevano la maturità in 35-40 giorni, mentre i più tardivi ne impiegavano 140-160 (Stearn 1992).

Esiste poi una relazione diretta, anche all'interno di taxa di alto rango, come i mammiferi o gli uccelli, tra l'età della maturità riproduttiva e le dimensioni medie dell'animale adulto. Tuttavia, altri aspetti della biologia di un organismo possono aver



Figura 4.6 Nel bambù *Phyllostachys bambusoides* tutte le piante fioriscono allo stesso tempo, ogni 120 anni. La fioritura della generazione attuale è attesa per il 2090 circa.

condizionato l'evoluzione di questa caratteristica, come si può vedere ad esempio nei mammiferi (Scheda 4.1). Dove esiste marcato dimorfismo sessuale, specie nelle dimensioni corporee, maschi e femmine possono raggiungere la maturità riproduttiva a età diverse. Nei pesci le femmine tendono a maturare più tardi dei maschi, mentre si osserva l'opposto in uccelli e mammiferi (Stearn 1992).

Nelle piante con sporofito predominante, come nelle tracheofite, l'età della maturità riproduttiva si può far coincidere con l'ingresso nell'ultima delle tre fasi in cui è normalmente suddiviso lo sviluppo postembrionale dello sporofito, quella della *fase adulta riproduttiva* (Poethig 2003; vedi Paragrafo 2.9). Questa è caratterizzata dall'acquisizione della competenza per la riproduzione sessuale attraverso lo sviluppo degli organi riproduttori come gli strobili o i fiori.

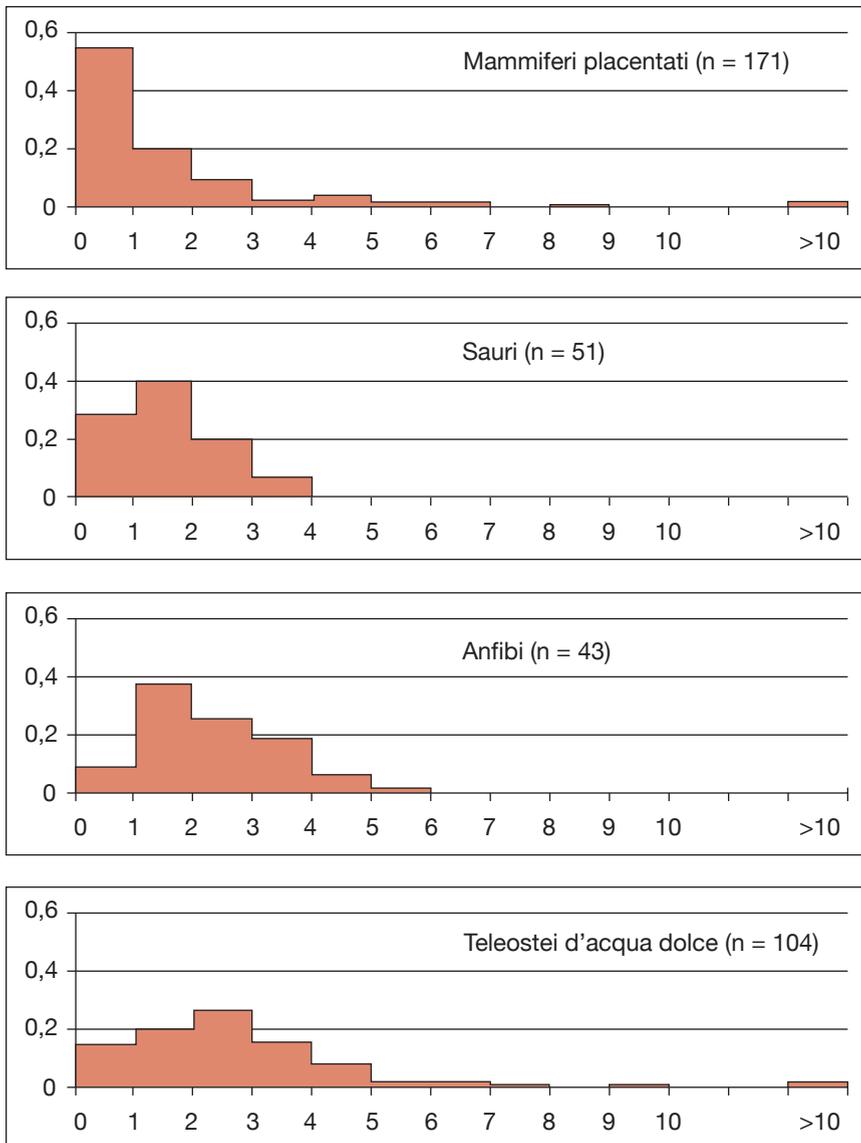


Figura 4.7 Distribuzione di frequenza dell'età (anni) della maturità riproduttiva in campioni di quattro taxa di vertebrati (dati da Bell 1980).

SCHEMA 4.1

Gravidanza, allattamento e maturità sessuale nei mammiferi

La **gravidanza** è molto breve nei marsupiali, dove il piccolo appena partorito, che spesso merita di essere definito una larva, viene ospitato per un periodo più lungo all'interno del *marsupio* materno: nell'opossum della Virginia, ad esempio, la vita intrauterina è di soli 13 giorni. Breve, peraltro, è anche la gravidanza di alcuni placentali di piccola taglia, come il criceto dorato (16 giorni), il topolino domestico (21-24) e anche la lepre (42). Vi sono, inoltre, sensibili differenze fra i diversi ordini, anche a parità di taglia. I carnivori, in particolare, hanno sviluppo intrauterino piuttosto breve (circa due mesi nel gatto e nel cane, tre mesi e mezzo nella tigre e nel leone), mentre assai più lungo è il soggiorno nel corpo materno nel caso dei bovini domestici (approssimativamente nove mesi, come nella nostra specie) e si sfiorano i 400 giorni nel cammello, 465 nella giraffa, 573 nei rinoceronti, 660 negli elefanti. Comparativamente più breve appare dunque la gravidanza della balenottera azzurra, stimata in circa 11-12 mesi.

Alla nascita, un canguro pesa appena tre milionesimi del peso della madre, mentre nei pipistrelli il neonato può raggiungere il 40% del peso materno.

Anche l'**allattamento** è piuttosto breve nei carnivori (4-6 settimane nel gatto, 6 settimane nel cane, 10 settimane nel leone) rispetto, ad esempio, ai primati (oltre un anno nello scimpanzé) e agli ungulati (fino a due anni nei rinoceronti).

La **maturità sessuale** viene raggiunta molto presto in molti roditori (19 giorni nel lemming di Norvegia, 55-70 giorni nella cavia). Peraltro, anche tenendo conto delle sue dimensioni, assai notevoli per un roditore, il castoreo, che matura intorno ai due anni, non appare particolarmente precoce se lo si paragona all'ippopotamo (maturità a due anni e mezzo), al bisonte (tre anni), al cavallo (3-4 anni), all'orso bruno (5 anni) e soprattutto alla balenottera azzurra (4 anni). I tempi si allungano però negli elefanti (12-15 anni) e nei rinoceronti (fino a 20 anni).

Nelle specie erbacee che fioriscono presto, le fasi di sviluppo che precedono la maturità sessuale (*fase giovanile* e *fase adulta vegetativa*) possono durare anche solo pochi giorni e vi sono generalmente poche strutture vegetative tipiche della fase giovanile o non ve ne sono affatto. Al contrario, nelle specie arboree il raggiungimento della maturità riproduttiva può richiedere, nei casi più estremi, fino a 30-40 anni (Tabella 4.4) e le strutture giovanili che non vengono perdute possono costituire una parte significativa del soma della pianta adulta.

Nelle piante perenni a vita lunga l'età della maturità riproduttiva può variare entro una stessa specie ancor più che negli animali, in dipendenza dalle condizioni ambientali alle quali la pianta è esposta durante lo sviluppo postembrionale. Poiché le piante possono continuare a produrre nuovi organi riproduttivi dai loro meristemi apicali, condizioni ambientali avverse, attacchi di parassiti, consumo da parte di animali erbivori o altri danni da cause esterne possono facilmente condizionare l'effettiva attività riproduttiva entro la fase adulta riproduttiva (Taiz e Zeiger 2010).

4.4 Investimento nello sviluppo dell'uovo e dell'embrione negli animali

Fino a qualche tempo fa sembrava utile e sufficiente ripartire le specie animali, in rapporto alle relazioni spaziali e trofiche dell'uovo (o dell'embrione) rispetto al corpo materno, nelle tre classi degli *ovipari*, degli *ovovivipari* e dei *vivipari*. Negli animali ovipari l'uovo viene espulso presto dal corpo materno, a volte addirittura prima di essere fecondato; negli ovovivipari esso viene trattenuto nelle vie genitali, senza però che si stabiliscano rapporti intimi e diretti fra l'embrione e i tessuti materni; negli animali vivipari, infine, l'embrione, che si sviluppa all'interno del corpo della madre, viene nutrito da questa attraverso strutture specializzate (ad esempio, la placenta di quasi tutti i mammiferi). Più di recente (a partire da Wourms 1981), tuttavia, si è sempre più diffusa la tendenza ad abbandonare questa tradizionale partizione, per adottare invece una duplice classificazione che considera separatamente i) lo stato in cui la prole lascia il corpo materno e ii) le modalità con cui la madre fornisce a essa nutrimento.

Abete bianco del Pacifico (<i>Abies amabilis</i>)	30 anni
Peccio di Sitka (<i>Picea sitchensis</i>)	20-35 anni
Pino bianco occidentale (<i>Pinus monticola</i>)	7-20 anni
Pino aristato (<i>Pinus aristata</i>)	20 anni
Abete di Douglas (<i>Pseudotsuga menziesii</i>)	20 anni
Tsuga della California (<i>Tsuga heterophylla</i>)	20-30 anni
Sequoia rossa (<i>Sequoia sempervirens</i>)	5-15 anni
Sequoia gigante (<i>Sequoiadendron giganteum</i>)	20 anni
Cedro rosso occidentale (<i>Thuja plicata</i>)	15-25 anni
Vite (<i>Vitis</i> spp.)	1 anno
Rosa tea ibrida (<i>Rosa</i> sp.)	20-30 giorni
Pruno (<i>Prunus</i> spp.)	2-8 anni
Pero (<i>Pyrus</i> spp.)	4-8 anni
Melo (<i>Malus</i> spp.)	8-10 anni
Rovere (<i>Quercus robur</i>)	25-30 anni
Faggio (<i>Fagus sylvatica</i>)	30-40 anni
Arancio, limone ecc. (<i>Citrus</i> spp.)	5-8 anni
Edera (<i>Hedera helix</i>)	10 anni

Tabella 4.4 Età alla comparsa del primo fiore o strobilo in alcune spermatofite in condizioni naturali (da Clark 1983).

Distinguiamo perciò tra animali **ovipari**, che depongono uova, e animali **vivipari** (fra i quali vengono ora inclusi anche quelli che erano classificati come ovovivipari), che invece le trattengono. Distinguiamo poi tra animali **lecitotrofici**, in cui il contributo della madre alla nutrizione della prole termina con la fornitura all'uovo del materiale vitellino, e animali **matrotrofici**, nei quali la madre trasferisce nutrimento ai propri figli successivamente, sotto forme diverse (Figura. 4.8).

	oviparità	viviparità
lecitotrofia		
matrotrofia		

Figura 4.8 Diversi tipi di investimento parentale nello sviluppo dell'uovo e dell'embrione negli animali, con un esempio per ciascuna combinazione: la tartaruga *Caretta caretta*, il sarcoptero Latimeria *chalumnae*, il monotremo *Ornithorhynchus anatinus* e il primate *Chlorocebus pygerythrus*.

Questa rinnovata classificazione permette di inquadrare in maniera più opportuna anche alcuni casi apparentemente atipici, come quello dei monotremi. Questi animali (l'ornitorinco e le quattro specie di echidne) sono gli unici mammiferi ovipari, tuttavia anch'essi sono matrotrofici, sebbene con modalità diverse da quelle dei marsupiali e dei placentali. In quest'ultimi, infatti, durante la vita intrauterina si ha un passaggio di sostanze nutritive dal corpo materno a quello del feto attraverso la placenta, mentre nei monotremi l'embrione riceve un sostanzioso apporto nutrizionale attraverso il sottile guscio dell'uovo, prima che questo venga deposto. Nell'ornitorinco, l'uovo, compresa la sua dote di vitello, misura inizialmente 3 mm, ma in seguito, prima della deposizione, arriva a 15 x 17 mm.

Così, accanto alle condizioni più generalizzate e rispondenti alle definizioni tradizionali di oviparità (associate a lecitotrofia) e di viviparità (associata a matrotrofia), non troviamo solo una condizione (corrispondente alla tradizionale categoria degli oovivipari) in cui la lecitotrofia si accompagna a una messa al mondo della prole quando questa ha già completato lo sviluppo embrionale, ma anche la condizione reciproca, esemplificata dai monotremi.

4.4.1 Oviparità

Negli animali ovipari, le uova possono essere rilasciate prima della fecondazione oppure dopo. Se già fecondate, le uova possono essere rilasciate dopo un solo accoppiamento (o, per lo meno, dopo un solo accoppiamento efficace, che abbia cioè portato all'effettiva inseminazione e non sia stato reso vano dall'eliminazione degli spermatozoi già ricevuti, determinata da un accoppiamento successivo) o in seguito a più inseminazioni. Le uova inoltre possono essere rilasciate tutte in una volta oppure in maniera frazionata, a gruppi o singolarmente, anche per un periodo prolungato.

Le uova deposte nell'acqua possono essere rivestite da involucri gelatinosi di varia origine e consistenza, più raramente vengono racchiuse in astucci protettivi come quelli, pergamenacei, di alcune sanguisughe (erpoobdellidi, che attaccano questi *bozzoli* agli oggetti sommersi) e di alcuni pesci cartilaginei (razze, gattucci; Figura 4.9).

Con il passaggio dall'acqua alla terra, sia nei vertebrati terrestri che in linee diverse di artropodi si sono evoluti accorgimenti atti a evitare il rapido disseccamento delle uova. A parte il passaggio alla condizione vivipara e le diverse forme di incubazione (vedi paragrafo successivo), il problema può essere risolto in quattro modi principali.

- i. Vi sono, innanzitutto, animali che trascorrono fuori dell'acqua buona parte della loro esistenza e, in particolare, la fase adulta, ma tornano all'acqua per rilasciarvi le uova (es., la maggior parte degli anfibri fra i vertebrati e le effimere, una parte delle libellule, i plecoteri e i tricoteri fra gli insetti).
- ii. Per molti insetti, invece, la difesa contro l'essiccamento è garantita dalla deposizione delle uova all'interno dei tessuti di un altro organismo: quest'ultimo può essere la vittima (uovo o larva di altro insetto, generalmente) che fornirà il nutrimento alla larva che ne schiuderà, ma in altri casi (libellule a deposizione endofitica: zigoteri e anisoteri escnidi; molti ortoteri ensiferi) la protezione è data invece dai tessuti di una pianta che verrà subito abbandonata dall'insetto al momento della schiusa.
- iii. Una terza soluzione è rappresentata dallo sviluppo di gusci e/o di astucci protettivi, quest'ultimi destinati a volte a coprire il singolo uovo (*ooteche individuali* dei fasmatoidei), altre volte invece un'intera ovatura (*ooteche* delle blatte, delle mantidi e della termite primitiva *Mastotermes darwiniensis*).
- iv. Un'ultima serie di adattamenti è legata infine al comportamento attivo della madre (o, più raramente, del padre o di entrambi i genitori) che modifica l'ambiente, scavando una tana (o una galleria) o adattandone una già esistente, oppure costruendo un nido capace di ospitare le uova e che può diventare la sede di cure parentali che si prolungano al di là dell'ovideposizione.



Figura 4.9 Un uovo di razza (condroitti, raiformi) nel suo astuccio protettivo.

4.4.2 Viviparità e incubazione

Parliamo di **viviparità** quando l'embrione si sviluppa all'interno del sistema riproduttivo, della cavità del corpo o dei tessuti dei genitori, fino al rilascio (**parto**) di un figlio, che si trova già in condizione postembrionale (giovanile o larvale).

Parliamo invece di **incubazione** quando la progenie, già rilasciata allo stato di zigote, di embrione o anche in uno stadio postembrionale, viene trattenuta a stretto contatto con la superficie del corpo materno o all'interno di pieghe (come il mantello dei molluschi) o di invaginazioni di questa (a volte, ma non sempre, specializzate per tale funzione) o anche nel sistema gastrico (vedi anche Paragrafo 4.5).

In entrambi i casi, il rapporto con il genitore può consistere nella sola protezione della prole (per esempio da agenti fisici dell'ambiente, oppure da predatori o parassiti), oppure essere abbinato all'apporto diretto di nutrimento da parte di questo (*matrotrofia*; vedi Paragrafo 4.4.4). Ancora in entrambi i casi, il rapporto può prolungarsi oltre la fine dello sviluppo embrionale.

Nel caso della viviparità, le sedi in cui possono essere trattenute le uova sono le più diverse: il mesoilo delle spugne; la mesoglea di alcuni esacoralli; il parenchima di molti vermi piatti non parassiti, degli acelomorfi e dei ciclofori; la cavità generale del corpo, sia essa uno pseudocele (ad esempio negli acantocefali e nei nematodi con matrofagia (Paragrafo 4.4.4), il celoma (alcune specie di policheti, stelle di mare, oloturie e molti briozoi) o un emocele (due specie di acari, gli strepsitteri e alcuni altri insetti), l'ovario (un paio di meduse, la maggior parte dei nemertini matrotrofici, numerosi insetti e diversi echinodermi) o i dotti genitali (vermi piatti parassiti matrotrofici, gasteropodi, scorpioni, numerosi insetti, un paio di isopodi, le specie matrotrofiche fra gli onicofori, nematodi e alcuni altri).

Nel caso dell'incubazione, dopo la fuoriuscita dall'apertura genitale della madre, le uova possono essere trattenute da essa fino alla schiusa, in sacchetti o ooteche a contatto con il suo corpo, o in *tasche incubatrici* (spesso dette *marsupi*) morfologicamente esterne, ma egualmente capaci di fornire una protezione pressoché totale. Questi comportamenti, che in alcuni casi possono anche prolungarsi oltre la schiusa delle uova, confinano più o meno strettamente con la viviparità. Oltre ai mammiferi tradizionalmente raggruppati nell'ordine dei marsupiali (diviso in più ordini, fino a sette, nelle classificazioni correnti), sono provvisti di tasche incubatrici i crostacei peracaridi (isopodi, anfipodi ecc.; Figura 4.10) e non pochi anfiabi anuri. Per la distribuzione tassonomica degli animali che praticano qualche forma di incubazione associata a matrotrofia si veda la Tabella 4.5.

Negli insetti, la viviparità si accompagna quasi sempre alla lecitotrofia (Tabella 4.6), con alcune eccezioni notevoli che sono riportate nella stessa tabella.

La viviparità è inoltre diffusa nei pesci, interessando circa metà dei condroitti, il celacanto (*Latimeria*) e qualche centinaio di teleostei appartenenti alle seguenti famiglie: sebastidi, comeforidi, anablepidi, goodeidi, jeninsidi, peciliidi, clinidi, embiotocidi, labrisomid, zoarcidi, brotulidi, bititidi, parabrotulidi ed emiranfidi.

Casi isolati di viviparità ricorrono anche presso gli anfiabi (alcune cecilie, gli anuri *Nectophrynoides occidentalis* (bufonidi) e *Eleuterodactylus jasperi* (leptodattilidi) e, fra gli urodeli, alcune popolazioni di *Salamandra salamandra*). Il fenomeno è più diffuso presso gli squamati, con esempi in diverse famiglie di sauri (cameleonidi, agamidi, iguanidi, geconidi, scincidi, cordilidi, xantusiidi, lacertidi (come in alcune popolazioni di *Zootoca vivipara*, presente anche in Italia), anguidi e xenosauridi), nelle anfibene e nei serpenti (esempi fra i tiflopidi, aniliidi, boidi, tropidofidi, acrocordidi, colubridi, elapidi e viperidi).



Figura 4.10 Femmina dell'isopode asellide *Cae-cidotea communis*, con il marsupio ventrale riempito di uova.



Tabella 4.5 Distribuzione della matrotrofia nei metazoi secondo Ostrovsky *et al.* (2015), che considerano sottostimati i numeri qui riportati per poriferi, bivalvi, nematodi, condroitti; incerto (e qui non specificato) quello relativo ai rettili (in ogni caso, ne restano sostanzialmente fuori gli uccelli, a parte i pochi casi di dermatofagia di cui al Paragrafo 4.4.4).

	Numero di specie matrotrofiche	Viviparità vs. incubazione (tra parentesi, numero di casi)
PORIFERI		
Demosponge	24	viviparità
Calcareae	6	viviparità (transizione all'incubazione in 2 spp.)
Omoscleromorfe	3	viviparità
Esattinellidi	1	viviparità
CNIDARI		
Scifozoi	2	viviparità (1), incubazione (1)
Idrozoi	1	viviparità
Antozoi	2	viviparità
DICIEMIDI	~107	viviparità
ORTONETTIDI	24	viviparità
ACELOMORFI	2	viviparità
RABDOCELI		
Digenei	~18.000	viviparità
Cestodi	17	viviparità
Monogenei	~450	viviparità
Turbellari	8	viviparità
ENTOPROTTI	5	incubazione
CICLIOFORI	2	incubazione e viviparità
BRIOZOI		
Ciclostomi	626	viviparità
Gimnolemi	~131	incubazione, viviparità (5)
Filattolemi	87	incubazione
NEMERTINI	14	viviparità
SINDERMI		
Acantocefali Eoacantocefali	3	viviparità
Acantocefali Paleacantocefali	1	viviparità
Acantocefali Archiacantocefali	1	viviparità
Rotiferi Monogononti	1	viviparità
GASTROTRICHI	1	viviparità
MOLLUSCHI		
Gasteropodi	23	viviparità (18), incubazione (5)
Bivalvi	42	incubazione
ANELLIDI		
Policheti	19	viviparità
Clitellati	3	incubazione

segue

	Numero di specie matrotrofiche	Viviparità vs. incubazione (tra parentesi, numero di casi)
NEMATODI		
Cromadorei	33	viviparità
Enoplei	3	viviparità
LORICIFERI		
	1	viviparità
ONICOFORI		
	86	viviparità
ARTROPODI		
Aracnidi Pseudoscorpioni	3385	incubazione
Aracnidi Scorpioni	1753	viviparità
Aracnidi Acari	2	viviparità
Crostacei Isopodi	13	incubazione (11), viviparità (2)
Crostacei Cladoceri	37	incubazione
Crostacei Anomopodi	19	incubazione
Crostacei Ctenopodi	1	incubazione
Crostacei Decapodi	1	incubazione
Insetti Blattodei	1	viviparità
Insetti Dermatteri	13	viviparità
Insetti Emitteri	~5033	viviparità
Insetti Psocoteri	4	viviparità
Insetti Ditteri	~809	viviparità
Insetti Strepsitteri	~600	viviparità
Insetti Coleotteri	15	viviparità
ECHINODERMI		
Oloturioidei	32	viviparità (14), incubazione (18)
Asteroidei	10	viviparità (6), incubazione (4)
Ofiuroidei	8	incubazione, viviparità (1)
Echinoidei	7	incubazione
Crinoidei	2	viviparità (1), incubazione (1)
CORDATI		
Ascidiacei	6	incubazione, viviparità (1)
Taliacei Salpe	48	viviparità seguita da incubazione
Condroitti	351	viviparità
Osteitti	110	viviparità, incubazione (4)
Anfibi	38	viviparità, incubazione (3)
Rettili	n. incerto	viviparità
Mammiferi	5750	viviparità, incubazione (5)

Tabella 4.6 Viviparità negli insetti.

Efemeroteri	Viviparità solo in alcuni baetidi
Dermatteri	Viviparità con lecitotrofia in <i>Marava arachidis</i> e con matrotrofia in due generi molto specializzati: <i>Hemimerus</i> , parassiti di grossi roditori africani del genere <i>Cricetomys</i> , e <i>Arixenia</i> , parassiti di pipistrelli indonesiani
Blattodei	Le forme ovipare depongono gruppi di uova protette da un'ooteca di consistenza pergamenacea o cornea; nei blaberidi, vivipari, l'ooteca viene trattenuta nelle vie genitali femminili fino al completamento dello sviluppo embrionale, ma la sua presenza sembra escludere del tutto la matrotrofia; diverso potrebbe essere però il caso di <i>Geoscaphus</i> , l'unico genere in cui non c'è alcuna traccia di ooteca
Plecotteri	Viviparità in quattro specie lecitotrofiche
Psocodei	Pochissime specie vivipare, delle quali <i>Archipsocopsis fernandi</i> sembra essere matrotrofico
Tisanotteri	Viviparità in diverse specie di fleotripidi
Omotteri	Viviparità e matrotrofia sono diffuse, soprattutto fra gli afidi
Eterotteri	Viviparità solo nei polictenidi, parassiti di pipistrelli
Coleotteri	Viviparità solo in sei famiglie: micromaltdi (l'unica specie conosciuta, <i>Micromalthus debilis</i> , già ricordata nel capitolo precedente), carabidi (due specie del genere <i>Pseudomorpha</i>), stafilinidi (numerose specie del gruppo delle aleocarine: fra queste le <i>Corotoca</i> , che depongono larve già pronte a trasformarsi in pupe), tenebrionidi (16 specie della tribù dei pedinini e <i>Alegoria castelnaui</i> degli ulomini; Dutrillaux <i>et al.</i> 2010), crisomelidi (una cinquantina di specie, tra le quali <i>Chrysolina varians</i> e diverse specie di <i>Oreina</i> , presenti anche in Italia) e un genere di cerambicidi (<i>Borneostyrax</i>)
Strepsitteri	Tutti vivipari e matrotrofici
Imenotteri	Viviparità negli icneumonidi del genere <i>Polyblastus</i>
Ditteri	In quest'ordine la viviparità si è evoluta indipendentemente almeno una sessantina di volte ed è oggi presente, in forme diverse, in ventidue famiglie. In alcuni ditteri la viviparità è facoltativa, in altri è obbligatoria. Fra quest'ultimi vi sono specie in cui all'interno del corpo materno si sviluppa una sola larva alla volta, per lecitotrofia o per matrotrofia. Caratteristica dei cosiddetti ditteri pupipari (glossinidi o mosche tsetze; ipoboscidi, parassiti ematofagi di uccelli e mammiferi; streblidi e nictერიბიდი, tutti parassiti di pipistrelli) è la <i>viviparità adenotrofica</i> . In questi insetti la larva si nutre, all'interno delle vie genitali materne, di secrezioni che le permettono di completare il suo sviluppo: partorita come larva matura, essa si trasforma immediatamente in pupa, senza assumere altro nutrimento
Tricotteri	Viviparità in cinque specie larvipare lecitotrofiche del genere <i>Triplectides</i>
Lepidotteri	Viviparità in un paio di tignole del genere <i>Monopis</i>

4.4.3 Lecitotrofia

Si ha **lecitotrofia** quando il contributo della madre alla nutrizione della prole termina con la fornitura all'uovo del materiale vitellino.

L'uovo, come sappiamo, è una delle cellule più specializzate: in quasi tutti gli animali, la sua produzione (ovogenesi) comprende, oltre alla riduzione del numero cromosomico attraverso la meiosi, anche il suo arricchimento, da parte della madre, con una diversità di molecole, una parte delle quali (accumulate sotto forma di mRNA o già tradotta in proteine) controllerà le prime tappe della morfogenesi dell'embrione, mentre l'altra soddisferà le sue esigenze nutrizionali.

I materiali nutritivi forniti all'uovo prendono complessivamente il nome di **tuorlo** o **vitello** e la loro produzione è detta **vitellogenesi**.

Si parla di **vitellogenesi primaria** quando il vitello viene fornito all'uovo attraverso il sangue o altri fluidi corporei o deriva dal contenuto intestinale, senza apporti da altre cellule. Questo avviene in ctenofori, anellidi, briozoi, chetognati, echinodermi. In molti insetti, le proteine del vitello vengono sintetizzate nei corpi grassi e passano nell'emolinfa come *vitellogenine*, giungono all'ovocita passando attraverso gli spazi intercellulari tra le cellule follicolari e vengono infine assunte per endocitosi.

Nella **vitellogenesi secondaria**, invece, il nutrimento viene fornito da ovociti abortivi (spesso le cellule sorelle degli ovociti che si sviluppano in uova) oppure da cellule mesodermiche di rivestimento dell'ovario. In alcuni casi (poriferi, cnidari, chiocciole, crostacei cladoceri), gli ovociti abortivi possono venire fagocitati dall'uovo, in altri casi (rotiferi, nematodi, alcuni insetti) si formano sottili ponti citoplasmatici attraverso i quali i materiali di riserva vengono portati alla cellula uovo. In *Drosophila*, ogni ovocita è accompagnato da 15 *cellule follicolari*, nell'ape da 47.

In molti altri animali (brachiopodi; molluschi polioplacofori, solenogastri e cefalopodi; crostacei malacostraci, insetti, aracnidi; oloturie; tunicati e vertebrati) le uova sono infatti circondate da un *epitelio follicolare* che rappresenta una differenziazione locale della parete dell'ovario. Nei mammiferi, l'ovocita viene successivamente circondato da due follicoli (un *follicolo primario*, interno, e un *follicolo secondario*, esterno), mentre i tessuti circostanti formano una doppia *teca follicolare* fortemente vascolarizzata. Quindi, fra le cellule follicolari si formano degli spazi, che confluiscono a formare l'*antro follicolare*. Ne risulta il *follicolo terziario* o *follicolo di De Graff*, all'interno del quale l'ovocita occupa una posizione marginale, all'interno di un *cumulo ooforo* formato da cellule follicolari.

In base alla quantità di materiale vitellino che contengono, le uova mature possono essere classificate in **alecitiche** (senza tuorlo), **oligolecitiche** (con modeste quantità di tuorlo) e **macrolecitiche** (con molto tuorlo). In base alla distribuzione del materiale vitellino rispetto all'intera massa dell'uovo, si distinguono invece uova **isolecitiche** (con tuorlo distribuito in maniera uniforme, condizione tipica delle uova oligolecitiche), **teleolecitiche** (con tuorlo prevalentemente ammassato a un polo dell'uovo) e **centrolecitiche** (con tuorlo nella parte più interna).

In molte specie animali, una parte delle uova prodotte finisce per rappresentare una fonte di nutrimento per le altre uova (o per gli embrioni che da queste prenderanno origine; *oofagia*, vedi Paragrafo successivo). Si tratta soprattutto di ovociti accessori che mantengono la loro integrità fino al momento in cui trasferiscono i loro prodotti di sintesi a un futuro uovo situato nei pressi o sono da questo fagocitati durante l'ovogenesi; oggetto di fagocitosi possono essere peraltro anche cellule somatiche, ad esempio celomociti, oppure altre uova.

Nei vermi piatti, il vitello può essere immagazzinato nell'uovo, come di consueto (*uova endolecitiche*), oppure in cellule specializzate che circondano il gamete, formando una sorta di uovo composto (*uova esolecitiche*). La condizione endolecitica, più antica, è caratteristica di catenulidi, macrostomidi e policladi, complessivamente indicati come *arcoofori*. Nei restanti vermi piatti a vita libera e nei neodermi (le forme parassite classificate come digenei, monogenei e cestodi; Figura 4.11), complessivamente indicati come *neofori*, il tuorlo viene invece immagazzinato in particolari cellule della gonade (le *cellule vitelline*), con produzione di uova esolecitiche. Cellule vitelline e cellule germinali vengono di regola prodotte in comparti spazialmente distinti dell'ovario, rispettivamente detti *vitellario* e *germario*.

Ma le uova composte non sono esclusive dei vermi piatti neofori. Un rivestimento di cellule somatiche si trova, per esempio, intorno alle uova ovulate di alcune spugne ovipare e in alcuni casi almeno è noto che queste cellule somatiche vengono

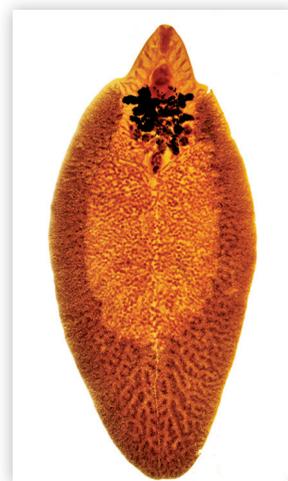


Figura 4.11 Il verme piatto parassita dell'uomo *Fasciola hepatica* (digenei) produce uova esolecitiche, ovvero con sostanze di riserva al di fuori della cellula uovo propriamente detta.

internalizzate dagli embrioni in via di sviluppo e molto probabilmente assolvono una funzione nutritiva. Equivalenti funzionali delle cellule vitelline dei vermi piatti neofori si ritrovano in alcuni nemertini, crinoidi, policheti (ad esempio, *Pygospio elegans*) e gasteropodi (ad esempio, *Nucella lapillus*). In quest'ultimo caso, all'interno della capsula che circonda l'uovo fertile vengono depositate anche alcune uova non vitali che serviranno da nutrimento per gli stadi postembrionali; in *Buccinum undatum*, all'interno di ogni capsula vengono rilasciate alcune centinaia di uova, delle quali solo 10-20 sopravvivono.

4.4.4 Matrotrofia

Si parla di **matrotrofia** quando si ha apporto diretto e continuo, da parte della madre, di sostanze nutritive diverse dal vitello fornito all'uovo e dal cibo raccolto nell'ambiente circostante. La matrotrofia può essere associata alla viviparità o all'incubazione delle uova (Tabella 4.4) e può anche estendersi oltre la fine dello sviluppo embrionale, come avviene nell'allattamento della prole da parte delle femmine dei mammiferi. In alcuni casi, di là dall'apparente ossimoro, questa forma di nutrizione della prole durante lo sviluppo postembrionale può coinvolgere anche il genitore maschio.

Accanto a questo esempio più noto (ricordiamo peraltro che l'allattamento della prole è praticato anche dalle femmine dei monotremi, che sono ovipari), si possono ricordare la *dermatofagia* di alcuni pesci e di alcuni anfibi, nei quali i piccoli si nutrono di epitelii specializzati del genitore, e l'alimentazione dei giovani piccioni mediante il cosiddetto *latte del gozzo*. Quest'ultimo è un prodotto della degenerazione fisiologica delle cellule epiteliali che rivestono il gozzo dell'uccello adulto (Figura 4.12). Padre e madre collaborano nel fornire questo nutrimento, ricco di grassi e di proteine, che per i piccoli di piccione rappresenta l'alimento esclusivo durante i primi tre giorni di vita. Una sostanza simile è fornita alla prole anche da altri uccelli, come i fenicotteri e il pinguino imperatore.

Abbiamo ritenuto opportuno escludere dalla matrotrofia il caso, molto diffuso, in cui la prole viene nutrita mediante cibo raccolto nell'ambiente circostante (ed eventualmente rielaborato meccanicamente o con somministrazione di enzimi idrolitici). Questo cibo può essere accumulato in sede idonea, dove rimane a disposizione delle larve o dei giovani che schiudono dalle uova deposte in questi ammassi di cibo o sopra di essi o nelle immediate vicinanze, di regola in tane o gallerie scavate dal genitore; oppure somministrato direttamente alla prole, da parte del genitore o da un "aiutante" (l'esempio più significativo rimane quello delle operaie sterili degli insetti eusociali), spesso in nidi approntati dal genitore, da solo o con l'aiuto del partner, o da consanguinei.

A seconda della natura del nutrimento utilizzato dagli embrioni o dai giovani che si vengono sviluppando, si distinguono – oltre alla fornitura di cibo proveniente dall'ambiente, di cui si è detto nelle righe precedenti – cinque forme di matrotrofia.

- i. Nell'**oofagia** si ha l'ingestione di altre uova presenti nelle vie genitali materne o dei prodotti del loro riassorbimento, una situazione nota per un turbellario, un polichete, diversi nematodi e cinque echinodermi appartenenti alle diverse classi, ricci di mare esclusi. In *Salamandra atra* le larve si nutrono di uova non fecondate che si trovano nell'utero dove si stanno sviluppando. Anche uova sterili prodotte da formiche operaie (o dalle regine) vengono a volte fornite come cibo alle larve da esse accudite.
- ii. Si ha **adelfofagia** quando il nutrimento è rappresentato da altri embrioni (fratelli) presenti nelle vie genitali della femmina. I pochi casi conosciuti riguardano lo squalo toro (*Carcharias taurus*) e alcune popolazioni di salamandra pezzata



Figura 4.12 Nel piccione selvatico (*Columba livia*) i genitori alimentano i loro pulcini con derivati delle cellule epiteliali del gozzo. Una forma di matrotrofia, detta *dermatofagia*, che in questo caso coinvolge anche il genitore maschio.

(*Salamandra salamandra*; Figura 4.13), oltre a un gasteropode, un genere di ditteri, quattro isopodi, diverse stelle di mare e due stelle di mare serpentine. Con l'adelfofagia può essere confrontata l'utilizzazione, da parte dell'embrione di una larga maggioranza delle angiosperme, delle cellule triploidi dell'endosperma, che risultano da una fecondazione parallela a quella da cui prende origine il seme (Paragrafo 4.6.3). Una somiglianza ancora maggiore si trova nel modo in cui viene nutrito l'embrione in alcune cocciniglie (insetti omotteri). Qui i nutrienti derivano da un tessuto pentaploide (*micetoma*, che ospita anche simbionti unicellulari), derivante dalla fusione di un nucleo dell'embrione (diploide) con il nucleo polare primario che non ha completato la seconda divisione meiotica (e quindi è funzionalmente diploide) e con il nucleo polare sister, che invece è aploide (Schrader 1923).

- iii. Quando i nutrienti sono forniti direttamente dai liquidi presenti nella cavità del corpo della madre (o, in qualche caso, dai tessuti di questa) e vengono assorbiti (o fagocitati), si parla di **istotrofia**, una modalità riscontrata in un paio di acari, un crostaceo decapode, un coleottero e alcuni echinodermi delle diverse classi, crinoidi esclusi, ma ricorre anche –limitatamente alle prime fasi dello sviluppo dell'embrione– in un certo numero di poriferi, cnidari, nematodi, molluschi, policheti, briozoi e crostacei (branchiopodi e isopodi).
- iv. Si ha **istofagia** quando la prole ingerisce secrezioni tissutali o ghiandolari, frammenti di cellule, ma anche porzioni di tessuto, soprattutto dell'epitelio (a volte ipertrofico) delle vie genitali della madre, o, in rari casi, interi organi o l'intera madre (in questi casi limite si parla di *matrofagia*; vedi il caso dell'acaro *Adactylidium*, Paragrafo 5.2.3.1). Istofagia (non sempre adeguatamente documentata) sembra essere presente in tutti gli pseudoscorpioni, in numerosi policheti e ditteri e in altri animali, fra cui alcuni scorpioni, isopodi ed echinodermi. Un caso particolare di istofagia si ha in alcune specie di cecilie (anfibi, gimnofioni), dove i nuovi nati si nutrono staccando dall'esterno brandelli di pelle della loro madre (Wilkinson *et al.* 2013; Figura 4.14). Dall'esterno del corpo della madre è anche la matrofagia in alcuni ragni, come per esempio *Stegodyphus lineatus* (Salomon *et al.* 2015; Figura 4.15). In questa forma estrema (suicida) di fornitura di cure parentali, la madre da prima si consuma nel rigurgitare cibo e prodotti della dissoluzione di suoi organi interni per nutrire la prole, poi, una volta deceduta a causa di questo, viene completamente divorata dai suoi nati.



Figura 4.13 In alcune popolazioni della salamandra pezzata (*Salamandra salamandra*) si osserva l'adelfofagia, una forma di matrotrofia nella quale il nutrimento di un embrione consiste negli embrioni dei suoi fratelli.



Figura 4.14 Nell'anfibi gimnofione *Microcaecilia dermatophaga* i piccoli si nutrono di porzioni di pelle della madre, che staccano attivamente grazie a denti giovanili specializzati; una forma di matrotrofia detta istofagia.



Figura 4.15 Nel ragno *Stegodyphus lineatus* la matrotrofia assume la forma estrema della matrofagia, con i nuovi nati che finiscono per divorare il corpo della madre.

- v. La **placentotrofia** prevede invece una stretta apposizione o anche una vera e propria fusione fra i tessuti del feto e quelli materni, che consente un continuo scambio di fluidi. Caratteristica e diversificata nei suoi caratteri strutturali e funzionali all'interno dei mammiferi placentali, questa forma di matrotrofia è presente anche in alcuni rappresentanti di diversi gruppi di invertebrati (poriferi, cnidari, acelomorfi, gastrotrichi, rotiferi, entoprotti, ciclofori, platelminti, nemertini, anellidi, molluschi, briozoi, artropodi, onicofori e nematodi).

4.5 Cure parentali negli animali

Nello studio del comportamento animale, le **cure parentali** sono specifici comportamenti dei genitori, o almeno di uno di essi, che permettono lo sviluppo della prole in condizioni idonee o comunque ne aumentano le probabilità di sopravvivenza. Queste cure possono essere fornite in fasi diverse della vita dei figli, comprendendo sia comportamenti in fase prenatale, come la guardia delle uova, che postnatale, come la protezione da predatori e parassiti e l'alimentazione dei piccoli.

In alcuni gruppi zoologici si osserva un'estrema diversità nei rapporti che possono intercorrere fra adulti e prole, a volta anche tra specie strettamente imparentate tra loro. Riportiamo qui alcuni esempi, particolarmente significativi, dei comportamenti che si sono evoluti nell'ambito degli anfibii anuri, mentre rinviamo alla Tabella 4.7. per una sintesi delle strategie adottate dai pesci e alla scheda 4.1 per alcuni aspetti della matrotrofia (gravidanza e allattamento) nei mammiferi.

Tra i vertebrati terrestri, gli anuri rappresentano il gruppo zoologico dove si osserva la maggiore diversità di forme di incubazione: uno dei genitori porta su di sé o dentro di sé le uova o i girini. Nel rospo ostetrico (*Alytes obstetricans*; Figura 4.16) il maschio avvolge attorno alle proprie zampe posteriori i cordoni di uova deposti da una o più femmine con cui si è accoppiato, trasportandole fino alla schiusa. Nella pipa americana (*Pipa pipa*), invece, la femmina colloca le uova e i girini in profondi infossamenti della cute del proprio dorso e li trasporta così fino al completamento della metamorfosi. Nelle *Gastrotheca* dell'America centrale e meridionale, la femmina è provvista di una sorta di marsupio dorsale, che in qualche specie presenta al proprio interno aree specializzate attraverso le quali fra la madre e i figli avvengono scambi di gas, acqua ed escreti. In *Rheobatrachus silus* la femmina ingerisce le uova appena fecondate: l'incubazione (cinque o sei settimane) ha luogo all'interno dello stomaco materno. Nel rinoderma di Darwin (*Rhinoderma darwini*) è invece il maschio a ospitare nella propria sacca vocale i girini appena usciti dall'uovo; questi vi rimarranno, nutrendosi di sostanze derivanti dai tessuti del genitore, fino a quando avranno assunto l'aspetto di minuscole ranocchie.

Quando le cure parentali sono a carico di un solo genitore, questo è quasi sempre la madre. Tuttavia, oltre che in *Rhinoderma darwini*, la cura della prole è interamente affidata al padre anche in altri animali di gruppi molto diversi. Fra questi i cavallucci marini (*Hippocampus* spp.; singnatiidi), dove il maschio possiede una capace tasca incubatrice ventrale, presente anche in parecchie specie di pesci ago come *Syngnathus* e *Nerophis*, anche questi appartenenti ai singnatiidi, ed alcuni diplopodi, nei quali il maschio rimane avvolto attorno alle uova deposte dalla sua partner, fino alla schiusa. Nel polichete nereidide *Neanthes arenaceodentata* i due partner formano un tubo mucoso comune, all'interno del quale emettono i gameti. La femmina muore dopo poco,



Figura 4.16 Un maschio di rospo ostetrico (*Alytes obstetricans*) che porta le uova di una o più femmine con cui si è accoppiato.

mentre il maschio rimane con la prole, che è a sviluppo diretto, fino alla schiusa, che ha luogo una decina di giorni dopo la fecondazione, e anche dopo, per altre tre settimane.

L'incubazione delle uova è a totale carico del maschio anche in alcuni uccelli, fra i quali abbiamo già ricordato il pinguino imperatore. Straordinario è lo sforzo prodotto dal maschio del fagiano australiano (*Leipoa ocellata*; galliformi megapodidi), che per sei lunghi mesi spende cinque ore al giorno per costruire e mantenere il gigantesco ammasso di sabbia e materiale organico in decomposizione nel quale, spostando ogni volta un'enorme quantità di materiali, fa posto alle uova deposte dalla femmina, una per volta. L'incubazione di queste è affidata al calore liberato dalla decomposizione del materiale organico di cui è largamente costituito il nido e i continui rimaneggiamenti che ne compie il maschio assicurano all'embrione le condizioni opportune per il procedere del suo sviluppo fino alla schiusa.

1.	pesci che non prestano cure parentali
1.1.	uova rilasciate in ambiente aperto
1.1.1.	uova rilasciate nell'acqua
1.1.2.	uova rilasciate sul substrato
1.1.3.	uova rilasciate nella sabbia, fuori dall'acqua
1.2.	ovatura nascosta
1.2.1.	uova rilasciate sul fondale
1.2.2.	uova rilasciate in fenditure del substrato
1.2.3.	uova rilasciate su invertebrati
1.2.4.	uova rilasciate sulla spiaggia
2.	pesci che prestano cure parentali all'ovatura deposta
2.1.	uova rilasciate sul substrato
2.1.1.	uova rilasciate sul fondale roccioso
2.1.2.	uova rilasciate sulla vegetazione sommersa
2.1.3.	uova deposte nella sabbia, fuori dall'acqua
2.1.4.	uova rilasciate nell'acqua
2.2.	uova deposte in un nido
2.2.1.	nido di sassi e ghiaia
2.2.2.	nido nella sabbia
2.2.3.	nido di materiali vegetali (sciolti oppure incollati insieme)
2.2.4.	nido di bolle
2.2.5.	nido in una cavità naturale
2.2.6.	nido di materiale misto
2.2.7.	uova deposte in un anemone di mare
3.	pesci in cui le uova vengono trattenute dal genitore
3.1.	uova trattenute all'esterno del corpo (incubazione)
3.1.1.	uova trattenute dalla madre fino al loro trasferimento a un substrato di ovideposizione
3.1.2.	incubazione in bocca
3.1.3.	incubazione nella camera branchiale
3.1.4.	incubazione in un marsupio
3.2.	uova trattenute all'interno del corpo (viviparità in senso lato)
3.2.1.	viviparità facoltativa
3.2.2.	viviparità obbligata senza matrotrofia
3.2.3.	viviparità obbligata con matrotrofia

Tabella 4.7 Una classificazione delle strategie adottate dai pesci nell'ovideposizione e nella fornitura di cure parentali, (secondo Balon 1975, 1984, semplificata).

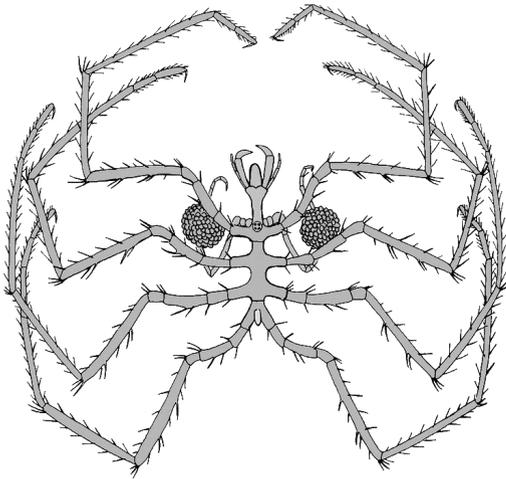


Figura 4.17 Un maschio del picnogonide *Nymphon rubrum* che porta le masse di uova prodotte dalla femmina, trattenute da un paio di appendici specializzate anteriori dette ovigeri.

Fra gli invertebrati, l'esempio più notevole di cure parentali paterne è offerto dai picnogonidi, nei quali i maschi portano, appese a un paio di appendici specializzate (ovigeri) le voluminose masse d'uova prodotte dalle femmine (Figura 4.17). Un maschio può portare contemporaneamente fino a una dozzina di gruppi di uova, prodotti da femmine diverse e presi in carico dal maschio stesso in tempi successivi, per cui gli embrioni si trovano in fasi diverse del loro sviluppo.

Meno impegnative sono le cure parentali paterne di alcune grandi cimici d'acqua (eterotteri belostomatidi): nel genere *Lethocerus*, i maschi fanno la guardia alle uova incollate dalle femmine sugli steli delle piante palustri, poco al di sopra del pelo dell'acqua, e provvedono a mantenerle umide, mentre i maschi dell'affine genere *Belostoma* le portano fino alla schiusa sul proprio dorso, dove le femmine le hanno scaricate.

Le cure prestate alla prole da uno dei due genitori, o da entrambi, rappresentano una forma di investimento parentale prolungato. In alcuni animali, tuttavia, alla nuova generazione offrono invece la loro assistenza individui diversi dai

genitori: può trattarsi di individui specializzati per questa funzione, come avviene nelle specie eusociali (vedi casta operaia di api, formiche, termiti), o di individui consanguinei che, almeno nella stagione corrente, non si riproducono. È questo il caso della ghiandaia della Florida (*Aphelocoma coerulescens*), in cui i giovani aiutano spesso i propri genitori, dando da mangiare ai propri fratelli o facendo la guardia e proteggendoli così dai predatori. Ricordiamo infine il comportamento parassitario del cuculo europeo (*Cuculus canorus*) e di un'altra sessantina di specie della medesima famiglia: in questi uccelli la femmina depone le uova nei nidi di altri uccelli, affidando completamente a questi l'incubazione e la successiva nutrizione del nidiaceo.

4.6 Investimento nello sviluppo del gametofito e dello sporofito nelle piante

La maggior parte delle piante e tutte le embriofite hanno un ciclo vitale aplodiplonte. Sembra quindi opportuno distinguere l'investimento parentale destinato allo sviluppo del gametofito (operato dallo sporofito della generazione precedente), da quello destinato allo sviluppo dello sporofito (operato dal gametofito della generazione precedente). Le considerazioni più generali sull'investimento parentale da parte del gametofito e dello sporofito in un ciclo aplodiplonte si applicano comunque anche alle alghe pluricellulari con ciclo aplonte e diplonte, rispettivamente.

4.6.1 Sviluppo del gametofito

Nelle piante dove il gametofito conduce vita indipendente rispetto allo sporofito che lo ha generato (per esempio in molte alghe, nei muschi e nelle felci) l'investimento parentale di quest'ultimo si limita di norma alla fornitura alla spora di sostanze di riserva, ed eventualmente, nelle piante terrestri in particolare, anche di strati protettivi di rivestimento che ne aumentano le probabilità di sopravvivenza e dispersione (Paragrafo 3.1.2.1). Nelle piante con sporofito eterosporo (Paragrafo 3.3.2.1), microspore e megaspore sono destinatarie di un investimento parentale differenziale.

Tuttavia vi sono molti casi nei quali i gametofiti, durante fasi più o meno estese del loro sviluppo, beneficiano della protezione e del nutrimento dello sporofito che li ha generati. Questo si osserva in alcuni taxa di alghe appartenenti a diversi gruppi (ad esempio, tra le fucali e le ascoseirali nelle alghe brune, Paragrafo 7.2), ma è invece tipico delle piante a seme. Qui il megagametofito è trattenuto e nutrito dallo sporofito parentale, che per suo tramite trattiene e addirittura nutre per qualche tempo gli sporofiti che il megagametofito potrà eventualmente generare (vedi il Paragrafo successivo). Il microgametofito, corrispondente al granulo pollinico (Figura 4.18), si svilupperà solo grazie ai nutrienti forniti alla microspora dallo sporofito parentale. Nelle angiosperme, un tessuto specializzato all'interno delle antere, il *tappeto*, che circonda le cellule madri delle microspore, produce un liquido nutritivo (*fluido tapetale*) che contribuisce allo sviluppo e alla maturazione di quest'ultime.

4.6.2 Sviluppo dello sporofito

Tra le piante in cui la generazione del gametofito è dominante su quella dello sporofito, vi sono gruppi dove quest'ultimo non è autosufficiente. Nelle briofite (muschi, epatiche e antocerote) la nutrizione dello sporofito dipende, per un periodo più o meno lungo, dal gametofito, attraverso lo sviluppo di cellule o di tessuti specializzati per il trasferimento di nutrienti da genitore a figlio, come avviene attraverso la placenta dei mammiferi. Lo stesso vale per il carposporofito delle floridee tra le alghe rosse (Fig. 7.7), anch'esso dipendente, dal punto di vista nutrizionale, dal gametofito.

Nelle tracheofite, dove la generazione dello sporofito è dominante su quella del gametofito, il gametofito femminile è relativamente piccolo e ha una funzione trofica e protettiva relativamente scarsa nei confronti dello sporofito, e comunque limitata a una fase embrionale.

Nelle felci, come negli equiseti (Figura 4.19), lo sporofito embrionale è trattenuto dal gametofito che lo nutre durante le prime fasi del suo sviluppo, fino a quando esso produce le prime foglie e le prime radici, divenendo indipendente. In parallelo, il piccolo gametofito genitore generalmente appassisce e infine muore, un fenomeno analogo alla matrotrofia estrema di alcuni animali (Paragrafo 4.4.4).

Nelle spermatofite lo sporofito embrionale è trattenuto dal megagametofito, ma non va dimenticato che questo, a sua volta, è trattenuto dallo sporofito della generazione precedente. Nutrimento e protezione durante lo sviluppo di un giovane sporofito sono quindi forniti, in ultima analisi, dai tessuti dello sporofito che ha prodotto il megagametofito genitore. Tuttavia, le risorse trofiche per le prime fasi di sviluppo del nuovo sporofito sono fornite con modalità diverse. Nelle gimnosperme le cellule uovo sono gigantesche, infarcite di carboidrati e proteine, e sono le cellule del gametofito femminile (aploide) che continuano ad accrescersi e a funzionare come un tessuto nutritivo, detto **endosperma primario**, destinato a essere inglobato nel seme (vedi Paragrafo successivo). Nelle angiosperme, invece, le sostanze di riserva per lo sviluppo del nuovo sporofito vengono da un tessuto (triploide), detto **endosperma secondario**, che deriva dalla fecondazione in parallelo di un'altra cellula dello stesso megagametofito da parte dello stesso granulo pollinico (*doppia fecondazione*, Paragrafo 3.5.2.2). L'endosperma secondario potrebbe, per certi versi, essere considerato un embrione fratello del nuovo sporofito, cosicché, questa modalità di trasferimento di risorse da genitore a figlio ("passando per un fratello") potrebbe essere avvicinata all'adelfofagia negli animali.

Nelle spermatofite, l'investimento parentale nel giovane sporofito, che va in generale ben oltre l'ovogenesi, si modula soprattutto attraverso lo sviluppo del seme e, nelle angiosperme, del frutto. Allo sviluppo di queste due strutture, rivolgiamo quindi ora la nostra attenzione.

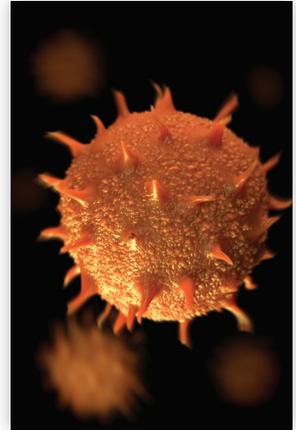


Figura 4.18 Un granulo di polline di girasole (*Helianthus annuus*). Tutte le risorse energetiche e materiali per lo sviluppo di questo gametofito sono state fornite dallo sporofito che lo ha generato.



Figura 4.19 Durante le prime fasi di sviluppo, lo sporofito degli equiseti (qui i fusti fertili di *Equisetum arvense*) è nutrito dal gametofito che lo ha generato.

4.6.3 Sviluppo del seme e del frutto

Il **seme** è una struttura composta che si sviluppa dall'ovulo in quel vasto clade di piante che da questo prende il nome di spermatofite (Paragrafo 3.4.2.1). Un seme comprende: i) l'embrione, ovvero il nuovo sporofito, derivante dalla fecondazione di una cellula del gametofito femminile da parte di una cellula di un gametofito maschile; ii) un tessuto nutritivo, rappresentato quasi sempre dall'endosperma, costituito da tessuti del megagametofito genitore (*endosperma primario* delle gimnosperme) o da tessuti derivanti da una fecondazione parallela (*endosperma secondario* delle angiosperme) e iii) un rivestimento (integumento) al quale possono contribuire tessuti del megagametofito e dello sporofito della generazione precedente. In un seme si trovano quindi di norma tessuti di tre diverse generazioni: due generazioni sporofitiche successive e la generazione gametofitica che tra queste si interpone.

Accompagnato o meno dal frutto (vedi oltre), il seme è una struttura atta alla dispersione. A maturità il seme entra in una fase di *quiescenza* o *dormienza* durante la quale sono sospese gran parte delle funzioni metaboliche, che riprenderanno se e quando si verificheranno le condizioni per la germinazione. Vi sono enormi differenze tra le specie sia per la durata del tempo minimo di dormienza, che per la durata della potenziale vitalità, o *germinabilità* (da poche settimane a diversi anni). In genere, la germinabilità declina rapidamente dopo il primo anno, o dopo pochi anni, ma singoli semi possono durare molto di più della media della loro specie. Ai fini orticoli si considera che la germinabilità dei semi di cipolla sia limitata a due anni, quella di finocchio, melanzana, pisello, prezzemolo, sedano e spinacio a tre anni, quella di pomodoro, zucca e anguria a quattro, quella di bietola, melone e cetriolo a cinque. La lunghezza dell'intervallo temporale durante il quale un seme può rimanere vitale e capace di germinare non dipende solo dalla specie, ma anche, e in notevole misura, dalle condizioni in cui viene conservato. Il seme più vecchio del quale sia stata verificata la germinabilità appartiene a una cariofillacea artica (*Silene stenophylla*), con un'età di $31,800 \pm 300$ anni per un campione di semi ancora vivi, a suo tempo immagazzinati da uno scoiattolo e rimasti protetti fino ad oggi sotto il permafrost (Yashina *et al.* 2012); questa datazione è stata effettuata mediante il ^{14}C , così come nel caso dei semi di palma da datteri (*Phoenix dactylifera*; Figura 4.20) vecchi di 2000 anni, anch'essi germinabili, ritrovati nel corso di scavi archeologici nel palazzo di Erode il Grande a Masada, in Israele (Sallon *et al.* 2008). Egualmente attendibile è la datazione (1300 anni) di semi germinabili di loto (*Nelumbo nucifera*, nelumbonacee) trovati nel letto disseccato di un lago nella Cina nordorientale (Shen-Miller *et al.* 1995). Per un approfondimento sulla fisiologia dello sviluppo, della germinazione e della dormienza del seme si veda Bewley *et al.* (2012).

Il modo in cui il nutrimento fornito dal genitore viene immagazzinato nel giovane embrione può variare comunemente da gruppo a gruppo. Tra le angiosperme, nella maggior parte delle eudicotiledoni i *cotiledoni*, o foglie embrionali, accumulano i nutrienti che saranno utilizzati durante e dopo la germinazione. Durante lo sviluppo dell'embrione, i cotiledoni si inspessiscono riempiendosi di amido, olii e proteine, mentre l'endosperma, fonte dei nutrienti, si riduce fino a esaurirsi. Nelle monocotiledoni, l'unico cotiledone rimane generalmente esile, mentre l'endosperma permane nel seme maturo. Durante la germinazione, il cotiledone, detto *austorio*, agisce come tessuto a funzione assorbente e digestiva, trasferendo i nutrienti dall'endosperma all'em-



Figura 4.20 Frutti della palma da datteri (*Phoenix dactylifera*). Semi di dattero vecchi di 2000 anni hanno mostrato di essere ancora in grado di germinare.

brione. Tra questi due estremi, esiste un'enorme varietà di modalità di sviluppo intermedie, dove sia i cotiledoni che l'endosperma partecipano al nutrimento dell'embrione durante la germinazione. Un seme maturo nel quale l'endosperma è molto abbondante, come nel frumento (genere *Triticum*), è detto *albuminoso*, mentre se a maturità l'endosperma è diffuso o assente (molte leguminose, tra cui piselli e fagioli) il seme è detto *esalbuminoso*.

L'entità della crescita e dello sviluppo embrionale che avvengono prima della dormienza sono estremamente variabili. Le orchidee e le bromeliacee, per esempio, hanno semi piccoli, quasi polverosi, nei quali l'embrione è solo una piccola sfera di cellule senza cotiledoni, radichetta o tessuto vascolare. All'estremo opposto, nel frumento, l'embrione al momento della germinazione è già a un stadio di sviluppo molto avanzato, con sei piccole foglie. Considerato che una pianta di frumento a completo sviluppo ha in genere solo 10 o 12 foglie, oltre la metà delle foglie del nuovo sporofito viene prodotta mentre esso è racchiuso nel gametofito genitore, a sua volta racchiuso nel precedente sporofito genitore. Il seme più grosso è quello di una palma endemica delle Seychelles, il cocco di mare (*Lodoicea maldivica*), che può arrivare a un diametro di 50 cm e a un peso di oltre 20 kg. Come nel comune cocco (*Cocos nucifera*), la maggior parte della massa del seme ("latte" e "polpa") è costituita dall'endosperma triploide.

Il **frutto** è una struttura della pianta, tipica delle angiosperme, deputata alla protezione e alla dispersione dei semi (Tabella 4.8). Il frutto non contribuisce direttamente al nutrimento dell'embrione, ma esso determina largamente le probabilità di sopravvivenza di quest'ultimo. Per questo motivo, i processi di sviluppo della pianta madre che portano alla sua produzione e l'investimento di energie a ciò destinato potrebbero essere assimilati alle cure parentali negli animali (vedi Paragrafo precedente).

Dal punto di vista dello sviluppo, il frutto deriva dai tessuti dall'ovario (Paragrafo 3.4.2.1) ed è quindi a rigore una struttura esclusiva delle angiosperme (per un approfondimento sulla fisiologia della produzione e maturazione dei frutti si veda Nath *et al.* 2014). Tuttavia, in alcune gimnosperme (per esempio nel *Ginkgo*, nel tasso e nel ginepro) attorno al seme si sviluppa un involucro carnoso che, sebbene non possa meritare il nome di frutto a causa di una diversa origine nello sviluppo, dal punto di vista funzionale assume un ruolo non diverso da quello dei frutti delle angiosperme.

Nelle angiosperme, il frutto può derivare in modo esclusivo dai tessuti dall'ovario (*frutto vero*, per esempio nel fagiolo; Figura 4.21a), oppure alla sua formazione possono partecipare anche tessuti del ricettacolo, degli stami, dei sepali o dei petali. In questo secondo caso viene detto *frutto accessorio* (o *falso frutto*, per esempio nel pero, dove gran parte del frutto si sviluppa dal ricettacolo; Figura 4.21b). La modalità di fusione dei carpelli nel fiore determina la formazione del frutto. Se il frutto deriva da un singolo carpello o da più carpelli fusi insieme si ha un *frutto semplice* (come nel fagiolo), mentre se un unico frutto deriva da più carpelli separati si ha un *frutto composto* (come la mora del rovo; Figura 4.21c). Infine, se un singolo frutto accessorio si sviluppa da un'infiorescenza, si ha un *frutto multiplo* (come nell'ananas e nel fico; Figura 4.21d).

I frutti sono inoltre classificati in *secchi* e *carnosi*. I primi possono aprirsi a maturità, consentendo la dispersione dei semi (*frutti secchi deiscenti*) oppure rimangono chiusi (*frutti secchi indeiscenti*). I frutti carnosi, di norma indeiscenti, sono invece generalmente destinati al consumo di animali che possono provvedere in vario modo alla disseminazione (Tabella 4.8).

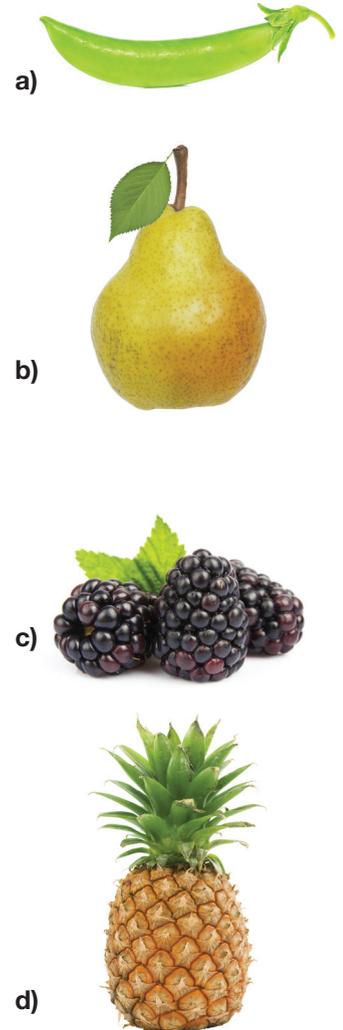


Figura 4.21 a) Il vero frutto del fagiolo (*Phaseolus vulgaris*). b) Il frutto accessorio (o falso frutto) del pero (*Pyrus* sp.). c) Il frutto composto del rovo (*Rubus ulmifolius*). d) Il frutto multiplo dell'ananas (*Ananas comosus*).

Tabella 4.8 Agenti di dispersione dei semi.

Agente	Termine descrittivo	Esempio
Animali	Zoocoria	
Attaccato all'animale	Epizoocoria	<i>Bidens</i> (asteracee), con frutti (acheni) provvisti di due lunghe appendici denticolate che si attaccano al pelo dei mammiferi
Mangiato dall'animale	Endozoocoria	Rosa canina (<i>Rosa canina</i> ; rosacee), il cui vistoso falso frutto (<i>cinorrodo</i>) viene mangiato da uccelli che ne disperdono i semi ancora vitali con i loro escrementi
Uccelli	Ornitocoria	Rosa canina (v. sopra); pino cembro (<i>Pinus cembra</i>) i cui semi vengono nascosti dalla nocciolaia (<i>Nucifraga caryocatactes</i>) che se ne nutrirà all'arrivo della cattiva stagione, ma una parte dei semi non viene ritrovata dall'uccello e dà vita a nuove piante
Mammiferi	Mammalocoria	Semi di quercia (<i>Quercus</i> spp.; Fagacee) dispersi da roditori
Pipistrelli	Chiroterocoria	Banano (<i>Musa paradisiaca</i> ; musacee) e mango (<i>Mangifera indica</i> ; anacardiacee), i cui semi vengono dispersi da pipistrelli frugivori (<i>Cynopterus</i> spp. e altri)
Formiche	Mirme(co)coria	Mirto (<i>Myrtus communis</i> ; mirtacee), alaterno (<i>Rhamnus alaternus</i> ; rhamnacee): semi dispersi da formiche che si nutrono di un'appendice del seme (<i>eliosoma</i>) senza danneggiarlo
Vento	Anemocoria	Pioppo (<i>Populus</i> spp.; salicacee), acero (<i>Acer</i> spp.; aceracee)
Acqua	Idrocoria	Ravastrello (<i>Cakile maritima</i> ; brassicacee), ninfea comune (<i>Nymphaea alba</i> ; ninfeacee)
La pianta stessa	Autocoria	Cocomero asinino (<i>Ecballium elaterium</i> ; cucurbitacee), per esplosione del frutto

L'investimento parentale varia moltissimo nel numero di frutti (generalmente elevato per frutti piccoli e secchi, basso per frutti grandi e carnosì), nelle riserve energetiche destinate allo sviluppo di ciascun frutto (generalmente bassa per i frutti secchi, più elevata per quelli carnosì), e nel numero di semi affidati alla dispersione di un singolo frutto (da uno, nel cocco, a quasi quattro milioni nell'orchidea *Cynoches*).

5

Genetica e citogenetica della riproduzione

- 5.1 Riproduzione asessuale
- 5.2 Riproduzione sessuale e sessualità

Tra i molti aspetti che distinguono le diverse modalità riproduttive, in questo capitolo vengono trattati in modo particolare gli effetti dell'adozione di una determinata modalità riproduttiva sulla genetica della trasmissione ereditaria e le sue conseguenze in termini di produzione di varianti genetiche attraverso le generazioni.

Nel trattare questi argomenti in un contesto tassonomico ampio, come quello che è oggetto di questo volume, è opportuno vagliare attentamente le generalizzazioni che vengono necessariamente introdotte perché, di là dalle possibili giustificazioni, queste possono rendere un quadro falsato della genetica della trasmissione attraverso la riproduzione. Prima di addentrarci nell'esplorazione in dettaglio di questi temi, sarà quindi utile mettere in evidenza alcuni aspetti dell'argomento che vanno tenuti presenti durante la lettura del capitolo.

- Per una determinata specie, gli effetti della riproduzione sulla produzione di variazione genetica non dipendono solo dallo specifico carattere della modalità riproduttiva adottata, ma anche da un grande numero di fattori a contorno, tra i quali hanno particolare rilievo le caratteristiche del **sistema genetico** dell'organismo (White 1984). Questo comprende sia l'organizzazione del materiale ereditario (per esempio, la quantità totale di DNA, il numero di cromosomi e il numero di serie di cromosomi omologhi), sia il modo in cui il materiale genetico è trasmesso attraverso le generazioni (per esempio, in dipendenza dal sistema di accoppiamento o dal tipo di ciclo vitale).
- Non tutto il DNA di un organismo eucariote si trova nel nucleo e non tutto quello di un procariote si trova nell'unico cromosoma. Prenderemo in considerazione tutti gli elementi genetici degli organismi trattati, tuttavia è bene tener presente fin d'ora che molti aspetti della genetica della trasmissione di uno specifico genoma di un determinato organismo non sono in generale estensibili ad altri genomi dello stesso organismo.
- Seguendo l'approccio tradizionale della genetica classica, nella trattazione che segue adotteremo la semplificazione di pensare ai cromosomi come costituiti da geni separati da sequenze non codificanti, ma l'informazione ereditaria è organizzata lungo un cromosoma in modo più complesso di quello schematizzabile come semplice concatenazione di unità codificanti e non codificanti discrete (Pearson 2006). Alcuni di questi aspetti possono avere ricadute non trascurabili sulla genetica della trasmissione e sui processi evolutivi, ma il loro studio è ancora in una fase iniziale.
- La genetica della trasmissione dei caratteri ereditari non esaurisce l'argomento degli effetti della riproduzione sui processi evolutivi. Questa visione deriva da una concezione dell'evoluzione che considera i termini "genetico" ed "ereditabile" come sinonimi. Tuttavia, esistono altre forme di ereditarietà, la cui importanza si sta cominciando a capire solo negli

ultimi anni. Molti tratti del fenotipo, morfologici, fisiologici e comportamentali, possono essere trasmessi attraverso le generazioni in modo indipendente dalla trasmissione di specifiche sequenze di DNA. I diversi sistemi alternativi di trasmissione ereditaria sono collettivamente chiamati sistemi di ereditarietà epigenetica (Epigenetic Inheritance Systems; Jablonka e Lamb 2005).

- Da ultimo, l'aggettivo "genetico" applicato a un carattere fenotipico non va inteso come sinonimo di un fenotipo rigidamente determinato, poiché a uno stesso genotipo possono corrispondere più fenotipi distinti. Esempi di questo fenomeno, noto come plasticità fenotipica, sono il polifenismo stagionale di alcune farfalle, il polifenismo di casta degli insetti sociali e la determinazione ambientale del sesso in alcuni rettili (Fusco e Minelli 2010).

5.1 Riproduzione asessuale

Cosa c'è da dire sulla genetica della riproduzione asessuale? Apparentemente, al di là dei diversi meccanismi con cui nuovi individui si generano, o segregano, da individui già esistenti (Capitolo 3; Figura 5.1), la definizione stessa di riproduzione asessuale (Capitolo 1) ci dice che dovrebbe trattarsi della produzione di una discendenza costituita da copie genetiche perfette, o quasi, del genitore. La genetica della riproduzione asessuale sembrerebbe quindi coincidere con la genetica della replicazione del DNA. Vedremo presto che le cose non stanno esattamente in questi termini.

In primo luogo, la genetica della riproduzione asessuale coincide solo in parte con la genetica della replicazione del DNA, perché alcune forme di riassortimento genetico si ritrovano regolarmente anche nei meccanismi ereditari associati a questa modalità riproduttiva. In secondo luogo, la replicazione del DNA non è un processo chimico che decorre in modo indipendente dalla costituzione e dallo stato dinamico della cellula o dall'organismo nel suo insieme. Il genoma non è quell'archivio sicuro di informazione genetica per lo sviluppo e la sopravvivenza dell'organismo che una visione troppo semplificata dei fenomeni dell'ereditarietà potrebbe suggerire. Esso va visto piuttosto come una componente cellulare molto dinamica, continuamente e attivamente impegnata nella gestione di eventi di mutazione, dovuti ai limiti naturali della stabilità dei legami chimici, dalla precisione non assoluta del meccanismo di replicazione del DNA o dal movimento di elementi genetici di diverso tipo e di diversa provenienza (Pearson 2006). L'incidenza di questi diversi elementi di instabilità sulla fedeltà della copia attraverso la riproduzione asessuale dipende a sua volta dall'organizzazione del materiale ereditario nei diversi genomi di un organismo, nel nucleo o negli organelli citoplasmatici delle cellule eucarioti, nel cromosoma o nei plasmidi delle cellule procarioti. Le molecole di DNA nei diversi genomi variano notevolmente per numero, dimensioni e costituzione, per l'associazione o meno con proteine strutturali, come gli istoni, e con complessi enzimatici, quali il sistema di riparazione del DNA. Inoltre, il processo di replicazione del DNA può essere variamente coordinato con il ciclo cellulare e, quando il primo non coincida con il secondo, con il ciclo vitale. Tutti questi aspetti possono incidere significativamente sull'introduzione di variazione genetica attraverso la riproduzione asessuale.

Riassumendo, sebbene dal punto di vista della genetica della trasmissione la riproduzione asessuale sia una forma di **riproduzione clonale**, cioè una forma di riproduzione che, in linea di principio, non comporta modificazioni dell'informazione genetica attraverso le generazioni, producendo quindi dei **cloni** (Scheda 5.1), tuttavia, per i motivi sopra esposti, questo è vero solo in una certa misura, e un grande numero di eventi, più o meno legati alla riproduzione, fa sì che si possa generare una certa quantità di variazione genetica (ed epigenetica) *entro* uno stesso clone.

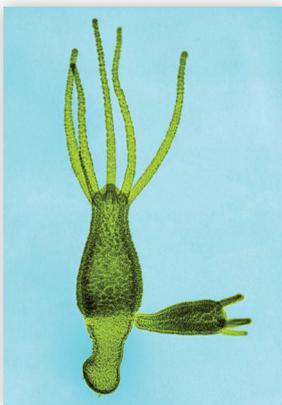


Figura 5.1 L'idrozoo solitario d'acqua dolce *Hydra* si riproduce asessualmente per gemmazione.

SCHEMA 5.1

Cloni

Il termine **clone** viene usato con due significati che, sebbene simili, sono in effetti distinti. Si usa per (i) indicare un'entità biologica (per esempio, un segmento di DNA, un gene, un genoma, una cellula, un organismo pluricellulare) che è geneticamente identica a un'altra (per esempio, si può dire: "A è un clone di B"), oppure per (ii) indicare l'insieme delle entità geneticamente identiche che sono derivate dalla replicazione di una stessa entità biologica di un loro comune antenato (per esempio, si può dire: "A, B e C appartengono allo stesso clone"). Nel primo caso, "clone" indica semplicemente l'identità genetica tra due o più enti, nel secondo caso, il termine "clone" assume una valenza genealogica, come insieme di linee di discendenza geneticamente invariante. Ad aumentare la confusione, in italiano "cloni", al plurale, può indicare anche i membri di un clone, in inglese *clonemates*, oltre che cloni distinti. Noi tradurremo *clonemates* con il termine *derivati clonali*.

Diversi fenomeni genetici, tra i quali le mutazioni geniche, fanno sì che cloni "puri al 100%" siano molto improbabili, specialmente a livello di un intero genoma. È assodato, per esempio, che le cellule somatiche di un organismo pluricellulare presentano di fatto livelli più o meno elevati di *variazione genetica intraclonale* (a rigore, un ossimoro). Per questa ragione, quando ci si riferisce all'identità genetica tra i membri di un clone, è implicito che si sta trascurando la variazione dovuta a mutazioni di origine recente. Non essendo nota, in generale, la variazione genetica di un clone al di fuori dei loci studiati, è stato suggerito (Lushai e Loxdale 2002) che un clone dovrebbe essere più correttamente detto **clonotipo**, in analogia con il concetto di genotipo, che può essere definito su un numero limitato di loci.

Di là dall'effettivo livello di fedeltà nella copia, l'essenza di ogni forma di riproduzione clonale è la replicazione e trasmissione di materiale genetico in assenza di meccanismi attraverso i quali molecole di DNA da sorgenti distinte possano mescolarsi, come avviene invece in caso di sessualità e ricombinazione in senso lato.

Il concetto di clonalità è spesso riferito ai processi replicativi della cellula, nella riproduzione di individui unicellulari o nella proliferazione delle cellule appartenenti a un singolo individuo pluricellulare. Tuttavia, e non a caso, trattandosi dei processi sui quali la clonalità cellulare effettivamente si basa, esso si applica anche a processi genetici operanti entro la cellula, a livello di sequenze di DNA, di singole molecole di DNA (cromosomi) o di interi genomi (Avisé 2008).

Sequenze e molecole di DNA. La replicazione del DNA che precede la divisione cellulare coinvolge di norma tutti i diversi genomi della cellula nella loro interezza, tuttavia è possibile che in diversi momenti del ciclo cellulare singole molecole di DNA (cromosomi), o segmenti di diversa estensione di una molecola di DNA, possano replicarsi (clonalmente) indipendentemente dal resto del genoma di cui fanno parte. Esempi si trovano nei cromosomi degli organelli citoplasmatici della cellula eucariote, o nei plasmidi della cellula procariote, che possono replicarsi in

fasi del ciclo cellulare lontane dalla divisione della cellula e in modo indipendente dalla divisione di altre molecole dello stesso tipo nella stessa cellula, e nella proliferazione di sequenze dovuta a *trasposizione replicativa* (tipo *copie-incolla*) di elementi genetici mobili (**trasposoni**).

Genomi. La moltiplicazione clonale del genoma nucleare degli eucarioti coincide con la mitosi, ma questa non comprende necessariamente una divisione del nucleo e una divisione cellulare. Infatti, possono realizzarsi divisioni del nucleo non seguite da citocinesi, che producono una condizione multinucleata detta plasmodio, o oppure l'intero genoma nucleare può duplicarsi senza che il nucleo si divida, un processo noto come endomitosi, che ha come effetto un aumento della ploidia del nucleo, cioè del numero di serie omologhe di cromosomi in esso presenti.

I genomi degli organelli citoplasmatici, mitocondri e plastidi, possono avere un sistema di trasmissione che differisce da specie a specie. Tuttavia essi si trasmettono frequentemente attraverso uno solo dei due genitori. Per esempio, nelle specie in cui vi è oogamia o anisogamia, al momento della fecondazione il gamete maschile fornisce quasi esclusivamente il suo genoma nucleare aploide, così che il DNA mitocondriale della discendenza è prevalentemente, o esclusivamente, di origine materna. Anche in alcune specie con isogamia gli organelli citoplasmatici possono essere trasmessi da uno solo dei due genitori, caratterizzato da uno specifico tipo coniugativo. Inoltre, anche in caso di un equo contributo di organelli da parte di entrambi i genitori, i genomi di questi raramente ricombinano. In altre parole, queste molecole di DNA vengono trasmesse in modo clonale non solo durante la loro moltiplicazione entro uno stesso organello (che generalmente ne contiene diverse copie), nella moltiplicazione degli organelli entro una cellula, o nella proliferazione cellulare di un individuo pluricellulare, ma anche da una generazione alla successiva attraverso la riproduzione sessuale.

Cromosomi sessuali della cellula eucariote. Alcuni cromosomi possono avere un comportamento clonale anche nella riproduzione sessuale. Nelle specie con determinazione genetica del sesso e con cromosomi sessuali distinti per il maschio e la femmina (come nel sistema XY dei mammiferi; vedi Paragrafo 6.1), i due cromosomi sessuali possono essere molto differenti e presentare limitatissime regioni di omologia, così che tra essi non vi è ricombinazione alla meiosi. In pratica, il cromosoma sessuale che si ritrova solo nel sesso eterogametico (nei mammiferi, il cromosoma Y) viene trasmesso clonalmente (inalterato). Si ha trasmissione per via paterna se il sesso eterogametico è quello maschile, come nei mammiferi; per via materna se il sesso eterogametico è quello femminile, come negli uccelli. L'altro cromosoma (nei mammiferi, il cromosoma X) ha invece un tipo di trasmissione simile a quello degli autosomi perché, quando si trova in duplice copia nel sesso omogametico, è possibile la ricombinazione (quindi, nel caso dei mammiferi, solo durante la gametogenesi femminile).



Figura 5.2 Il batterio *Escherichia coli* mostra alta variabilità genetica intracellulare.

La perfetta identità genetica probabilmente non esiste in natura, così che ogni riferimento all'identità genetica tra i membri di un clone implicitamente ignora la variazione genetica di origine più recente (Figura 5.2; Lushai e Loxdale 2002). La riproduzione asessuale è una forma di riproduzione clonale, ma non tutte le forme di riproduzione clonale ricadono nel novero della riproduzione asessuale. Avendo definito la riproduzione asessuale (Capitolo 1) come un processo attraverso il quale una porzione del corpo di un individuo (genitore) diviene un nuovo individuo indipendente (figlio) senza il coinvolgimento di fenomeni di tipo sessuale, come la produzione di gameti, o loro derivati, i casi di riproduzione uniparentale che non rispondono a queste caratteristiche, anche se con esito clonale (come la partenogenesi ameiotica), verranno trattati nell'ambito della riproduzione sessuale (Paragrafo 5.2).

5.1.1 Variazione genetica dovuta a nuove mutazioni

Mutazioni geniche o cromosomiche possono rendere i membri di un clone non perfettamente identici tra loro. Per chiarezza, distinguiamo tra mutazioni associate ai processi della fase riproduttiva in senso stretto e mutazioni che possono insorgere in altre fasi del ciclo cellulare o del ciclo vitale, sebbene, per ciò che attiene all'introduzione di nuova variazione genetica, i loro effetti non siano in generale distinguibili.

5.1.1.1 Mutazioni prodotte da errori nella replicazione del DNA

La replicazione del DNA è un processo estremamente preciso, ma non perfetto. La frequenza di errore è molto bassa (il tasso di mutazione è dell'ordine di 10^{-9} - 10^{-10} per paio di basi per replicazione; Lynch 2010), ma non nulla. Nella riproduzione degli organismi unicellulari possono quindi insorgere mutazioni che rendono le cellule figlie geneticamente diverse tra loro e dalla cellula genitrice. Per lo stesso motivo, durante la proliferazione cellulare che caratterizza lo sviluppo di un organismo pluricellulare possono originarsi linee cellulari modificate. La quantità di tessuto interessata dalla mutazione dipende dalla sua localizzazione nella genealogia cellulare che caratterizza lo sviluppo dell'organismo. In generale, più precoce è la mutazione, maggiore sarà l'estensione dei tessuti che la presentano. Se un organismo pluricellulare si riproduce asessualmente a partire da cellule appartenenti a una di queste linee cellulari modificate, la discendenza non avrà un genotipo perfettamente identico a quello (originario) del genitore.

5.1.1.2 Mutazioni di altra origine

Durante la proliferazione di un clone di organismi unicellulari, o nel corso della vita di un organismo pluricellulare, alcune cellule possono mutare geneticamente per effetto di fattori chimici o fisici di varia natura, i più efficaci dei quali sono noti come *agenti mutageni*. Analogamente al caso delle mutazioni prodotte durante la replicazione del DNA, si possono così originare cloni modificati (nel caso di organismi unicellulari) o linee cellulari modificate dello stesso organismo (nel caso di organismi pluricellulari). Alcune cellule possono mutare geneticamente anche a causa del trasferimento orizzontale di geni tra compartimenti diversi dello stesso genoma (*trasposizione genica*), o tra i genomi di elementi genetici differenti dello stesso organismo, per esempio tra genoma nucleare e genoma degli organelli citoplasmatici. In ogni caso, la riproduzione asessuale a partire da cellule modificate genererà discendenza con un genotipo non più identico a quello parentale.

5.1.1.3 Mutazioni e mosaicismi

Quale che sia l'origine delle mutazioni, queste possono realizzare una condizione nella quale genomi diversi, originati dal genoma di una stessa cellula, sono compresenti e si esprimono contemporaneamente nello stesso individuo, una condizione nota come **mosaicismo genetico** (da non confondere con il *chimerismo genetico*, del quale parleremo nel Paragrafo 5.2.5).

Il mosaicismo (Figura 5.3) può prodursi durante la proliferazione cellulare (putativamente clonale) che caratterizza lo sviluppo di un organismo pluricellulare, sia in specie che si riproducono asessualmente che in specie che si riproducono sessualmente. Negli organismi pluricellulari a riproduzione sessuale si distingue tra *mosaicismo somatico*, che non ha effetti sulla costituzione genetica della prole, e *mosaicismo della linea germinale* (detto anche, un po' impropriamente, *gonadico*), che, interessando le cellule destinate a produrre i gameti, può avere effetti sul genoma della discendenza. Ovviamente, questa distinzione non è pertinente nel caso della riproduzione asessuale. Nei metazoi, il tasso di mutazione nelle cellule del comparto somatico è maggiore di quello che si registra in quelle della linea germinale, che presentano un tasso di mutazione per divisione cellulare più in linea con quanto si osserva negli eucarioti unicellulari. Si calcola che in un essere umano di mezza età ($6 \cdot 10^9$ bp per genoma diploide, $\sim 10^{13}$ cellule somatiche) le sole mutazioni puntiformi possano assommare a $\sim 10^{16}$, la maggior parte delle quali si trovano, per motivi puramente statistici, in regioni di DNA non codificante (Lynch 2010).



Figura 5.3 Il mantello pezzato di questo cane di razza Labrador è dovuto a una forma di mosaicismo genetico che coinvolge geni che specificano la pigmentazione del pelo.

Il mosaicismo non è un fenomeno esclusivo degli eucarioti pluricellulari, poiché variazione genetica può originarsi per mutazione anche nel genoma degli organelli citoplasmatici. La presenza in uno stesso individuo di organelli con diverso genoma è detta **eteroplasmia**. Si parla di *eteroplasmia intercellulare* per indicare la variazione tra organelli di cellule diverse e di *eteroplasmia intracellulare* nel caso di mosaicismo tra organelli di una stessa cellula. L'eteroplasmia in quanto tale può anche avere cause diverse dalla mutazione, potendo per esempio originarsi attraverso la singamia (eteroplasmia intracellulare) o il particolare meccanismo di replicazione e segregazione degli organelli (eteroplasmia intercellulare). Questi aspetti della genetica degli organelli verranno affrontati nei Paragrafi 5.1.3, 5.2.2.4 e 5.2.3.1.

Una forma di mosaicismo può interessare anche i plasmidi delle cellule procarioti. Questo può avere origine da mutazioni, oppure da episodi di sessualità (Paragrafo 5.2.1). La ripartizione casuale dei plasmidi tra le cellule figlie dopo una divisione cellulare può creare differenze genetiche tra i membri di un clone.

Da ultimo, va osservato che la condizione di mosaico genetico può essere ereditata, in tutto o in parte, dalla discendenza. Oltre all'eteroplasmia intracellulare, che può sempre trasmettersi attraverso le generazioni sessuali e asessuali di eucarioti unicellulari e pluricellulari, le altre forme di mosaicismo genetico possono passare da una generazione alla successiva di un eucariote pluricellulare se la riproduzione asessuale inizia con un propagulo anch'esso pluricellulare (Paragrafo 3.1.2).

5.1.2 Variazione genetica dovuta a ricombinazione

Analogamente alla mutazione, alcuni meccanismi di riassortimento genetico, più precisamente di **ricombinazione genica**, come il crossing over e la conversione genica, che verranno spiegati più in dettaglio in seguito (Paragrafo 5.2.2.3), possono intaccare la perfetta identità genetica altrimenti presente tra i membri di un clone, oppure trasformare un individuo pluricellulare in un mosaico genetico, nel quale convivono popolazioni cellulari con genomi distinti. In ogni caso, nella riproduzione asessuale a partire da cellule con un genoma così modificato, la discendenza non avrà un genotipo perfettamente identico a quello originario del genitore.

Nel nucleo delle cellule eucarioti diploidi, la **ricombinazione mitotica** è un evento relativamente raro rispetto alla ricombinazione associata alla meiosi (Paragrafo 5.2.2.3), se misurato sulla base della sua frequenza per divisione cellulare (LaFave e Sekelsky 2009). Come per la meiosi, le due forme principali di ricombinazione omologa alla mitosi sono il crossing over e la conversione genica, che possono anche qui realizzarsi insieme durante lo stesso evento di ricombinazione.

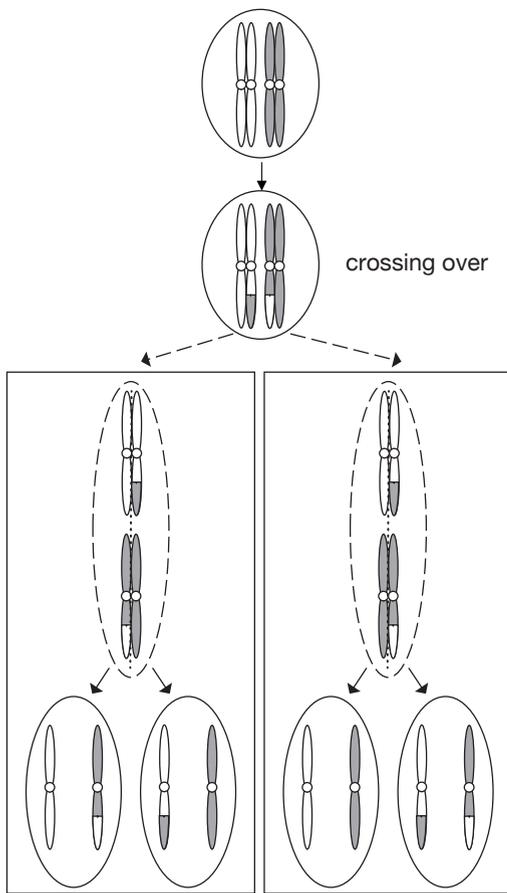


Figura 5.4 Crossing over mitotico. Dopo la sintesi del DNA, due cromosomi omologhi possono appaiarsi e scambiare alcune parti. Uno dei due possibili esiti della mitosi, che ha quindi una probabilità di verificarsi pari a $\frac{1}{2}$, risulta nella produzione di genotipi omozigoti in tutti i loci che si trovano a valle del punto di crossing over. Nella figura è mostrata una sola coppia di cromosomi omologhi in un nucleo diploide (ovali). Bianco e grigio si riferiscono a cromosomi (o loro parti) provenienti da gameti (o nuclei gametici) diversi. La linea punteggiata indica la piastra equatoriale metafasica. I due riquadri affiancati, puntati da frecce tratteggiate, si riferiscono ai due decorsi alternativi dello stesso processo che hanno identica probabilità di verificarsi. Le frecce continue connettono le tappe successive della mitosi.

Mentre il crossing over meiotico avviene effettivamente durante la meiosi, il **crossing over mitotico** si verifica più frequentemente durante l'interfase che precede la mitosi, piuttosto che durante la mitosi stessa (Figura 5.4). In seguito alla fase di sintesi del DNA, alla fine della quale ogni cromosoma risulta formato da due cromatidi, due cromosomi omologhi possono appaiarsi e scambiare alcune parti. Alla susseguente mitosi, una delle due possibili configurazioni per la segregazione dei cromatidi fratelli (non più identici dopo il crossing over) dei due cromosomi omologhi porta alla produzione di genotipi omozigoti in tutti i loci che si trovano a valle del punto di crossing over lungo il braccio del cromosoma. La probabilità di un tale evento, che può portare all'espressione fenotipica di alleli recessivi, è quindi pari a $\frac{1}{2}$ (LaFave e Sekelsky 2009).

Analogamente a quanto avviene per il crossing over mitotico, anche la **conversione genica alla mitosi** avviene più frequentemente durante le fasi del ciclo cellulare che precedono la mitosi. Essa consiste nel trasferimento unidirezionale (non reciproco) di informazione genetica tra due sequenze con alto grado di omologia (similarità), come quelle che alla mitosi si possono trovare lungo i bracci di cromosomi omologhi, così che un gene o una parte di un gene acquisisce la stessa sequenza di un altro allele allo stesso locus. Gli effetti in termini di omogeneizzazione delle sequenze dipendono dal fatto che la conversione avvenga prima o dopo la fase di sintesi del DNA (Figura 5.5).

Nel primo caso tutti i possibili prodotti della mitosi vedranno genotipi omozigoti per il locus (raramente più di uno) interessato dalla conversione, nel secondo caso solo il 50%. La lunghezza del segmento di DNA interessato da un tipico evento di conversione genica non è in genere molto estesa, limitandosi di norma solo a una porzione di un gene.

Anche tra i procarioti la ricombinazione omologa non è necessariamente associata all'incorporazione di DNA esogeno che caratterizza i fenomeni di sessualità in questi organismi (Paragrafo 5.2.1). Infatti il DNA di plasmidi differenti dello stesso individuo può ricombinare in diversi modi, sebbene sembri che il modo più frequente attraverso il quale si producono plasmidi "ibridi" sia attraverso la trasposizione genica.

5.1.3 Variazione genetica dovuta a segregazione stocastica

Un'altra fonte di variazione genetica si può trovare in quei processi di divisione cellulare ai quali è associato un meccanismo di moltiplicazione e/o ripartizione del materiale ereditario tra le cellule figlie, la cui equità non è rigidamente controllata. Questi meccanismi conducono facilmente all'insorgenza di disparità nella costituzione genetica della discendenza e la loro iterazione attraverso le generazioni cellulari tende ad amplificare tali differenze. Questa componente aleatoria nella genetica ereditaria della divisione cellulare si ritrova in diversi sistemi.

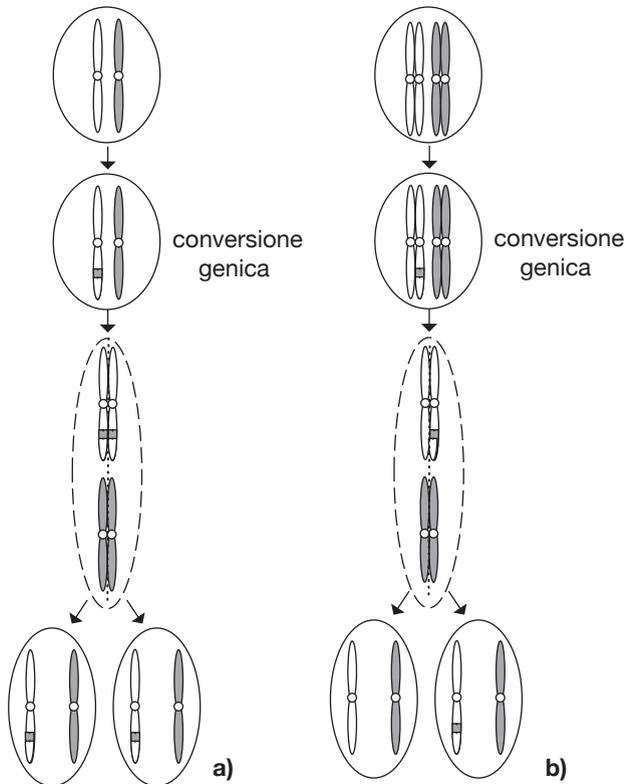


Figura 5.5 Conversione genica alla mitosi. Due cromosomi omologhi possono appaiarsi e un segmento di DNA di uno dei due può assumere la sequenza dell'altro. a) La conversione avviene prima della replicazione del DNA. Entrambi i prodotti della mitosi presentano genotipi omozigoti per la zona interessata dalla conversione. b) La conversione avviene dopo la replicazione del DNA. Solo uno dei due prodotti della mitosi presenta genotipi omozigoti nella zona interessata dalla conversione. Nella figura è mostrata una sola coppia di cromosomi omologhi in un nucleo diploide (ovali). Bianco e grigio si riferiscono a cromosomi (o loro parti) provenienti da gameti (o nuclei gametici) diversi. La linea punteggiata indica la piastra equatoriale metafasica. Le frecce continue connettono i momenti successivi della mitosi.

5.1.3.1 Segregazione casuale dei plasmidi nella cellula procariote

Alla divisione cellulare di una cellula procariote (Scheda 5.2), i plasmidi presenti in un numero basso di copie (tra 1 e 5) si affidano a uno specifico apparato cellulare per segregare in modo equo nelle due cellule figlie (Salje *et al.* 2010), mentre gli altri plasmidi si dividono casualmente tra queste. Per quelli presenti in un numero di copie inferiore alla decina e che non possono contare su un apparato cellulare per la loro segregazione, vi è una probabilità non trascurabile che una delle due cellule figlie non ne riceva alcuna copia (Krebs *et al.* 2011). Variazione genetica a livello del DNA extracromosmico (ma a seguito di una eventuale integrazione del plasmide come episoma, anche a livello dello stesso cromosoma batterico) può quindi prodursi in un clone attraverso questo processo stocastico di ripartizione del materiale genetico associato alla divisione cellulare.

5.1.3.2 Segregazione mitotica negli organelli citoplasmatici

La variazione allelica a livello del DNA di mitocondri o plastidi di una singola cellula (eteroplasmia intracellulare), dovuta a differenze alleliche tra gli organelli ereditati dai due genitori o a mutazioni recenti, può andare perduta nel corso delle generazioni. Questo può avvenire a causa della trasmissione stocastica del genoma degli organelli (Figura 5.6).



Figura 5.6 La cellula del protista *Euglena spirogyra* contiene numerosi cloroplasti. Nella divisione cellulare, la distribuzione casuale dei cloroplasti tra le cellule figlie può portare a una ripartizione sbilanciata delle diverse varianti genomiche presenti. Questo processo stocastico prende il nome di segregazione mitotica.

SCHEMA 5.2

Elementi genetici della cellula procariote

Le cellule procariote possono contenere numerosi elementi genetici distinti, ciascuno capace di replicarsi in modo autonomo (Krebs *et al.* 2011).

Il **cromosoma batterico** è una molecola di DNA a doppio filamento, generalmente circolare, di dimensioni comprese tra 0,6 Mb, con circa 470 geni, per il parassita umano *Mycoplasma genitalium*, e quasi 8 Mb, con più di 7500 geni, per alcuni batteri fissatori di azoto. Tutti i batteri a vita libera hanno comunque un genoma di dimensioni superiori a 1,5 Mb (circa 1500 geni). Il cromosoma degli archei ha dimensioni generalmente comprese tra 1,5 e 3 Mb, ma *Nanoarchaeum equitans* ha un genoma di soli 0,5 Mb (Waters *et al.* 2003): il più piccolo genoma conosciuto per un vivente cellulare, cioè senza considerare i virus. Generalmente, 85-90% del DNA dei procarioti codifica polipeptidi, così il numero di geni è strettamente correlato alle dimensioni del genoma.

Nel citoplasma della cellula procariote si trovano inoltre numerosi **plasmidi**: piccole molecole di DNA a doppio filamento, generalmente (ma non sempre) circolari, in grado di replicarsi in modo autonomo, che vengono mantenute nella cellula in un numero stabile di copie.

Alcuni tipi di plasmide si ritrovano esclusivamente come molecole indipendenti, mentre altri, detti **episomi**, possono essere reversibilmente incorporati nel cromosoma batterico.

La maggior parte dei plasmidi presenta dimensioni piuttosto ridotte (meno di 10 kb), ma è solitamente presente in un elevato numero di copie per cellula (15-20, in alcuni casi migliaia). Altri plasmidi sono invece molto più grandi (anche 100 kb) e sono presenti in poche copie o persino in copia singola. Alcuni batteri possiedono anche dei megaplasmidi, di dimensioni fino a $\frac{1}{3}$ del cromosoma batterico. A ogni divisione cellulare, i plasmidi presenti in un numero basso di copie (da 1 a 5) si affidano di norma a uno specifico apparato cellulare per segregare in modo equo nelle due cellule figlie, mentre i plasmidi presenti in un numero elevato di copie si dividono casualmente tra queste.

Altri genomi extracromosomici che frequentemente si trovano nella cellula procariote sono quelli di virus **batteriofagi** (o **fagi**) che hanno infettato la cellula, liberi oppure integrati nel cromosoma batterico come **profagi** (o **fagi temperati**).

Al momento della divisione cellulare, la distribuzione casuale degli organelli tra le cellule figlie può risolversi in una ripartizione sbilanciata delle diverse varianti genomiche tra le stesse. Successive divisioni mitotiche possono ulteriormente incrementare queste disparità, fino al punto di avere cellule che presentano una sola delle varianti alleliche alternative. A questo punto, l'eteroplasma intracellulare sarà stata irreversibilmente perduta, per lo meno fino a un nuovo evento di mutazione o di singamia, per lasciare eventualmente posto, in un organismo pluricellulare, a una forma di eteroplasma intercellulare. Questo processo stocastico prende il nome di **segregazione mitotica**.

Un processo analogo si può verificare tra i diversi cromosomi di uno stesso organello, che, lo ricordiamo, possono essere presenti in numero di alcune decine (Schema 5.3). Poiché nella sintesi di DNA che precede la divisione di un organello manca un controllo stretto di quali particolari cromosomi dell'organello vengono replicati, alcuni di questi possono essere replicati in misura maggiore di altri, e alcuni possono non venire replicati affatto. Se queste diverse molecole di DNA di un organello in divisione differiscono tra loro, a causa di mutazione o di una precedente fusione tra due organelli con genoma diverso, è probabile che le diverse varianti cromosomiche non siano rappresentate nelle stesse proporzioni nel genoma degli organelli che da questo deriveranno. Analogamente al processo di segregazione degli organelli alla mitosi, successive divisioni degli organelli potranno ulteriormente incrementare queste disparità fino a che si avranno organelli che presentano una sola delle varianti alleliche alternative.

La trasmissione ereditaria del genoma degli organelli citoplasmatici è un tipo di **ereditarietà non mendeliana**, perché la discendenza non presenta la distribuzione di caratteri attesa da una segregazione secondo le leggi di Mendel. Essa è anche chiamata da alcuni **ereditarietà citoplasmatica**, mettendo in evidenza il fatto che interessa la trasmissione di genomi extranucleari. Tuttavia, l'uso di questo termine è fortemente sconsigliato, per non confondere l'ereditarietà dei genomi degli organelli, che comunque dipende da specifiche sequenze nucleotidiche di molecole di acidi nu-

cleici, con forme di ereditarietà epigenetica legate alle caratteristiche chimico-fisiche o strutturali del citoplasma (Paragrafo 5.1.4).

SCHEDA 5.3

Elementi genetici della cellula eucariote

Anche le cellule eucarioti contengono elementi genetici distinti, ciascuno capace di replicarsi in maniera autonoma (Alberts *et al.* 2015; Krebs *et al.* 2011; Strasburger *et al.* 2006).

Il **genoma nucleare** è costituito da una o più serie omologhe di molecole di DNA (nDNA) a doppio filamento distinte, una per cromosoma. Il numero di cromosomi per ciascuna serie varia da specie a specie, da un minimo di uno nella formica *Myrmecia pilosula* e nel nematode *Parascaris univalens*, a un massimo di circa 1600 nel radiolario *Aulacantha*, mentre il numero delle serie omologhe (o grado di ploidia) può essere uno (condizione aploide), due (condizione diploide), o più (condizione poliploide). Le dimensioni complessive delle molecole di DNA per ciascuna serie (dimensioni del genoma aploide) variano da 12 Mb nel lievito *Schizosaccharomyces pombe* a 133 Gb nel pesce polmonato *Protopterus aethiopicus* (dipnoi). Generalmente, negli eucarioti una frazione cospicua del DNA nucleare non codifica polipeptidi, e il numero di geni che codificano polipeptidi non è strettamente correlato alle dimensioni del genoma. Si va da un minimo di 4300 geni nel lievito *Saccharomyces cerevisiae* a circa 60.000 geni nel parassita umano unicellulare *Trichomonas vaginalis*. In alcuni eucarioti unicellulari e in alcuni tessuti, o in specifiche fasi di sviluppo di diversi gruppi di eucarioti pluricellulari, una cellula può presentare più nuclei (condizione *multinucleata*). Questa prende il nome di **plasmidio**, se ha origine dalla moltiplicazione di uno stesso nucleo entro uno stesso compartimento cellulare, mentre è detta **sincizio** se ha origine dalla fusione di cellule distinte originariamente uninucleate.

Il **genoma mitocondriale** è costituito da un numero variabile di cromosomi mitocondriali, ciascuno formato da una molecola di DNA (mtDNA) a doppio filamento, generalmente circolare (ma in alcuni taxa lineare, per esempio nei cnidari medusozoi e in alcuni taxa di eucarioti unicellulari), di dimensioni comprese tra 6 e 2400 kb e contenente 5-100 geni codificanti proteine o RNA. Vi possono essere molti cromosomi entro lo stesso organello (fino ad alcune decine) e molti mitocondri entro la stessa cellula (fino a decine di milioni in alcune cellule uovo). I cromosomi dei mitocondri delle piante sono in genere molto più grandi di quelli degli animali (16-17 kb), per la significativa presenza di sequenze non codificanti. Alcuni geni mitocondriali di piante e funghi contengono introni, mentre quelli degli animali ne sono privi. Alcune specie di eucarioti, come i protisti parassiti di vertebrati del genere *Giardia* (metamonadi diplomonadini) e alcune specie di loriciferi che vivono nei sedimenti delle fosse ipersaline anossiche del Mediterraneo (Danovaro *et al.* 2010), mancano di mitocondri per perdita secondaria, ovvero, discendono da antenati eucarioti dotati di mitocondri (Embley 2006).

In alcune specie (per esempio nel ciliato *Nyctotherus*), elementi del DNA mitocondriale possono trovarsi anche in alcuni organelli citoplasmatici chiamati *idrogenosomi*, che vanno interpretati come mitocondri degenerati.

Il **genoma plastidiale** è costituito da un numero variabile di cromosomi plastidiali, ciascuno formato da una molecola circolare di DNA (ctDNA, o cpDNA) a doppio filamento, di dimensioni comprese tra 70 e 400 kb. I cromosomi dei cloroplasti delle embriofite sono lunghi circa 140 kb e contengono 120-130 geni, dei quali 90 codificano proteine. Ci possono essere molti cromosomi entro lo stesso organello (abituamente 20-40, ma anche fino ad alcune centinaia) e molti plastidi entro la stessa cellula (anche più di 100). I geni del ctDNA delle piante presentano introni. Plastidi sono presenti in numerosi cladi di eucarioti, tra i quali le piante verdi, le alghe rosse, le alghe brune e diversi cladi di eucarioti unicellulari, che li hanno acquisiti indipendentemente, attraverso l'evoluzione di rapporti simbiotici con organismi fotosintetizzanti (Baurain *et al.* 2010). Alcune linee di questi cladi possono avere successivamente perduto il plastidio, ritornando a una forma di nutrizione eterotrofa. In alcuni cladi nei quali il plastidio ha avuto origine dall'endosimbiosi con un eucariote fotosintetizzante (endosimbiosi secondaria, o superiore), rimangono anche le vestigia del genoma nucleare di quest'ultimo, sotto forma di *nucleomorfo* (per esempio, nei criptomonadini).

Gli organelli sono in generale strutture molto dinamiche, essendo in grado di cambiare forma, dividersi e persino fondersi. Inoltre sono documentati casi di movimenti intercellulari, sia di mitocondri che di plastidi. La crescita e la moltiplicazione degli organelli entro la cellula fanno parte del normale metabolismo cellulare e non sono limitate alla fase S del ciclo cellulare, quando si replica il DNA nucleare. La replicazione degli organelli può rientrare nel normale turnover di queste strutture subcellulari, che possono degradarsi nel corso del tempo, ma la variazione del loro numero può anche essere parte della risposta fisiologica a diversi tipi di stimolo sistemico (nel caso di un organismo pluricellulare) o ambientale. In caso di eteroplasmia intracellulare, la riunione nel compartimento di uno stesso organello di genomi di organelli diversi a seguito di una fusione crea le condizioni perché si possa avere ricombinazione. Questo sembra essere tuttavia un evento raro, dimostrato con certezza per il mtDNA dei lieviti, ma in maniera controversa per quello di altri organismi (Krebs *et al.* 2011). Inoltre, il DNA di mitocondri e plastidi presenta dinamiche di cambiamento attraverso le generazioni molto diverse dal DNA nucleare, che a loro volta possono variare da gruppo a gruppo. Per esempio, nei metazoi il DNA mitocondriale accumula mutazioni più velocemente rispetto a quello nucleare, mentre nelle piante il DNA di mitocondri e plastidi evolve a tassi inferiori rispetto al DNA nucleare (Lynch *et al.* 2006).

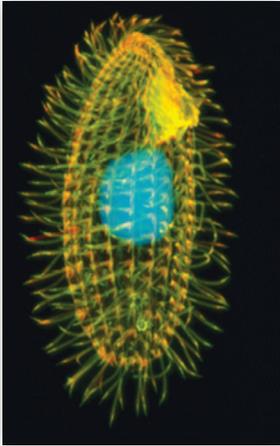


Figura 5.7 Il ciliato *Tetrahymena thermophila*. Si nota al centro della cellula la massa del macronucleo, una struttura che si replica per amitosi.

5.1.3.3 Amitosi nei ciliati

Nella riproduzione asessuale per scissione binaria dei ciliati, la divisione del macronucleo iperpoliploide (generalmente unico; Paragrafo 5.2.5; Figura 5.7) segue un processo non strettamente clonale, profondamente diverso dalla convenzionale mitosi che decorre in parallelo nel (generalmente unico) micronucleo diploide. La divisione del macronucleo, che è detta **amitosi**, consiste nella divisione di questo compartimento subcellulare in due compartimenti di dimensioni approssimativamente eguali e che contengono all'incirca lo stesso numero di cromosomi. Il processo, che ha inizio con una semplice costrizione approssimativamente equatoriale che poi progredisce approfondendosi fino alla completa separazione dei due macronuclei figli, ripartisce i numerosi cromosomi senza che questi condensino e senza che venga a formarsi alcuna struttura assimilabile a un fuso di microtubuli.

La statistica della genetica della trasmissione ereditaria attraverso le successive divisioni di un macronucleo è assimilabile a quella di un problema di campionamento senza reintroduzione, nella teoria delle probabilità, descritta da una distribuzione ipergeometrica (Bell 1988). Senza entrare nei dettagli matematici di questo processo stocastico, consideriamo un cromosoma le cui N copie in un determinato individuo presentano due varianti alleliche alternative (condizione "eterozigote") con uguale frequenza ($p = q = 0,5$). Di generazione in generazione, la frequenza di ciascuna variante fluttuerà in modo casuale nella discendenza, con una tendenza verso valori di frequenza sempre più estremi, fino a realizzare una condizione omozigote, dove una delle due varianti sarà presente in un individuo con frequenza $p = 1$ (allele presente nella totalità dei cromosomi e quindi $q = 0$), oppure $p = 0$ (tutti i cromosomi presentano l'allele alternativo, $q = 1$). Le condizioni omozigoti si comportano da *absorbing boundaries*, cioè valori estremi di una distribuzione (in questo caso di individui) che possono solo incrementare la loro frequenza, perché da individui omozigoti non si otterranno più eterozigoti (ovviamente fatte salve possibili mutazioni), così che la frequenza di individui eterozigoti nel clone diminuirà inesorabilmente fino ad annullarsi. La velocità di questo processo dipende dal numero di copie del cromosoma che segregano a ogni divisione.

5.1.4 Variazione epigenetica

Oltre alla variazione intraclonale che può prodursi a causa di cambiamenti strutturali del genoma, rapidi cambiamenti e differenziazione nell'*espressione* del DNA possono prodursi in linee clonali a causa di effetti epigenetici. L'insieme di processi che, senza modificare le sequenze di DNA, possono produrre differenze nel contenuto dell'informazione ereditaria tra cellule o individui membri di un clone è noto come **deriva epigenetica** (*epigenetic drift*). Conformemente, la variazione fenotipica ereditabile, in cellule e organismi, che non dipende da variazione nelle sequenze di DNA è detta **variazione epigenetica**. Tra i meccanismi più noti di cambiamento epigenetico vi è la *marcatura della cromatina* (*chromatin marking*), che consiste in modificazioni chimiche a carico delle basi del DNA (come la metilazione della citosina), o delle proteine che a esso sono strettamente associate (come l'acetilazione degli istoni). Queste modificazioni, sebbene non alterino la sequenza primaria del prodotto proteico sintetizzato dal gene interessato dalla marcatura, possono avere tuttavia profondi effetti a livello della sua espressione, così da essere una parte costitutiva del sistema di controllo dell'espressione genica. La metilazione del DNA è coinvolta nella regolazione dell'espressione genica anche nei procarioti. Molti tipi di marcatura epigenetica possono sopravvivere pure alla replicazione del DNA, trasmettendo così la marcatura alle cellule figlie.

In molte specie di eucarioti a sessi separati, la marcatura della cromatina è all'origine del fenomeno dell'*imprinting genomico*, per il quale alcuni geni di un individuo vengono espressi solo nella versione (allele) che si trova nel cromosoma di origine paterna, mentre per altri viene espresso solo l'allele trasmesso dalla madre. Nelle cellule della linea germinale di un individuo, queste marcature responsabili dell'espressione *mono-allelica* di alcuni loci sono da prima cancellate e poi sostituite dalla marcatura conforme al sesso dell'individuo stesso.

Altri tipi di marcatura della cromatina possono sopravvivere alla meiosi, trasmettendosi così anche attraverso le generazioni sessuali. La stabilità di queste modificazioni epigenetiche e la loro trasmissibilità attraverso le generazioni sono oggetto di studio e di acceso dibattito, soprattutto per quanto riguarda il ruolo che potrebbero avere nei processi evolutivi. Si tratta di un argomento molto complesso e controverso che non può essere adeguatamente sviluppato qui. Per una prima introduzione a questi temi si consiglia la lettura di Jablonka e Lamb (2005).

5.1.5 Meccanismi non convenzionali di divisione cellulare negli eucarioti

Nella riproduzione asessuale, le cellule eucarioti non si dividono sempre per semplice mitosi, oppure la mitosi stessa può decorrere seguendo meccanismi alternativi. A livello di genetica della trasmissione ereditaria, questi particolari meccanismi di divisione cellulare possono avere effetti sensibili sulla produzione di variazione genetica, che differiscono da caso a caso.

5.1.5.1 Divisione di cellule multinucleate

Abbiamo già visto (Paragrafo 5.1.3) che, a causa della particolare organizzazione degli elementi genetici nella cellula dei ciliati, la divisione cellulare in questi organismi prevede una mitosi del micronucleo accompagnata da una amitosi del macronucleo. In altri organismi con un'insolita organizzazione del materiale ereditario, per esempio la condizione **binucleata** delle ife eterocariotiche di ascomiceti e basidiomiceti, o dei diplomonadini, la divisione cellulare richiede specifici meccanismi per una corretta ripartizione del genoma nucleare fra le cellule figlie. Ci sono poi eucarioti unicellulari multinucleati (per esempio, *Pelomyxa* tra gli amebozoi e *Opalina* tra le eteroconte; Figura 5.8) che si dividono attraverso un processo chiamato **plasmotomia**, che consiste nella divisione di un adulto multinucleato in due cellule figlie anch'esse multinucleate.

5.1.5.2 Varianti della mitosi

La mitosi è il processo fondamentale della divisione cellulare e quindi della riproduzione clonale negli eucarioti. Una descrizione dettagliata di questo importante processo biologico si trova nei testi di biologia generale e biologia cellulare (per esempio, Alberts *et al.* 2015). Un fatto meno noto, che invece merita di essere qui riportato, è che la mitosi può decorrere in maniera alternativa a quella convenzionale, come esemplificato dalla divisione cellulare in alcuni eucarioti unicellulari.

Le diverse varianti della mitosi possono essere distinte principalmente sulla base della persistenza della membrana nucleare e della localizzazione e simmetria del fuso mitotico (Raikov 1994). La mitosi si dice *aperta*, *semi-aperta*, oppure *chiusa*, a seconda che la membrana nucleare scompaia completamente (come nella mitosi convenzionale), che questa rimanga sostanzialmente integra ma con alcune fenestrate che saranno attraversate dalle fibre del fuso, oppure che la membrana nucleare rimanga intatta, rispettivamente. Si parla poi di *ortomitosi*, quando il fuso è bipolare



Figura 5.8 L'eucariote unicellulare multinucleato *Opalina*. La cellula si divide attraverso un processo detto plasmotomia, che ripartisce i nuclei tra due cellule figlie, anch'esse multinucleate.

e simmetrico (come nella mitosi convenzionale), oppure di *pleuromitosi*, quando il fuso è asimmetrico, non formandosi a partire da poli opposti della cellula. Infine, nelle mitosi chiuse, la mitosi si dice *intranucleare*, quando il fuso si forma entro il nucleo, oppure *extranucleare*, quando il fuso si forma al di fuori del nucleo e prende contatto con i cromosomi attraverso la membrana nucleare. Le diverse varianti della mitosi scaturiscono dalla combinazione di queste caratteristiche (Figura 5.9): si può avere per esempio *ortomitosi chiusa intranucleare*, oppure *pleuromitosi semi-aperta* ecc. Delle otto possibili combinazioni, non sono noti in natura casi di *ortomitosi chiusa extranucleare* e di *pleuromitosi aperta*.

Figura 5.9 Varianti della mitosi. Principalmente tra i protisti, la mitosi può decorre con modalità differenti che possono essere distinte sulla base della persistenza della membrana nucleare e della localizzazione e simmetria del fuso mitotico. Ne risultano otto categorie, di cui due solo virtuali: i) *pleuromitosi chiusa extranucleare* (per esempio, *Trichomonas*); ii) *pleuromitosi chiusa intranucleare* (per esempio, microsporidi e alcuni foraminiferi); iii) *pleuromitosi semi-aperta* (tipica degli apicomplexi); iv) *pleuromitosi aperta* (nessun caso noto); v) *ortomitosi chiusa extranucleare* (nessun caso noto); vi) *ortomitosi chiusa intranucleare* (per esempio, *Trypanosoma*); vii) *ortomitosi semi-aperta* (per esempio, *Chlamydomonas*); viii) *ortomitosi aperta* (mitosi convenzionale negli eucarioti pluricellulari, ma comune anche in diversi gruppi di protisti).

		PLEUROMITOSI	ORTOMITOSI
CHIUSA	EXTRANUCLEARE		—
	INTRANUCLEARE		
SEMIAPERTA			
APERTA		—	

5.1.6 Episodi intermittenti di riproduzione sessuale

Molte forme di riproduzione asessuale possono essere intercalate in modo più o meno regolare da eventi di sessualità. Seppure occasionali o addirittura rari, questi episodi di **sexual leakage** (termine che in inglese rende in modo figurato “una fuoriuscita di sessualità che contamina la pura riproduzione asessuale”) possono avere effetti notevoli sulla struttura genetica delle linee clonali. Ne parleremo più estesamente a proposito della riproduzione sessuale uniparentale (Paragrafo 5.2.4).

5.2 Riproduzione sessuale e sessualità

Nel Capitolo 1 abbiamo definito i fenomeni **sessuali** (o di **sessualità**) come i processi biologici attraverso i quali si creano nuove combinazioni di materiale ereditario a partire da sorgenti differenti. Questi comprendono quindi fenomeni di riassortimento genetico, come la riunione di genomi diversi e la ricombinazione genica in senso lato (Paragrafo 5.2.2.1). I fenomeni sessuali costituiscono un’importante fonte di variazione genetica nelle popolazioni, che si aggiunge alla variazione che si origina per mutazione, attraverso una rielaborazione combinatoria di quest’ultima.

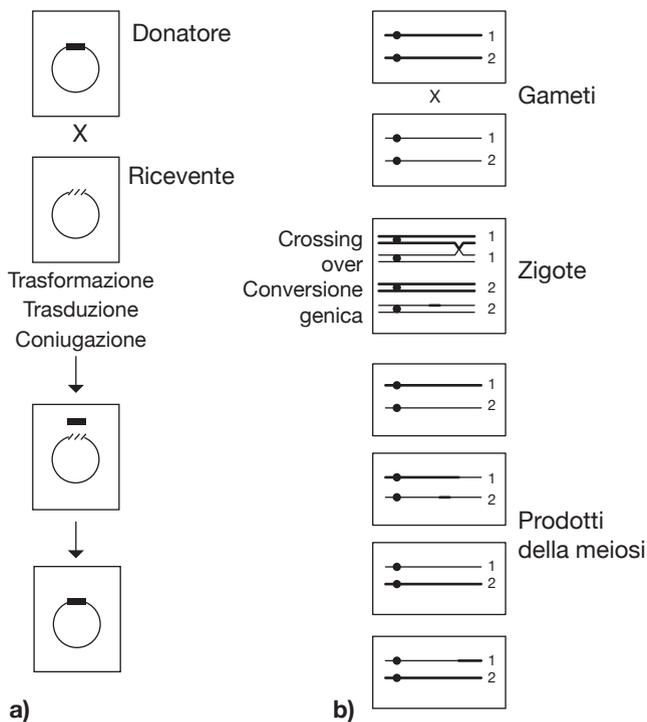


Figura 5.10 Rappresentazione schematica delle differenze tra fenomeni sessuali in procarioti (a) ed eucarioti (b). a) Un frammento del genoma di un individuo donatore (linea grossa) viene acquisito (attraverso trasformazione, trasduzione o coniugazione) da un individuo ricevente. Nel caso rappresentato, il frammento esogeno si integra nel genoma del ricevente attraverso ricombinazione omologa, sostituendo l'omologo segmento nel genoma originario del ricevente (linea zebra). b) Due gameti aploidi si fondono in uno zigote diploide. I due cromosomi del genoma nucleare aploide sono indicati dai numeri 1 e 2. I cromosomi dei due gameti sono denotati da un diverso spessore del tratto. La ricombinazione tra i genomi dei due gameti avviene per conversione genica, crossing over e assortimento indipendente dei cromosomi alla meiosi.

Per completezza, considereremo in questo capitolo anche fenomeni di sessualità che non sono associati alla riproduzione, come la coniugazione batterica (Paragrafo 5.2.1), in cui un individuo vede trasformato il proprio genoma per l'apporto di materiale genetico da un individuo donatore, o la coniugazione dei ciliati, dove due individui scambiano reciprocamente materiale genetico divenendo geneticamente identici (Paragrafo 5.2.5).

Nonostante a livello puramente genetico e a livello biochimico vi siano molte somiglianze tra i fenomeni di sessualità nei procarioti e negli eucarioti, da un punto di vista citogenetico la sessualità si realizza con modalità così diverse tra questi gruppi (Figura 5.10), che si è preferito trattarli separatamente.

5.2.1 Sessualità nei procarioti

Gli scambi genetici nel mondo dei procarioti non sono associati alla riproduzione, che avviene generalmente per semplice scissione, binaria o multipla, e per questo motivo sono frequentemente designati come fenomeni **pseudosessuali** o **parasessuali** (da non confondere con la *parasessualità* nei funghi, di cui parleremo nel Paragrafo 5.2.5). Di là dal fatto di non essere associati con la riproduzione, questi fenomeni differiscono comunque in modo sostanziale da quelli che descriveremo per gli organismi eucarioti, a causa della diversa organizzazione della cellula procariote e delle peculiari caratteristiche del suo sistema genetico (Scheda 5.2).

I fenomeni sessuali nei procarioti hanno una natura "estremamente promiscua". Analisi comparative del genoma hanno messo in evidenza il carattere assai dinamico dell'acquisizione, della perdita e del trasferimento di geni tra individui di una stessa specie, così come tra individui di specie distinte. Mentre specie di eucarioti che divergono nel loro genoma per più del 2% non sono generalmente in grado di scambiare DNA, i procarioti possono facilmente acquisire e incorporare DNA di organismi il cui genoma differisce anche per più del 25% dal loro (Cohan 1999). C'è addirittura chi so-

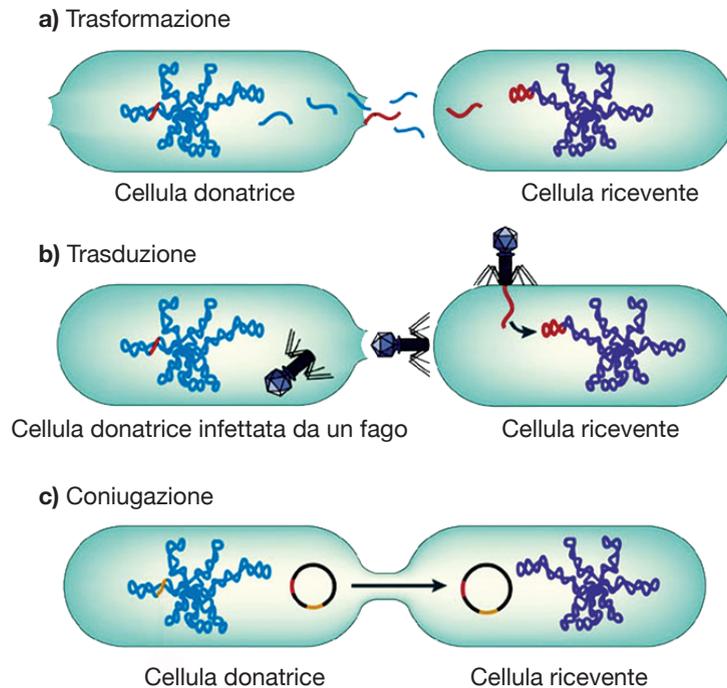
stiene (Fraser *et al.* 2007) che, attraverso una opportuna serie di passi intermedi e di vettori, probabilmente è sempre possibile trasferire geni tra due batteri di qualsiasi specie. Non a caso, alcuni autori hanno avanzato l'idea che l'intero mondo dei procarioti possa essere considerato come un'unica "super-specie" o addirittura come un unico "superorganismo globale", caratterizzato da una singola rete di pool genici interconnessi che è stata chiamata *pangenoma procariotico* (Lapierre e Gogarten 2009).

5.2.1.1 Meccanismi di scambio genetico nei procarioti

Nei batteri e negli archei, i meccanismi citogenetici attraverso i quali il DNA di individui distinti viene a ritrovarsi in uno stesso comparto citoplasmatico, così da poter dare luogo a riassortimento genetico, sono i fenomeni (para)sessuali della *trasformazione*, della *trasduzione* e della *coniugazione batterica* (Figura 5.11).

Come per molti altri aspetti della biologia dei procarioti, anche i fenomeni sessuali sono meglio conosciuti per il gruppo dei batteri rispetto a quello degli archei (Cavicchioli 2007), così che la trattazione generale che segue si riferisce principalmente ai primi, piuttosto che ai secondi.

Figura 5.11 Rappresentazione schematica dei fenomeni sessuali nei procarioti. a) Nella *trasformazione* si ha acquisizione di DNA dall'ambiente (in figura, il DNA di un'altra cellula che è andata incontro a lisi). Il DNA incorporato può essere integrato nel cromosoma batterico per ricombinazione. b) Nella *trasduzione*, il trasferimento di geni tra cellule batteriche è mediato dall'azione di un virus che infetta i batteri (fago). Il nuovo DNA batterico può ricombinare, nelle regioni omologhe, con quello della cellula infettata. c) Nella *coniugazione* due cellule procarioti si uniscono temporaneamente attraverso un ponte citoplasmatico. Il trasferimento di DNA (nell'esempio, quello di un plasmide) avviene in una sola direzione, dalla cellula donatrice alla cellula ricevente.



Trasformazione

La **trasformazione** di una cellula procariote è l'alterazione del suo genotipo prodotta in seguito all'acquisizione di DNA dall'ambiente circostante (DNA esogeno). Questo può avvenire in modo del tutto casuale, ma molte specie batteriche possiedono proteine di superficie specializzate per l'assorbimento di DNA esogeno, che riconoscono e trasportano in modo specifico solo DNA di specie batteriche strettamente imparentate. Il DNA così incorporato può essere integrato nel cromosoma batterico per ricombinazione.

Trasduzione

Nella **trasduzione**, il trasferimento di geni tra cellule batteriche è mediato dall'azione di un fago (o batteriofago), ossia di un virus che infetta i batteri. Vi sono due tipi di

trasduzione, ciascuna derivante dall'alterazione di uno dei due tipi più comuni di ciclo replicativo di un fago. Nella **trasduzione generalizzata**, al termine di un ciclo replicativo del virus detto *ciclo litico*, che porta alla morte della cellula batterica ospite, un fago può accidentalmente incorporare un frammento del cromosoma batterico della cellula ospite lisata, in luogo del DNA virale. Questo fago difettivo non può riprodursi ulteriormente, ma può tuttavia infettare una nuova cellula batterica, iniettandovi il DNA proveniente dal batterio lisato in precedenza. Questo frammento di DNA così introdotto può sostituire per ricombinazione la regione omologa del cromosoma batterico. Nella trasduzione generalizzata, i geni batterici che vengono trasferiti rappresentano una selezione casuale del genoma batterico, corrispondente al segmento di DNA batterico accidentalmente incorporato dal fago. Diversamente, la **trasduzione specializzata** origina al termine del ciclo replicativo di un fago detto *ciclo lisogeno*, durante il quale il DNA del virus è integrato, come *profago*, nel cromosoma della cellula ospite, generalmente in un sito specifico. Quando il profago si separa dal cromosoma batterico per avviarsi al ciclo litico, questo può portare con sé piccoli segmenti del DNA batterico fiancheggianti il sito cromosomico dove si era inserito. Quando i virus derivati dal susseguente ciclo litico infettano una nuova cellula, il DNA di origine batterica viene iniettato assieme a quello di origine virale. La trasduzione specializzata è in grado di trasferire solo alcuni specifici geni, cioè quelli localizzati in prossimità del sito cromosomico in cui è incorporato il profago. Il nuovo DNA batterico può ricombinare, nelle regioni omologhe, con quello della cellula infettata. Durante un ciclo lisogeno, alcuni geni del profago possono venire espressi dall'ospite, alterandone il fenotipo.

Coniugazione

La **coniugazione** è il trasferimento diretto di materiale genetico tra due cellule procarioti che si uniscono temporaneamente attraverso un ponte citoplasmatico. Il trasferimento di DNA avviene in una sola direzione, dalla cellula donatrice alla cellula ricevente. Durante un evento di coniugazione, nella cellula donatrice si produce un taglio a singolo filamento in una molecola di DNA (cromosoma o plasmide). Il filamento tagliato inizia il trasferimento verso il ricevente, durante il quale la struttura a doppio filamento del DNA rimasto incompleto nel donatore, così come quella della molecola di DNA trasferita al ricevente, è ripristinata attraverso la sintesi di filamenti complementari, usando come stampo i filamenti singoli. La lunghezza del segmento trasferito dipende dalla persistenza del ponte citoplasmatico, che dipende a sua volta anche da condizioni ambientali contingenti. La condizione parzialmente "diploide" del ricevente ottenuta a seguito del trasferimento del DNA dal donatore viene presto perduta per ricombinazione, mentre i segmenti di DNA che non hanno dato luogo a ricombinazione vengono degradati. Il batterio ricevente avrà così un genoma ricombinante. La coniugazione è generalmente mediata da speciali **plasmidi coniugativi**, che possono o meno essere integrati nel cromosoma batterico come episomi.

Il caso meglio conosciuto è quello del **plasmide F** di *Escherichia coli*. Le cellule che si comportano da donatrici posseggono una speciale sequenza di DNA, detta **fattore F** (per *fertility*). In *E. coli*, il fattore F contiene circa 25 geni, molti dei quali necessari alla costruzione dei *pili sessuali*, sottili strutture tubulari che originano dalla membrana plasmatica, attraverso le quali il donatore prende contatto con il ricevente e lo avvicina. Durante la coniugazione tra una cellula che possiede il plasmide (F⁺) e una cellula che ne è priva (F⁻), una copia del plasmide F viene trasferita alla cellula F⁻, convertendola in F⁺. L'evento sessuale si limita in questo caso a un cambiamento nella condizione di "fertilità" del ricevente. Quando il fattore F è invece integrato nel cromosoma come episoma, la cellula donatrice, che è indicata come Hfr (per *high-frequency recombina-*

tion), è in grado di trasferire attraverso la coniugazione anche altri geni cromosomici. La replicazione del cromosoma batterico della cellula Hfr ha inizio in un sito prossimo all'episoma F, ma può procedere anche oltre, producendo una copia di un segmento di estensione variabile del DNA batterico del donatore; questa copia verrà trasferita alla cellula ricevente assieme al fattore F. A seguito della ricombinazione, le sequenze che non si sono integrate nel cromosoma, come lo stesso fattore F, vengono degradate. La cellula ricevente ricombinante rimarrà "sessualmente" F⁻.

Esistono anche altre modalità di unione fra batteri coniuganti. In *Enterococcus faecalis*, la futura cellula ricevente produce e rilascia specifici feromoni che richiamano cellule donatrici (che possiedono un plasmide coniugativo) inducendole a produrre una sostanza aggregante che media la formazione del ponte citoplasmatico e il trasferimento del DNA.

5.2.1.2 Aspetti quantitativi dello scambio genetico nei procarioti

Nei procarioti lo scambio genetico riguarda una piccola frazione del genoma (generalmente meno di qualche migliaio di coppie di basi) e il trasferimento è unidirezionale e relativamente raro, se confrontato con il tasso di replicazione cellulare (Cohan 1999). Questo è vero in generale, ma non va trascurata l'esistenza di una discreta diversità tra le specie batteriche nella frequenza degli scambi genetici. Vi sono specie con cloni molto stabili come *Salmonella enterica*, mentre altre, come *Helicobacter pylori*, tendono a diversificarsi geneticamente in modo così rapido da formare di fatto dei *complessi clonali*, piuttosto che dei cloni (Spratt 2004).

Oltre alla ricombinazione omologa, i procarioti possono facilmente acquisire nuovi loci genici da altri organismi. Linee che sono quasi identiche nelle sequenze di geni condivise possono divergere anche fino al 15% nella frazione di geni che non sono omologhi. Inoltre, in aggiunta all'integrazione di nuovi geni e nuovi alleli nel loro cromosoma, i batteri possono anche accettare plasmidi di specie estremamente divergenti ed esprimerne i geni.

Nonostante la natura altamente promiscua della sessualità nei procarioti, ci sono comunque diversi fattori che limitano di fatto lo scambio genetico e che fanno sì che un batterio non possa scambiare direttamente geni con uguale facilità con qualunque altro batterio. Per esempio, la ricombinazione che dipende da specifici vettori (fagi o plasmidi) è limitata dalla distribuzione spaziale nell'ambiente dei potenziali vettori. Inoltre, specifici enzimi della cellula procariote, noti come *endonucleasi di restrizione*, riducono notevolmente il tasso di ricombinazione nella trasduzione, nella coniugazione e, in misura minore, nella trasformazione. Da ultimo, la ricombinazione omologa è fortemente condizionata dal grado di omologia tra le sequenze: si calcola che la frequenza di ricombinazione si riduca esponenzialmente al crescere del grado di divergenza.

5.2.2 Aspetti generali della riproduzione sessuale negli eucarioti

Secondo la definizione di riproduzione sessuale che è stata data nel Capitolo 1, il suo carattere qualificante risiede nell'associazione e nel riassortimento di informazione genetica proveniente da sorgenti diverse. Tuttavia, nella riproduzione sessuale degli organismi eucarioti, unicellulari o pluricellulari, lo scambio genetico associato agli specifici meccanismi attraverso i quali essa può svolgersi non interessa necessariamente tutti i genomi o tutte le parti di uno stesso genoma dell'organismo (Scheda 5.3). Per esempio, abbiamo già visto (Scheda 5.1) che i genomi degli organelli citoplasmatici e alcuni cromosomi del genoma nucleare possono avere un tipo di trasmissione clonale anche attraverso la riproduzione sessuale. In generale, quando non altrimenti specificato, la trattazione che segue riguarda i fenomeni sessuali a livello del genoma nucleare.

In questo paragrafo analizzeremo da prima i processi di riassortimento del materiale ereditato che producono variazione genetica nella riproduzione sessuale, per poi esplorare come questi processi interagiscono nel contesto delle diverse modalità riproduttive che abbiamo incontrato nel Capitolo 3.

5.2.2.1 Sinossi delle fonti di variazione genetica

Due processi principali, contraddistinti da un significativo carattere aleatorio, possono contribuire alla generazione di un nuovo, originale, genoma nucleare. Per un organismo diplonte, questi sono nell'ordine:

1. la **ricombinazione in senso lato**, che si realizza durante la gametogenesi con la produzione di gameti diversi da quelli parentali (cioè da quelli dei genitori che hanno dato origine all'organismo in questione); questa si articola in tre eventi distinti:
 - a) l'**assortimento indipendente dei cromosomi omologhi** alla prima divisione meiotica (metafase I), che si traduce nella successiva **segregazione indipendente dei cromosomi omologhi** nei due nuclei figli;
 - b) la **ricombinazione in senso stretto**, ovvero il crossing over e la conversione genica (Figura 5.12) tra cromosomi omologhi alla prima divisione meiotica (profase I, pachitene);
 - c) l'**assortimento indipendente dei cromatidi fratelli non identici** (non identici a causa della ricombinazione 1b) alla seconda divisione meiotica (metafase II), che si traduce nella successiva **segregazione indipendente dei cromatidi fratelli non identici** nei due nuclei figli di ciascuno dei due nuclei prodotti alla prima divisione meiotica;
2. la **singamia**, ovvero la fusione dei genomi aploidi di due gameti nel genoma diploide dello zigote.

Gli stessi due processi si ritrovano, in sequenza invertita, nella riproduzione sessuale di un organismo aploide, poiché in questo caso la singamia precede la meiosi. Diversamente, in un organismo aplo-diplonte i due processi sono distribuiti tra le due fasi (e generazioni): la ricombinazione avviene nella fase diploide (producendo spore), mentre la singamia coinvolge i gameti prodotti nella fase aploide (Paragrafo 2.1). Vediamo ora questi processi della riproduzione sessuale più in dettaglio.

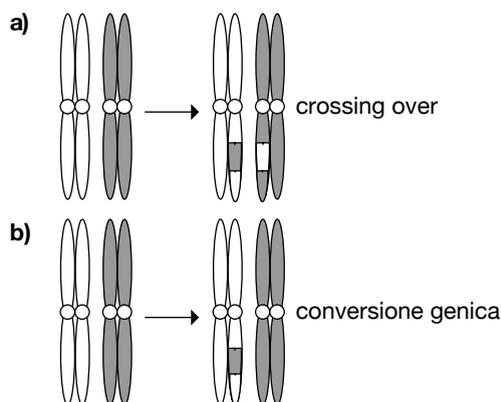


Figura 5.12 Rappresentazione schematica della differenza tra crossing over e conversione genica alla meiosi in una coppia di cromosomi omologhi. a) Nel crossing over, due cromatidi di due cromosomi omologhi appaiati scambiano reciprocamente una porzione del cromosoma. b) Nella conversione genica, un segmento di un cromatidio di uno dei due cromosomi acquisisce la sequenza nucleotidica del segmento omologo dell'altro cromosoma. Entrambi i processi possono decorrere secondo modalità differenti. Bianco e grigio si riferiscono a cromosomi derivanti da gameti (o nuclei gametici) diversi.

5.2.2.2 Assortimento indipendente di cromosomi e cromatidi

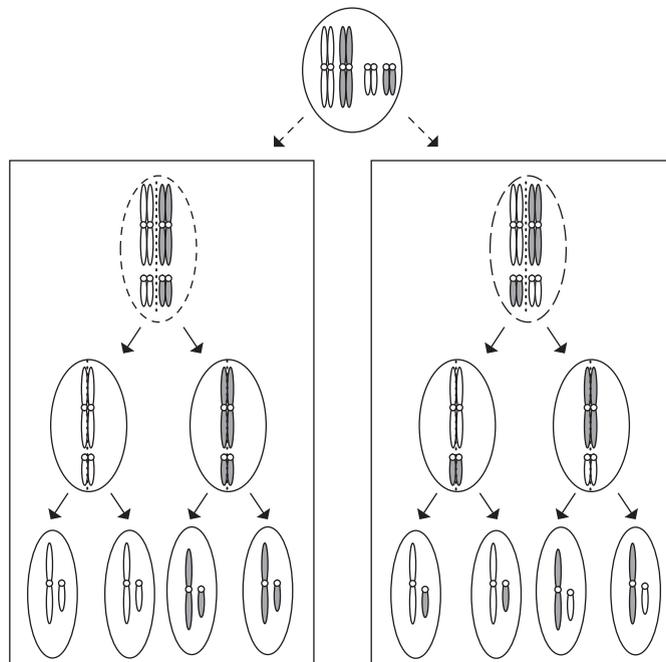
Durante la metafase della prima divisione meiotica, le coppie di cromosomi omologhi, ciascuna costituita dai cromosomi originati da due gameti (o nuclei gametici) distinti, si dispongono in corrispondenza della piastra equatoriale. L'orientamento dei cromosomi di ciascuna coppia rispetto agli opposti poli cellulari è casuale e indipendente dall'orientamento delle altre coppie. Il numero di possibili configurazioni di appaiamento (assortimenti) è quindi 2^{n-1} , dove n è il numero di coppie di cromosomi omologhi (Figura 5.13). Queste configurazioni alternative possono quindi dare origine a 2^n gameti distinti, due per ciascuna possibile configurazione. Solo due di questi ripropongono esattamente il genotipo dei due gameti parentali, mentre tutti gli altri possiedono genotipi differenti, come effetto del riassortimento casuale dei cromosomi.

Di fatto, un numero molto maggiore di gameti diversi può prodursi alla meiosi, giacché all'assortimento indipendente dei cromosomi (*ricombinazione intercromosomica*) si aggiunge la ricombinazione genica in senso stretto, in forma di crossing over e conversione genica (*ricombinazione intracromosomica*, vedi paragrafo successivo).

Alla metafase della seconda divisione meiotica, i cromosomi che sono andati incontro a ricombinazione durante la profase I presentano cromatidi fratelli che non sono più identici tra loro. Anche in questo caso, l'orientamento dei due cromatidi di ciascun cromosoma sulla piastra metafase rispetto ai due poli cellulari è casuale e indipendente dall'orientamento delle altre coppie di cromatidi. Per ciascuno dei due nuclei prodotti alla prima divisione meiotica, il numero di possibili configurazioni (assortimenti) è quindi 2^{m-1} , dove m è il numero di coppie di cromatidi non identici (corrispondente al numero di coppie di cromosomi che hanno subito crossing over o conversione genica alla prima divisione meiotica; vedi Paragrafo 5.2.3.3).

Combinando gli effetti dell'assortimento indipendente di cromosomi e cromatidi (Figura 5.14), per uno specifico pattern di ricombinazione (tipologia, numero, localizzazione ed estensione degli eventi di ricombinazione) l'assortimento dei cromosomi alla meiosi può quindi realizzarsi in $2 \cdot 2^{n-1} \cdot 2^{m-1}$ modi diversi, cioè 2^{n+m-1} . Se $n = m$, come sarà generalmente il caso in assenza di cromosomi che per loro struttura non ricombinano, come per esempio i cromosomi sessuali di molte specie (Paragrafo 6.1.1), il numero di assortimenti possibili sarà 2^{2n-1} .

Figura 5.13 Assortimento indipendente dei cromosomi alla meiosi in assenza di ricombinazione per $n = 2$ coppie di cromosomi omologhi. I cromosomi possono segregare in $2^{n-1} = 2$ modi distinti, producendo $2^n = 4$ tipi di gamete per ciascuna opzione. Il numero di gameti diversi ottenibile è $2^n = 4$. Bianco e grigio si riferiscono a cromosomi derivanti da gameti (o nuclei gametici) diversi della generazione precedente. I due riquadri affiancati, puntati da frecce tratteggiate, si riferiscono ai due decorsi alternativi dello stesso processo che hanno identica probabilità di verificarsi. Le frecce continue connettono i momenti successivi della meiosi. La linea punteggiata indica la piastra equatoriale metafase.



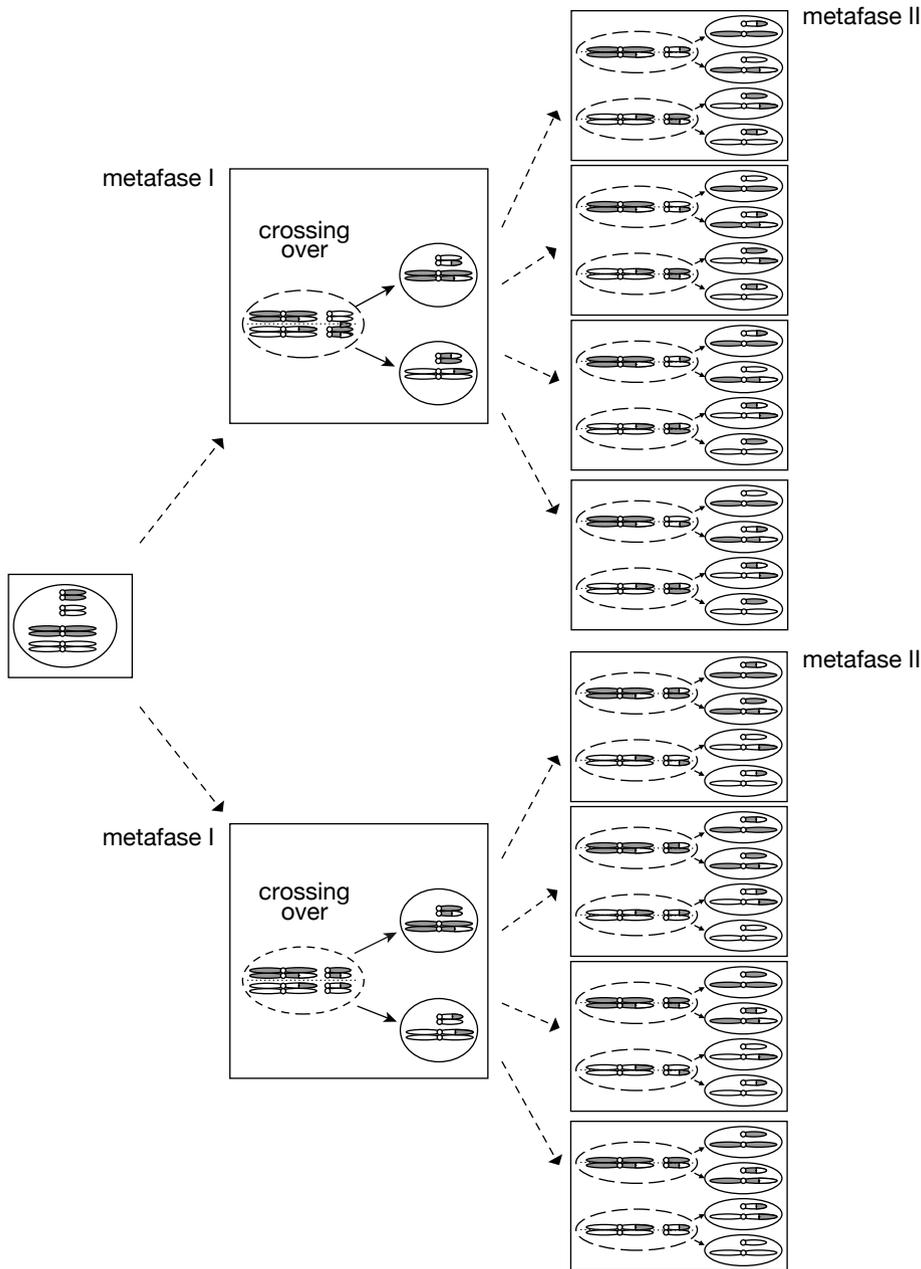


Figura 5.14 Assortimento indipendente dei cromosomi alla meiosi dove è avvenuto un crossing over in ciascuna coppia. Le coppie di cromosomi omologhi sono $n = 2$, così come il numero di coppie di cromosomi ricombinanti $m = n = 2$. I cromosomi possono segregare in $2^{n-1} = 2$ modi distinti alla meiosi I, e per ciascuno di questi i cromatidi fratelli possono segregare nei due nuclei in $2 \cdot 2^{m-1} = 4$ modi distinti alla meiosi II, per un totale di $2^{n+m-1} = 8$ modi di segregazione in totale. Il numero di gameti diversi ottenibile è $2^{n+m} = 16$. Bianco e grigio si riferiscono a cromosomi (o parti di cromosoma) derivanti da gameti (o nuclei gametici) diversi della generazione precedente. I riquadri puntati da frecce tratteggiate, si riferiscono a decorsi alternativi dello stesso processo con identica probabilità di verificarsi. Le frecce continue connettono i momenti successivi della meiosi. La linea punteggiata indica la piastra equatoriale metafisica.

Nel caso della nostra specie, la segregazione potrà decorrere in $2^{45} \approx 3,5 \cdot 10^{13}$ modi differenti per un ovocita primario, e in $2^{44} \approx 1,8 \cdot 10^{13}$ (la metà), per uno spermatozoo primario, poiché i due cromosomi sessuali X e Y del maschio non ricombinano.

Il numero di gameti diversi ottenibili dal solo processo di assortimento è pari a $4^m \cdot 2^{n-m} = 2^{n+m}$, dove n è il numero di coppie di cromosomi e m il numero di coppie di cromosomi che hanno ricombinato (i cromosomi delle m coppie che hanno ricombinato sono presenti in quattro versioni diverse, quelli delle $n-m$ coppie che non hanno ricombinato sono presenti nelle due versioni parentali originali). Questo numero è il doppio del numero di possibili modi in cui può decorrere la meiosi a partire da uno stesso insieme di eventi di ricombinazione.

5.2.2.3 Ricombinazione in senso stretto

Fino a ora abbiamo parlato della ricombinazione genica in senso stretto come di un processo in grado di produrre nuove molecole di DNA attraverso la combinazione di sequenze nucleotidiche di diversa provenienza. È venuto il momento di vedere questo processo più da vicino.

Da un punto di vista biochimico, si ha **ricombinazione** quando una molecola di acido nucleico, DNA o RNA, si unisce a un'altra molecola così da formare una nuova sequenza nucleotidica. Come abbiamo già visto, si tratta di un importante processo biochimico associato alla sessualità in tutti i viventi, ma la ricombinazione genica non è un processo esclusivo dei fenomeni sessuali (Scheda 5.4). Particolarmente importanti per i fenomeni sessuali sono i processi di *ricombinazione omologa*, ovvero quelli che si realizzano fra segmenti di DNA caratterizzati da un'elevata somiglianza di sequenza. Nel caso degli

SCHEDA 5.4

Ricombinazione

Sebbene da un punto di vista puramente biochimico la ricombinazione sia un processo ben definito, l'uso di questo termine nell'ambito delle scienze biologiche in generale, e della genetica delle popolazioni in particolare, non è altrettanto rigoroso.

Per alcuni autori il termine "ricombinazione genica" è sinonimo di "rimiscelamento genetico" e comprende quindi tutte le possibili forme di riassortimento del materiale ereditario. Per questi autori (per esempio, Futuyama 2005), le principali fonti di variazione genetica, materia prima dei processi di cambiamento evolutivo, sono la mutazione e la ricombinazione, quest'ultima venendo così a coincidere con il concetto di sessualità in senso lato.

Per altri autori, il significato del termine "ricombinazione" si restringe alla formazione di nuove associazioni di molecole di DNA, o di segmenti di molecole di DNA, e negli eucarioti comprende quindi l'assortimento indipendente dei cromosomi alla meiosi (*ricombinazione intercromosomica*) più il crossing over e la conversione genica (*ricombinazione intracromosomica*). La sessualità viene così di fatto a coincidere con la singamia. Questa accezione del termine ricombinazione si rivela nel binomio "sessualità e ricombinazione" ("*sex and recombination*"), che ricorre frequentemente nei titoli di lavori scientifici, ma anche nell'uso dell'aggettivo "asessuale" riferito a specie o a popolazioni che si riproducono per partenogenesi o ad altre forme di sessualità che non prevedono singamia, oppure quando la ricombinazione viene presentata come alternativa alla mutazione come sorgente di variazione genetica. Nel testo ci siamo riferiti a questa seconda accezione della ricombinazione come "ricombinazione in senso lato".

In ambito biochimico, il termine ricombinazione ha un significato che da un lato è ancora più restrittivo, perché esclude l'assortimento indipendente dei cromosomi alla meiosi (la ricombinazione intercromosomica), da un altro lato è invece più ampio, perché annovera fenomeni non necessariamente connessi a processi riproduttivi, sessuali o asessuali (come quelli coinvolti nel meccanismo di riparazione del DNA). In biochimica si distinguono diversi tipi di ricombinazione: i principali sono qui brevemente descritti.

La *ricombinazione omologa* (nota anche come *ricombinazione generale*, o *generalizzata*) è lo scambio di informazione genetica che si realizza tra due sequenze che presentano un'elevata somiglianza, ossia omologia di sequenza.

La ricombinazione omologa ha diverse funzioni nella cellula. Quella di portata più generale, perché si ritrova egualmente in procarioti ed eucarioti, è la riparazione accurata delle rotture a doppio filamento delle molecole di DNA. Tali rotture possono essere causate da agenti chimici o fisici, ma più spesso sono il risultato di incidenti in fase di sintesi del DNA (per esempio, blocco o rottura della forcella di replicazione). La saldatura di una rottura a doppio filamento senza la disponibilità di uno stampo (senza ricombinazione) comporta generalmente una mutazione nel sito di saldatura. La ricombinazione omologa è coinvolta anche nei processi di riparazione di altri tipi di danni al DNA. Inoltre, nelle cellule eucarioti, la ricombinazione omologa ha un importante ruolo meccanico nell'appaiamento dei cromosomi omologhi alla sinapsi della prima divisione meiotica. Durante la profase I si verificano rotture programmate a doppio filamento alle quali segue la ricombinazione, che lega strettamente i cromatidi dei cromosomi omologhi. Alcuni di questi eventi di ricombinazione (nell'ordine del 10%) sfoceranno in un crossing over. Esempi di ricombinazione generale legati alla sessualità sono il crossing over e la conversione genica tra cromosomi omologhi alla meiosi negli eucarioti (vedi oltre in questo paragrafo) e la ricombinazione del DNA batterico dopo coniugazione, traduzione o trasposizione (Paragrafo 5.2.1).

La *ricombinazione sito-specifica* è lo scambio tra segmenti di DNA che hanno omologia scarsa o nulla, ma che sono localizzati in siti strettamente determinati. Entrambi i segmenti di DNA possiedono infatti specifiche sequenze di riconoscimento che rendono possibile lo scambio. Un esempio di ricombinazione sito-specifica è l'integrazione di un fago in un ciclo lisogeno (Paragrafo 5.2.1).

Anche la *ricombinazione trasposizionale* può avvenire tra sequenze che non hanno alcuna omologia e si realizza attraverso il movimento di diversi tipi di elementi genetici trasponibili (**trasposoni**), sequenze di DNA che sono in grado di produrre copie o escindersi per poi inserirsi in un diverso sito dello stesso genoma. In questo caso, a differenza dalla ricombinazione sito-specifica, solo l'elemento trasponibile possiede sequenze specifiche per la sua mobilitazione, poiché la sua inserzione può avvenire generalmente in un sito qualsiasi del restante genoma.

eucarioti, questi sono il *crossing over* e la *conversione genica* che si verificano durante la meiosi (Figura 5.12). Sebbene dal punto di vista biochimico questi processi di ricombinazione non differiscano in modo sostanziale da analoghi processi coinvolti in altre funzioni cellulari, come la riparazione del DNA, durante la meiosi essi sono regolati in modo differente, così da ricorrere con maggiore frequenza e risolversi con maggiore probabilità in uno scambio genico. Per esempio, alla meiosi la ricombinazione avviene di preferenza tra cromosomi omologhi, piuttosto che tra i cromatidi fratelli dello stesso cromosoma. Viceversa, i cromatidi fratelli, prodotti dalla recente replicazione del DNA, tendono più facilmente a ricombinare per riparare le rotture a doppio filamento.

Crossing over alla meiosi

Il crossing over consiste nello scambio di porzioni omologhe di materiale genetico tra due cromatidi appartenenti a due cromosomi diversi di una coppia di omologhi (Figura 5.12a). Il crossing over tende a mescolare il contenuto allelico di loci concatenati (cioè localizzati sullo stesso cromosoma) che altrimenti sarebbero trasmessi come unità inscindibili (“non ricombinanti”). I cromosomi ricombinanti che derivano dal crossing over presentano un nuovo **aplotipo**, ovvero una nuova combinazione di varianti alleliche lungo lo stesso cromosoma.

Frequenza di crossing over. Il numero di crossing over che si verificano in una coppia di omologhi alla meiosi è molto variabile e dipende dalle dimensioni dei cromosomi stessi. Per esempio, nella nostra specie, per ciascuna coppia di cromosomi omologhi hanno luogo in media due o tre crossing over per ogni meiosi.

Ai fini della produzione di variazione genetica, un parametro molto importante è la frequenza di crossing over tra due loci di interesse sullo stesso cromosoma (loci concatenati), perché la ricombinazione tende continuamente a eliminare l’associazione tra specifici alleli presenti in loci distinti, una condizione nota come *linkage disequilibrium*. Maggiore è la distanza tra due loci su di un cromosoma, più grande sarà la probabilità che tra essi si verifichi almeno un evento di crossing over durante la meiosi. Per questo motivo, la frequenza di ricombinazione tra due loci, che si può misurare mediante diversi test genetici, è un indicatore della distanza fisica tra di essi (sebbene le moderne tecniche di sequenziamento restituiscano mappe più precise su base nucleotidica). In effetti, diversi fattori fanno sì che la frequenza di crossing over non corrisponda esattamente alle distanze fisiche reali (quantificabili, per esempio, come numero di nucleotidi). Tra questi, il fatto che la probabilità di crossing over non è uniforme su tutta la lunghezza di un cromosoma, che il crossing over in un punto tende a inibire il crossing over in regioni immediatamente adiacenti e che durante un unico evento meiotico si possono realizzare sullo stesso braccio cromosomico più eventi di crossing over tra diversi cromatidi, che possono mascherare reciprocamente gli effetti della ricombinazione a determinati loci.

La frequenza di crossing over tra coppie di loci concatenati varia da valori prossimi a 0%, per geni immediatamente adiacenti, fino a un valore massimo del 50% per loci molto lontani su cromosomi particolarmente lunghi, lo stesso valore che si registra per loci localizzati su cromosomi differenti, che si riassortiscono grazie alla segregazione indipendente alla metafase della prima divisione meiotica. Bisogna infatti considerare che, mentre un numero dispari di crossing-over tra i due loci genera genotipi ricombinanti, un numero pari di crossing-over ripristina la situazione iniziale (Figura 5.15).

Effetti del rimescolamento. La suddivisione del genoma nucleare in più molecole di DNA (i cromosomi) permette la ricombinazione mediante assortimento indipendente, a cui si aggiunge la ricombinazione tra sequenze di DNA di cromosomi omologhi. Combinando gli effetti della ricombinazione intercromosomica e di quella intracromosomica, la variazione genetica che si può produrre a ogni generazione assume proporzioni enormi.

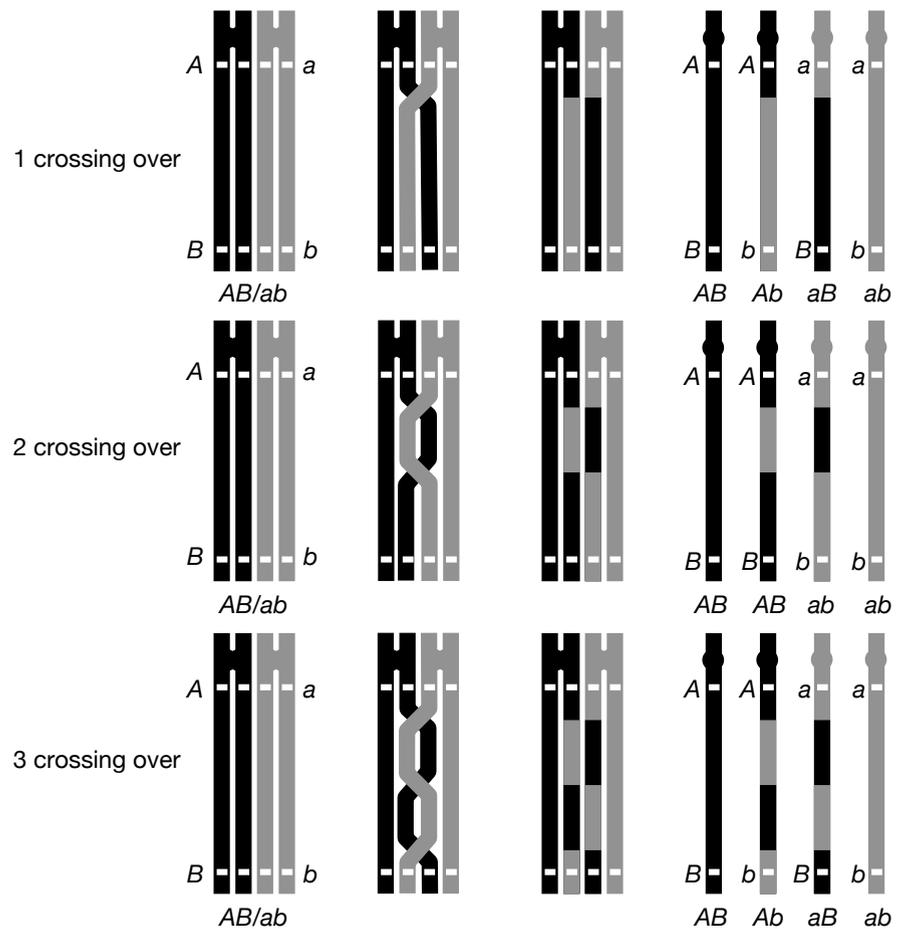


Figura 5.15 Effetto di crossing over multipli tra due loci (A e B) su di uno stesso braccio di cromosoma. Un numero dispari di crossing over tra i due loci produce anche due genotipi ricombinanti (Ab e aB) tra i quattro prodotti della meiosi, mentre un numero pari di crossing over produce solo genotipi parentali (AB e ab).

Nell'uomo si stima vi siano circa 23 000 loci genici che codificano proteine, 3000 dei quali (13%) sarebbero polimorfici, e in un individuo la frazione media di loci eterozigoti sarebbe pari al 7%, ovvero $23\,000 \cdot 0,07 \approx 1600$ loci eterozigoti. Assumendo che ciascun locus possa segregare in modo indipendente, un individuo medio potrebbe produrre virtualmente $2^{1600} \approx 4,4 \cdot 10^{481}$ gameti diversi e anche riducendo a due il numero di alleli per locus polimorfo, che si riconducono a soli tre possibili genotipi per locus, i possibili genotipi che si potrebbero osservare nelle popolazioni umane sarebbero $3^{3000} \approx 2,3 \cdot 10^{1431}$.

Calcoli come questo, che ricorrono a volte nella letteratura divulgativa, si basano sulla possibilità di avere un numero non limitato di crossing over per ciascun cromosoma, cosa che sappiamo non corrispondere alla realtà. Un calcolo esatto richiederebbe una precisa statistica della distribuzione dei crossing over; tuttavia possiamo per lo meno tentare un'approssimazione migliore della precedente usando il calcolo combinatorio. Assumendo, per semplicità, un'equa distribuzione dei loci eterozigoti nelle 23 coppie di cromosomi, vi sarebbero circa 70 loci eterozigoti (o in emizigosi per la coppia XY in un maschio) per coppia di cromosomi omologhi.

Assumendo poi un numero conservativo di due crossing over per coppia (per un maschio, solo nelle 22 coppie di autosomi), e contando il numero di modi in cui possono avvenire zero, uno o due crossing over efficaci nelle 69 diverse posizioni tra i 70 loci polimorfici, il numero di diversi aplotipi per coppia di omologhi sarebbe $2 \cdot (1 + 69 + (69 \cdot 68)/2) = 4832$, così una donna potrebbe produrre virtualmente $4832^{23} \approx 5,4 \cdot 10^{84}$ gameti diversi e un uomo $2 \cdot 4832^{22} \approx 2,2 \cdot 10^{81}$. Sebbene siano valori di molto inferiori alla prima stima di 10^{481} , si tratta comunque di numeri enormi, superiori al numero stimato di atomi dell'universo (dell'ordine di 10^{80}). Considerato che in media un uomo produce nel corso dell'intera vita un numero di spermatozoi nell'ordine dei mille miliardi (10^{12}), se le localizzazioni dei crossing over fossero tutte equiprobabili, la probabilità per un individuo di produrre due spermatozoi con lo stesso aplotipo ricombinante sarebbe inferiore a 10^{-57} .

Altri effetti. L'effetto principale del crossing over è la creazione di nuove associazioni alleliche, diverse dalle associazioni parentali, ma in certi casi esso può produrre anche nuovi alleli o nuovi geni, con una sequenza nucleotidica originale. Questi eventi mutazionali (mutazioni geniche o cromosomiche) sono trattati qui perché possono avvenire più facilmente in associazione con i processi riproduttivi, in modo particolare in concomitanza con la ricombinazione alla meiosi, ma anche nella ricombinazione mitotica (Paragrafo 5.1.2). La ricombinazione può causare cambiamento a livello della sequenza nucleotidica di un gene in diversi modi.

Nella *ricombinazione intragenica*, il crossing over o la conversione genica (vedi sotto) si verificano entro i confini di un determinato locus genico. Lo scambio tra due sequenze omologhe che differiscano per un certo numero di coppie di basi (alleli differenti di un gene, o in generale aplotipi differenti di un qualsiasi marcatore genetico) può generare nuove sequenze di DNA per un determinato locus. Il sequenziamento del DNA sta rivelando molti casi di aplotipi e varianti alleliche che sembrano aver avuto origine per ricombinazione intragenica.

Nel *crossing over ineguale*, lo scambio non esattamente reciproco tra cromosomi omologhi non perfettamente allineati può risultare nella duplicazione in tandem (i cui prodotti rimangono cioè adiacenti) di una sequenza nucleotidica su uno dei due prodotti della ricombinazione e nella corrispondente delezione sull'altro. Il crossing over ineguale avviene più facilmente tra sequenze che già includono ripetizioni in tandem, perché qui più facilmente si possono creare allineamenti fuori registro. Il crossing over ineguale, che può avvenire anche tra cromatidi fratelli alla mitosi, è probabilmente uno dei processi responsabili dell'alta percentuale di sequenze di DNA non codificante che si producono attraverso mutazioni cromosomiche, nonché del fenomeno della duplicazione genica, un fenomeno importantissimo nell'evoluzione degli eucarioti (Futuyma 2008).

Conversione genica alla meiosi

La **conversione genica** (o *perdita ricombinazionale dell'eterozigosi*) è un processo di ricombinazione omologa (Scheda 5.4) attraverso il quale l'informazione di una sequenza nucleotidica è trasferita in modo unidirezionale da una molecola di DNA (che non viene modificata) a un'altra molecola di DNA, la cui sequenza viene così alterata (Figura 5.12b). Generalmente la conversione genica interessa un segmento di DNA relativamente breve rispetto a quanto avviene nel crossing over: in un tipico evento di conversione, un gene, o una parte di un gene, acquisisce la stessa sequenza di un altro allele allo stesso locus (*conversione intralocus* o *intrallelica*) o la sequenza di un locus diverso, generalmente paralogo, cioè legato al primo da un evento di duplicazione genica (*conversione interlocus* o *interallelica*). La conversione genica avviene ad alta frequenza durante la meiosi, ma, come abbiamo visto (Paragrafo 5.1.2), può avvenire anche nelle cellule somatiche.

Omogeneizzando le sequenze di DNA, la conversione genica tende a ridurre l'**eterozigosità**, ovvero la frazione di individui eterozigoti a un determinato locus nella popolazione. Nel tempo, gli effetti della omogeneizzazione da conversione si possono accumulare, manifestandosi sia tra le diverse varianti alleliche di un gene, sia tra i diversi geni di una famiglia genica. I membri di una famiglia genica che hanno avuto origine per duplicazione di un gene ancestrale conservano generalmente alti livelli di identità di sequenza, così da essere più frequentemente oggetto di conversione (Futuyma 2005).

5.2.2.4 Singamia

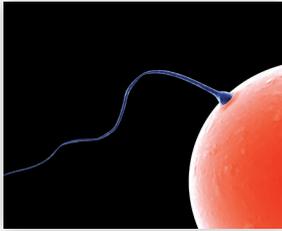


Figura 5.16 Un evento di singamia che si realizza attraverso la fusione di un gamete maschile e un gamete femminile.

La **singamia** è il processo che riunisce in un unico genoma il materiale ereditario proveniente da due gameti o da due nuclei gametici distinti (Figura 5.16). Nel caso di anisogameti, viene anche detta **fecondazione** (in inglese, *fertilization*), riconoscendo al gamete maschile un ruolo attivo nel ricercare e/o nell'introdursi nel gamete femminile. Questo è un processo che avviene a livello cellulare e non va confuso con l'*inseminazione*, processo che, nel caso della fecondazione interna, porta i gameti maschili in prossimità di quelli femminili, e al quale non necessariamente, o non immediatamente, segue la fecondazione (Paragrafo 3.5.1).

La singamia si compone di due processi distinti, che spesso si susseguono in breve tempo: la **plasmogamia**, ovvero la fusione dei protoplasmi dei due gameti in un unico compartimento cellulare zigotico, e la **cariogamia**, cioè la fusione dei due nuclei gametici in un unico nucleo che viene detto **sincarion**. Tra la plasmogamia e la cariogamia, i nuclei dei gameti che si fonderanno nel sincarion vengono detti **pronuclei**.

In alcuni casi la cariogamia può essere differita rispetto alla plasmogamia. Questo è per esempio il caso della riproduzione sessuale nei funghi dicarioti, taxon che riunisce ascomiceti e basidiomiceti. Due ife *monocariotiche* (con un solo nucleo aploide (n) per cellula) appartenenti a tipi coniugativi differenti possono fondersi (plasmogamia senza cariogamia) producendo un'ifa binucleata (fase dicariotica, $n + n$) che prolifera originando un micelio formato da ife *dicariotiche*. Il micelio dicariotico prolifera e forma corpi fruttiferi che portano strutture riproduttive specifiche per ciascun gruppo (aschi e basidi, rispettivamente) ove avvengono la cariogamia (fase diploide, $2n$) e successivamente, per meiosi, la produzione di spore aploidi (n). Le spore aploidi danno origine al micelio monocariotico della nuova generazione (Figura 7.16).

Nella singamia si ha anche la riunione del materiale ereditario degli organelli citoplasmatici dei due gameti che si fondono. Nelle specie che presentano anisogametia, il contributo dei due genitori alla dotazione di organelli citoplasmatici dello zigote può essere molto ineguale. Per esempio, nella maggior parte degli animali i mitocondri sono ereditati per via materna, mentre nelle cupressacee questi organelli sono ereditati per via paterna (Paragrafo 5.2.3.1). Va inoltre ricordato che, mentre il genoma nucleare si trasmette fedelmente (fatte salve possibili mutazioni) attraverso le mitosi che possono seguire alla formazione dello zigote (nello sviluppo di un individuo pluricellulare, o nella riproduzione asessuale di un organismo unicellulare), il genoma degli organelli è soggetto a un processo di *segregazione mitotica* (Paragrafo 5.1.3) che può creare un certo grado di variazione genetica nella discendenza.

In un caso particolare, la singamia non coinvolge solo due gameti e non produce uno zigote. Nella riproduzione sessuale delle angiosperme, nel processo noto come *doppia fecondazione* (Paragrafo 3.5.3.2), uno dei due nuclei spermatici del gametofito maschile si fonde con due nuclei della cellula centrale del gametofito femminile, generando così la cellula triploide fondatrice dell'endosperma, il tessuto che fornirà nutrimento all'embrione.

5.2.3 Genetica della trasmissione ereditaria attraverso le diverse modalità di riproduzione sessuale

La ricombinazione in senso lato e la singamia sono i processi che caratterizzano la riproduzione sessuale. Tuttavia, le diverse modalità riproduttive, in associazione con il sistema genetico e il sistema di accoppiamento, comportano un differente contributo relativo e una diversa efficacia per i processi di rimescolamento genetico che abbiamo appena descritto. Per esempio, come vedremo presto in dettaglio, l'autofecondazione può limitare severamente gli effetti di rimescolamento della singamia, fino a trasformarla di fatto in una forma di riproduzione clonale. Nella ginogenesi, invece, non si ha segregazione indipendente dei cromosomi, mentre nell'ibridogenesi non si ha crossing over. Scali *et al.* (2003) hanno proposto il termine collettivo di *metasessualità* per tutti quei processi di riproduzione sessuale non canonici, ovvero diversi dall'anfigonia, nei quali vengono comunque prodotte uova, si realizzano processi meiotici e non vi è stretta clonalità. Vediamo dunque più da vicino le caratteristiche della trasmissione ereditaria nelle diverse modalità di riproduzione sessuale (Capitolo 3). Quando non altrimenti precisato, ci si riferirà alla riproduzione sessuale in fase diploide.



5.2.3.1 Anfigonia

L'**anfigonia** (o **anfimissi**, o **allogamia**) è la modalità di riproduzione sessuale che si basa sulla fusione di gameti prodotti da due individui distinti, a formare uno zigote (Paragrafo 3.5; Figura 5.17). A seconda del tipo di organismo e del suo ciclo vitale, questa cellula diploide può (i) corrispondere a un nuovo individuo unicellulare diploide, (ii) essere la cellula fondatrice di un individuo pluricellulare diploide, oppure (iii) dare corso immediatamente alla meiosi, con la produzione di quattro cellule aploidi, a loro volta nuovi individui unicellulari aploidi, o (iv) sempre per meiosi, produrre quattro cellule aploidi fondatrici di altrettanti individui pluricellulari aploidi.

Attraverso la riproduzione anfigonica, tutti i diversi tipi di riassortimento genetico che abbiamo presentato nel Paragrafo 5.2.2.1 possono esprimersi in sinergia, contribuendo così a massimizzare la produzione di variazione genetica a ogni generazione. Ciò nondimeno, il risultato effettivo in termini di produzione di variabilità genetica dipende da molti fattori a contorno: dal sistema genetico dell'organismo (tra cui l'organizzazione del suo materiale ereditario), dalla distribuzione spaziale degli individui della popolazione, dalla loro mobilità in specifiche fasi del loro ciclo vitale o dalla mobilità dei gameti che questi producono, ma anche dal sistema di distribuzione dei ruoli sessuali nella popolazione, dal sistema di accoppiamento e dall'eventuale sistema sociale.

Molte di queste variabili concorrono a determinare il grado di **inincrocio** (*inbreeding*), ovvero la frequenza di incrocio tra individui che esibiscono un certo grado di parentela. In qualche misura, l'inincrocio vanifica gli effetti del rimescolamento genetico prodotto dalla fecondazione incrociata (*cross-fertilization*, o *outcrossing*, o *outbreeding*) tipica della



Figura 5.17 Due damigelle (*Ischnura elegans*) in accoppiamento. Il maschio è sopra. L'incontro dei gameti prodotti da due individui distinti caratterizza la riproduzione anfigonica.

riproduzione anfigonica, riducendo il livello di **eterozigosità media** nella popolazione. Questa è definita come la frequenza media di individui eterozigoti per locus, ma è facile dimostrare che tale valore corrisponde esattamente anche al numero medio di loci eterozigoti per individuo. La riduzione dell'eterozigosità si traduce quindi in un aumento della probabilità per un allele deleterio recessivo di esprimersi nella progenie in condizione omozigote. Popolazioni con alta frequenza di incrocio tra consanguinei possono manifestare un declino nei valori medi di alcune componenti della fitness, come sopravvivenza e fecondità, declino che prende il nome di *depressione da inincrocio*.

La depressione da inincrocio non è però un fenomeno universale, poiché non sono rari sistemi di accoppiamento che prevedono regolarmente l'accoppiamento tra consanguinei. Per esempio, le femmine fecondate dell'acaro *Adactylidium*, che si nutrono di un unico uovo di tisanottero, portano 6-9 uova che schiudono quando sono ancora nel corpo della madre. Dalle uova di una femmina si sviluppano 5-8 femmine e un solo maschio che si nutrono dei tessuti della madre dall'interno (*matrofagia*, Paragrafo 4.4.4). Prima di uscire dalle spoglie della madre, il maschio feconda le sue sorelle e nel giro di poche ore muore. Le femmine così fecondate, invece, abbandonano quel che rimane della loro madre per cercare un uovo di tisanottero, prima di essere divorate a loro volta dalla loro prole. L'intero ciclo non dura che pochi giorni.

Parlando di riproduzione asessuale, abbiamo visto (Paragrafo 5.1.3) che i genomi degli organelli citoplasmatici mostrano in generale modalità di trasmissione attraverso la divisione cellulare diverse dal genoma nucleare e per questo sono a volte etichettati come *sistemi genetici non mendeliani*. Nella riproduzione sessuale, gli organelli citoplasmatici si comportano in modo non mendeliano anche nella singamia. In particolare, il contributo dei due genitori alla dotazione di organelli della loro discendenza può essere molto ineguale. Questo squilibrio può stabilirsi durante o subito dopo la formazione dello zigote, per un ineguale contributo di organelli da parte di uno dei due gameti, che nel caso estremo può consistere in quello di uno solo dei due genitori, oppure perché l'informazione genetica contenuta negli organelli di uno dei genitori viene perduta nel corso dello sviluppo. Una combinazione di entrambe le cause è anche possibile.

Nel caso dei mitocondri, nella maggior parte delle specie di piante e animali (che hanno anisogameti), il DNA di questo organello è trasmesso alla progenie di entrambi i sessi in modo predominante, se non esclusivo, per via materna. In misura variabile da specie a specie, esiste tuttavia la possibilità di trasmissione di mtDNA paterno. In effetti, negli animali, ciascuno spermatozoo contiene qualche mitocondrio, fino a qualche decina, e alcuni di questi mitocondri possono effettivamente entrare nel citoplasma dell'uovo durante la fecondazione, sebbene ad attenderli vi siano le molte migliaia di copie di mtDNA materno presenti di norma nell'ocita maturo. In molte specie animali il mtDNA è trasmesso esclusivamente per via materna, in quanto il mtDNA paterno scompare durante l'embriogenesi precoce.

La trasmissione limitata o accidentale di DNA mitocondriale di origine paterna è un esempio di **paternal leakage**, cioè di trasmissione di elementi del genoma paterno in un sistema altrimenti dominato da ereditarietà per via materna.

Negli animali, il paternal leakage mitocondriale può rendere conto di una frazione pari a 10^{-4} - 10^{-3} del mtDNA di un individuo (Stewart *et al.* 1995). Tuttavia, in anni recenti si sono accumulate numerose prove di trasmissione non accidentale di mtDNA paterno in un ampio campione di specie di animali e piante. Queste scoperte cominciano a mettere in discussione il carattere di eccezionalità del fenomeno (Wolff *et al.* 2008).

Per esempio, un particolare sistema di trasmissione del mtDNA, chiamato *doubly uniparental inheritance* (DUI), è stato descritto in alcune decine di specie di molluschi

bivalvi appartenenti a diverse famiglie. Nel sistema DUI di *Mytilus* (Figura 5.18), le femmine ereditano il mtDNA solo dalla madre e lo trasmettono alla prole di entrambi i sessi. I maschi, invece, ereditano il mtDNA da entrambi i genitori, ma trasmettono solo il mtDNA ricevuto dal padre, che verrà però mantenuto solo nei loro figli maschi. Così, nelle femmine adulte il mtDNA di origine materna si trova sia nelle cellule somatiche che nelle cellule germinali delle gonadi, mentre nei maschi adulti il mtDNA di origine paterna predomina nelle gonadi e quello di origine materna predomina nei tessuti somatici (Sano *et al.* 2011).

Venendo ai plastidi, molte piante ereditano questi organelli da uno solo dei genitori. Per esempio, di norma il DNA dei cloroplasti è ereditato per via materna nelle angiosperme, mentre è ereditato per via paterna nelle gimnosperme. Tuttavia è recentemente emerso che una caratteristica dei gameti maschili denominata *potential biparental plastid inheritance* (PBPI), associata alla presenza di ctDNA in questi ultimi (altrimenti assente nelle specie con ereditarietà esclusivamente materna dei cloroplasti), ricorre in una frazione cospicua di generi di angiosperme (20%), mostrando così che la trasmissione dei cloroplasti da parte di entrambi i genitori non è rara in questo gruppo (Sodmergen 2010).

Studi recenti mostrano con sempre maggiore evidenza che le nostre conoscenze sulla genetica della trasmissione del DNA degli organelli è molto lacunosa e che alcune generalizzazioni sono eccessivamente approssimative. Specie diverse di un clade, anche piuttosto ristretto, possono avere meccanismi differenti di ereditarietà per i genomi degli organelli citoplasmatici. Per esempio, nelle pinacee i mitocondri sono ereditati per via materna, mentre i cloroplasti sono ereditati dal padre. Ma questo non vale per tutte le conifere: nelle cupressacee, i genomi di mitocondri e plastidi sono entrambi ereditati per via paterna (Williams 2009).

Infine, la riproduzione sessuale anfignonica può avere un risultato per certi versi clonale attraverso la **poliembrionia** (Paragrafo 3.1.2.4). Questa può essere considerata una forma di riproduzione sessuale con un risultato clonale, poiché genera più copie identiche di uno stesso genotipo, anche se differente da quello dei genitori. In alternativa, la poliembrionia può essere considerata a tutti gli effetti una forma di riproduzione asessuale in una fase precoce (embrionale) dello sviluppo. In questa seconda interpretazione, è bene rendere esplicito che le specie che si riproducono per poliembrionia (quindi anche alcuni mammiferi come gli armadilli del genere *Dasyus*) mostrano una forma di alternanza di generazioni sessuali e asessuali (ciclo metagenetico, vedi Paragrafo 2.2). La genetica della trasmissione è quindi diversa nelle due generazioni: ha i caratteri della riproduzione anfignonica nella generazione sessuale e quelli della riproduzione clonale nella generazione asessuale.

5.2.3.2 Autofecondazione

Nell'**autofecondazione** (o **automissi**, o **autogamia**), gameti, o nuclei gametici aploidi provenienti dallo stesso individuo, un ermafrodita simultaneo sufficiente (Paragrafo 3.3.2), si fondono in singamia per formare uno zigote che avrà così un solo genitore (Paragrafo 3.6.1). Si tratta quindi di una forma di riproduzione sessuale uniparentale.

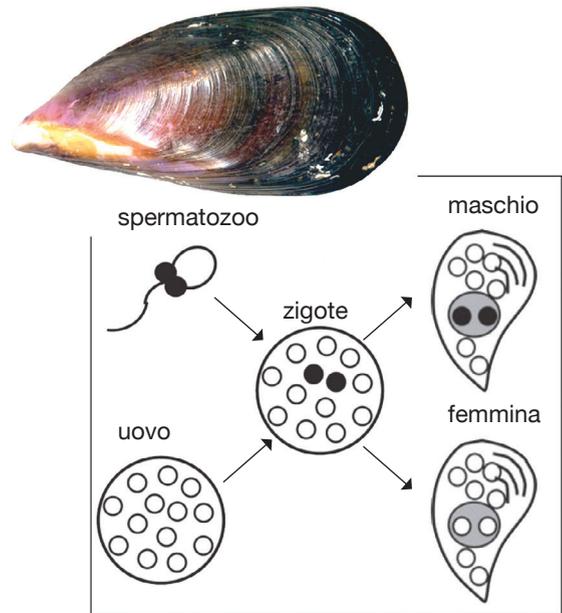


Figura 5.18 Rappresentazione schematica della trasmissione del DNA mitocondriale (mtDNA) nel mitilo attraverso il sistema della *doubly uniparental inheritance*. Il mtDNA di origine paterna è rappresentato da cerchi pieni e quello di origine materna da cerchi vuoti. Negli individui adulti, a destra, gli ovali grigi rappresentano le gonadi. L'uovo fecondato riceve mtDNA da entrambi i gameti. Negli adulti, il mtDNA di origine paterna è dominante nelle gonadi del maschio, quello di origine materna è dominante nelle gonadi della femmina e nei tessuti somatici degli individui di entrambi i sessi.

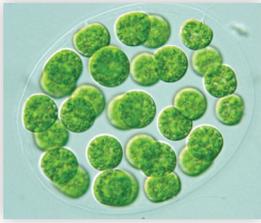


Figura 5.19 La clorofita *Eudorina elegans*, un organismo aploide che pratica l'autofecondazione.

Dal punto di vista della variabilità genetica, l'autofecondazione (*self-fertilization*, o *selfing*) è una forma estrema di inincrocio (chi è più consanguineo di se stesso?).

Nel caso di un organismo aploide, l'autofecondazione produce uno zigote omozigote a tutti i loci, dal quale, a seconda del ciclo vitale, si svilupperanno individui aploidi identici al genitore e identici tra loro (per esempio, la clorofita *Eudorina elegans*; Bell e Praiss 1986; Figura 5.19), oppure si svilupperà uno sporofito che genererà spore tutte geneticamente identiche al gametofito che lo ha prodotto e identiche tra loro (*autofecondazione intragametofitica*, per esempio nella felce *Polystichum acrostichoides*; Flinn 2006).

Nel caso di organismi diploidi, invece, sebbene in linea di principio, a causa dell'assortimento indipendente dei cromosomi e della ricombinazione alla meiosi, la progenie prodotta possa risultare geneticamente diversificata e differente dal genitore, in effetti, quando l'autofecondazione è praticata regolarmente, generazione dopo generazione emergono linee altamente inincrociate che tenderanno a divenire dei cloni, i cui membri saranno in buona sostanza geneticamente identici tra loro. Inoltre, a differenza dai cloni che possono prodursi per poliembrionia o per partenogenesi (Paragrafi 5.2.3.1 e 5.2.3.3), un clone che si riproduce per autofecondazione protratta attraverso molte generazioni presenterà un livello di eterozigosità molto basso. Questo perché nella riproduzione per autofecondazione l'eterozigosità si riduce del 50% a ogni generazione, tendendo esponenzialmente a zero molto rapidamente (Figura 5.20). Quando alla riproduzione per autofecondazione si alterna la fecondazione incrociata, anche se in via occasionale (*sistema di fecondazione misto*, vedi Paragrafo 3.3.2.2), gli effetti del rimescolamento genetico che a questa si accompagnano hanno ricadute sensibili, seppure temporanee, sulla costituzione genetica della popolazione, in particolare per quanto riguarda la variazione genetica.

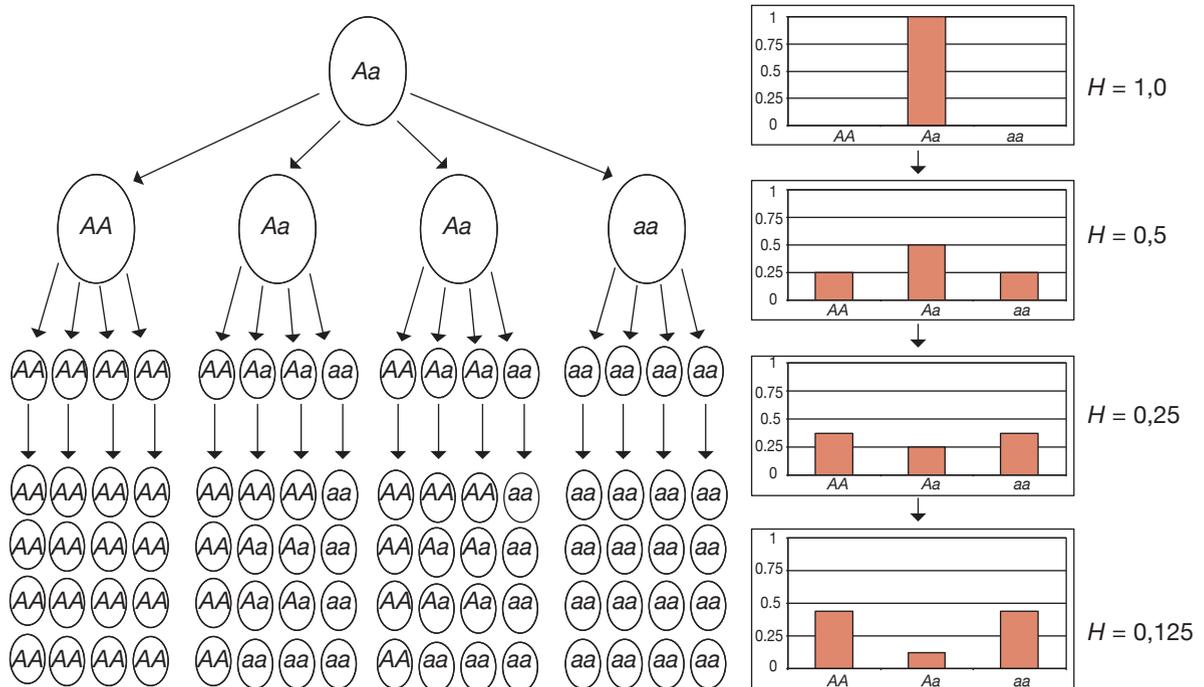


Figura 5.20 Rapida perdita di eterozigosità media (H) attraverso le generazioni in una popolazione che pratica regolarmente l'autofecondazione. A ogni generazione, in media solo il 50% della discendenza degli individui con genotipo eterozigote (Aa) sarà a sua volta eterozigote, mentre la totalità della discendenza degli individui omozigoti sarà omozigote (AA o aa). Le condizioni omozigoti si comportano da *absorbing boundaries*, cioè valori estremi di una distribuzione che possono solo incrementare la loro frequenza poiché da individui con tali valori non si otterranno mai individui con valori differenti. La frazione di individui eterozigoti si dimezzerà così a ogni generazione, secondo una progressione geometrica.

Questi effetti dipendono da molti fattori che interagiscono in modo complesso, tuttavia è possibile perlomeno farsi un'idea intuitiva delle dinamiche che seguono un evento di fecondazione incrociata in un sistema di fecondazione misto con l'ausilio di una metafora descrittiva, il cosiddetto *modello dei fuochi d'artificio* (Avisé 2008).

In questa metafora, il cielo buio notturno rappresenta la quasi totale assenza di eterozigosità individuale tipica delle popolazioni altamente inincrociate. Ogni fuoco che esplode rappresenta un singolo evento di fecondazione incrociata tra due individui di cloni distinti. L'improvvisa esplosione di luce raffigura l'elevata eterozigosità della progenie, che però, mentre si propaga, allargandosi nel cielo, a causa dell'inincrocio vede la sua luminosità smorzarsi gradatamente, riportando l'eterozigosità al buio dei valori prossimi allo zero. Mentre avviene tutto questo, un altro fuoco può esplodere, magari in un altro settore del cielo buio, e un nuovo evento di fecondazione incrociata produce un'altra esplosione di variazione genetica, destinata anche questa comunque a scomparire rapidamente.

Da ultimo, due note terminologiche. La prima riguarda il termine *automissi*, che è usato anche per altri meccanismi riproduttivi, come alcune forme di partenogenesi (vedi Paragrafo successivo), in conseguenza del fatto che autori diversi tracciano confini differenti tra le diverse forme di riproduzione uniparentale. Qui abbiamo in generale evitato l'uso di questo termine, preferendo quello di *autofecondazione* nel caso di fusione di gameti o nuclei gametici maturi prodotti da distinte meiosi nello stesso individuo e quello di *partenogenesi meiotica* per la fusione di due (dei quattro) prodotti di una stessa meiosi. Le differenze tra queste due forme di singamia non si limitano al solo meccanismo a livello citologico, ma coinvolgono ovviamente anche la genetica della trasmissione. La seconda nota riguarda il termine *autofecondazione* negli organismi aploidiplonti. A rigore, in questi organismi non si può avere vera autofecondazione anche se lo sporofito è ermafrodita, come nel caso della maggior parte delle angiosperme, perché i gameti maschile e femminile sono in effetti prodotti da due individui (gametofiti) distinti, rispettivamente micro- e macrogametofito. Si tratta evidentemente di una sottigliezza, poiché dal punto di vista della genetica della trasmissione valgono tutte le considerazioni fatte per l'autofecondazione di un organismo diplonte.

5.2.3.3 Partenogenesi

Nella riproduzione per **partenogenesi** le femmine possono procreare senza l'assistenza di un maschio (Paragrafo 3.6.2). Esse producono "uova speciali" che possono svilupparsi in un nuovo individuo senza bisogno di essere fecondate, né attivate, da uno spermatozoo. In breve, l'essenza della partenogenesi sta nella possibilità di sviluppo di uova non fecondate.

Nella **partenogenesi aploide**, femmine diploidi generano maschi aploidi attraverso *uova ridotte* (cioè con corredo cromosomico dimezzato attraverso la meiosi) non fecondate. A causa dell'assortimento indipendente e del crossing over, i figli così generati presenteranno in generale genotipi ricombinanti, diversi dagli aplotipi parentali della madre e diversi tra loro. Dal punto di vista dell'ereditarietà mendeliana, è come se tutti i cromosomi fossero dei cromosomi sessuali, in un sistema con eterogametia maschile XX-X0 (Paragrafo 6.1.1). La partenogenesi aploide è tipica degli imenotteri, di alcuni acari (*Histiogona*) e dei rotiferi monogononti (Paragrafo 3.6.2.2).

Nella più comune **partenogenesi diploide** (eventualmente etichettata come **partenogenesi poliploide** in specie o popolazioni poliploidi che la praticano), femmine diploidi (o poliploidi) producono uova non ridotte dalle quali si svilupperanno individui con lo stesso grado di ploidia della madre, di uno stesso sesso o di entrambi i sessi, a

Tabella 5.1 Probabilità di transizione alla condizione omozigote per un locus eterozigote, in ragione della distanza dal centromero e per diversi modi di partenogenesi, e conseguente riduzione dell'eterozigosità media attesa per generazione (modificata da Pearcy *et al.* 2006).

seconda dei casi (Paragrafo 3.6.2.). La trattazione che segue riguarda esclusivamente la partenogenesi diploide obbligata, cioè tipica di popolazioni che si riproducono esclusivamente o quasi attraverso questa modalità. Questa si presenta con una grande varietà di meccanismi citogenetici alternativi, che a loro volta comportano notevoli disparità nella genetica della trasmissione ereditaria (Tabella 5.1). Derivando dalla riproduzione sessuale e dalla normale gametogenesi femminile, i diversi meccanismi cellulari attraverso i quali la partenogenesi è messa in atto possono essere raggruppati in due categorie citogenetiche principali, che distinguono tra i meccanismi che hanno conservato la meiosi e quelli che invece ne fanno a meno. Per la terminologia relativa alla partenogenesi nelle piante, parzialmente difforme da quella che segue, si veda il Paragrafo 3.6.2.9.

Meccanismo	Probabilità di transizione alla condizione omozigote		Riduzione dell'eterozigosità media (H) per generazione
	locus vicino al centromero (nessun crossing over)	locus lontano dal centromero (molti crossing over)	
Duplicazione gametica	1,00	1,00	100% (H azzerata)
Fusione terminale	1,00	0,33	>33%
Fusione centrale	0,00	0,33	<33%
Fusione casuale	0,33	0,33	33%
Fusione del primo nucleo polare con il nucleo dell'oocita secondario	0,33	0,33	33%
Raddoppio premeiotico	0,00	0,00	0% (H conservata)
Apomissi	0,00	0,00	0% (H conservata)

Partenogenesi meiotica

Nella **partenogenesi meiotica** (o **partenogenesi automittica**, o **automissi**) la meiosi viene mantenuta e la condizione diploide dei prodotti della meiosi è ottenuta attraverso meccanismi diversi. Quando lo specifico meccanismo comporta la fusione di prodotti aploidi della meiosi (denominati, senza fare distinzioni rispetto al loro destino di sviluppo, **ootidi**), questi derivano dallo stesso evento di meiosi, cosa che distingue la partenogenesi automittica dall'autofecondazione (Paragrafo 5.2.3.2), dove si ha semplicemente l'incontro di gameti maturi prodotti dallo stesso individuo attraverso meiosi distinte. Solo alcuni dei meccanismi della partenogenesi meiotica negli animali si osservano anche nelle piante.

La produzione e la conservazione della variabilità genetica in una popolazione che pratica questo tipo di partenogenesi dipende dal preciso meccanismo cellulare con cui questa è attuata. In alcuni casi la variazione viene mantenuta, seppure al costo di una riproduzione a tutti gli effetti clonale, in altri la ricombinazione è in grado di produrre un certo grado di variazione nella discendenza, ma con alcuni limiti, giacché queste forme di partenogenesi meiotica, se praticate regolarmente attraverso molte generazioni, tendono rapidamente verso l'azzeramento dell'eterozigosità. Questo è un punto di non ritorno, se non intervengono altre forme di riproduzione, poiché, mancando la singamia, la partenogenesi meiotica può produrre variazione genetica nella discendenza solo se il genitore non è omozigote a tutti i loci. Di seguito sono descritti i principali tipi di meccanismo citogenetico della partenogenesi meiotica secondo Stenberg e Saura (2009), ma è bene sottolineare che non si tratta di un elenco completo e che ciascuno di essi può realizzarsi attraverso un certo numero di varianti minori.

Duplicazione gametica. In questa modalità, la cellula uovo aploide si divide per mitosi producendo due nuclei che successivamente si fondono tra loro producendo un nucleo diploide. In alternativa, possono replicarsi solo i cromosomi (endomitosi): i prodotti del loro raddoppio, rimanendo nello stesso nucleo, ristabiliscono così la condizione diploide. La duplicazione gametica produce esclusivamente prole omozigote a tutti i loci, indipendentemente dai crossing over che possono essere occorsi alla meiosi (Figura 5.21). La duplicazione gametica è stata osservata nel crostaceo *Artemia* (Figura 5.22), in alcuni acari e in molti insetti, tra i quali alcune specie di *Drosophila*.

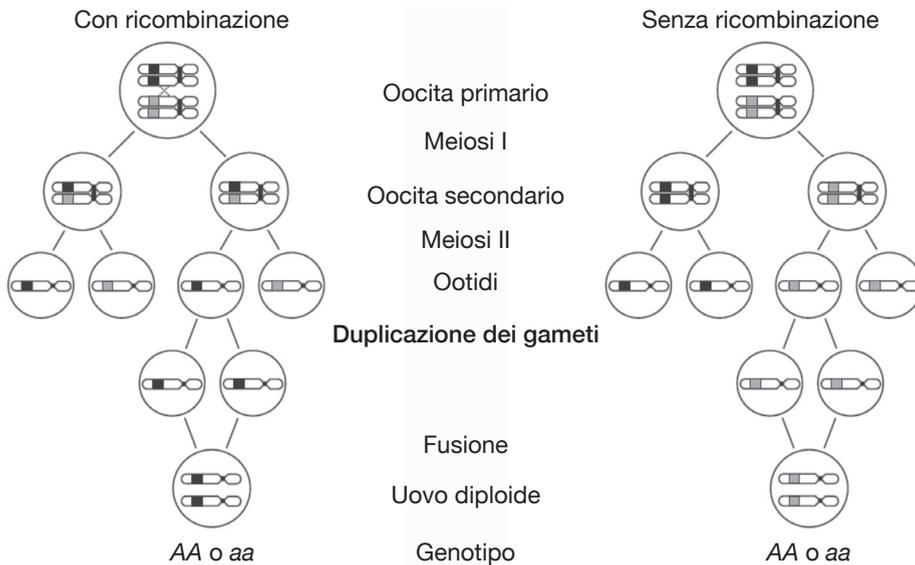


Figura 5.21 Partenogenesi meiotica per duplicazione gametica. La condizione diploide di uno dei prodotti della meiosi è ottenuta attraverso la duplicazione e la successiva fusione di uno dei quattro prodotti della seconda divisione meiotica. Nella figura è mostrata una singola coppia di cromosomi omologhi. A sinistra il caso in cui è avvenuto crossing over per il segmento di cromosoma che contiene un locus di interesse (A), a destra il caso non è avvenuto crossing over efficace per lo stesso locus.

Fusione terminale. In questa modalità, il nucleo del secondo globulo polare (*nucleo sister* della cellula uovo, perché anch'esso ootide discendente dall'oocita secondario) si fonde con il nucleo della cellula uovo. In assenza di crossing over, un locus eterozigote della madre si ritroverà esclusivamente in condizione omozigote nella discendenza, mentre in caso di crossing over alla meiosi I, l'eterozigosità del locus verrà mantenuta nella progenie (Figura 5.23). Se il locus è relativamente distante dal centromero, ci saranno molti crossing over tra il centromero e il locus, così che la segregazione dei quattro alleli (uno per ciascun cromatidio) può essere considerata praticamente indipendente. In questa situazione, la probabilità che un locus eterozigote (*Aa*) si ritrovi in condizione omozigote dopo la prima divisione meiotica, e quindi nella progenie, si avvicina alla probabilità di estrarre senza reinserimento due elementi identici (entrambi *A* o *a*) tra quattro elementi a due a due uguali tra loro (*AAaa*), che è pari a $\frac{1}{3}$. Quindi ciascun locus eterozigote avrà una probabilità di divenire omozigote che varia tra $\frac{1}{3}$ (se è relativamente lontano dal centromero) e 1 (se è così vicino al centromero da non ricombinare mai). Una popolazione che si riproduce per partenogenesi secondo questa modalità vedrà declinare progressivamente l'eterozigosità media, con una velocità che varia da locus a locus e che è tanto maggiore quanto più questo è vicino al centromero, riducendosi comunque di non meno di $\frac{1}{3}$ a ogni generazione.

Tra le specie che si riproducono per partenogenesi attraverso fusione terminale vi sono alcuni nematodi, oligocheti enchitroidi, isopodi, tardigradi e vari insetti.



Figura 5.22 Nel crostaceo anostraco *Artemia* è stata osservata la partenogenesi per duplicazione gametica. Il rigonfiamento ventrale contiene le uova.

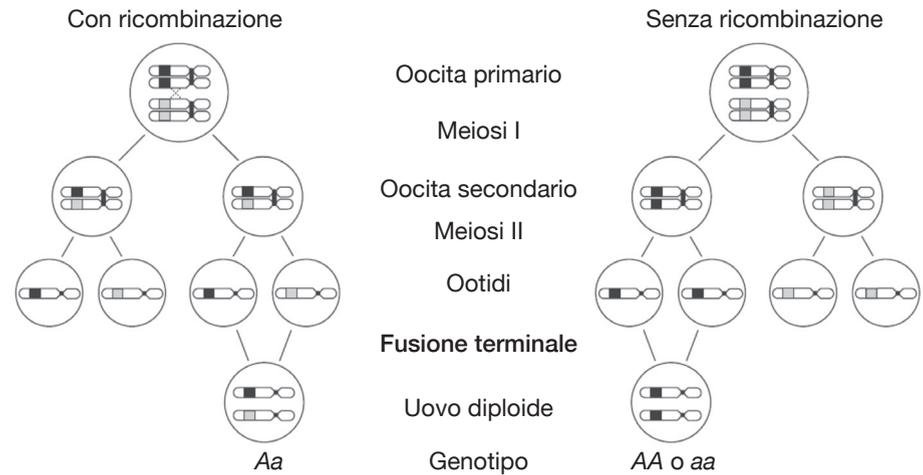


Figura 5.23 Partenogenesi meiotica per fusione terminale. La condizione diploide di uno dei prodotti della meiosi è ottenuta attraverso la fusione tra due prodotti sister della seconda divisione meiotica. Nella figura è mostrata una singola coppia di cromosomi omologhi. A sinistra il caso in cui è avvenuto crossing over per il segmento di cromosoma che contiene un locus di interesse (A), a destra il caso in cui non è avvenuto crossing over efficace per lo stesso locus.

Fusione centrale. In questa modalità, i due ootidi centrali (ordinando i prodotti della seconda divisione meiotica in base alla loro derivazione dalla prima divisione), le cui linee cellulari si sono separate alla prima divisione meiotica (*nuclei non-sister*, perché discendenti rispettivamente dal primo nucleo polare e dall'ooocita secondario) si fondono a formare lo zigote. In assenza di crossing over la discendenza sarà geneticamente identica alla madre. Quando il locus è relativamente distante dal centromero, applicando un calcolo analogo al caso precedente, la probabilità che un locus eterozigote (*Aa*) si ritrovi ancora in condizione eterozigote dopo la prima divisione meiotica è pari a $\frac{2}{3}$. La fusione dei due nuclei non sister darà genotipi *AA*, *Aa* e *aa* in proporzioni mendeliane $\frac{1}{4}$, $\frac{1}{2}$, $\frac{1}{4}$, così che la probabilità di passare alla condizione omozigote sarà pari a $\frac{2}{3} \cdot (\frac{1}{4} + \frac{1}{4}) = \frac{1}{3}$. Quindi ciascun locus eterozigote avrà una probabilità di divenire omozigote che va da 0 (se è così vicino al centromero da non ricombinare mai) a $\frac{1}{3}$ (se è relativamente lontano dal centromero) (Figura 5.24). Una popolazione che si riproduce per partenogenesi secondo questa modalità vedrà declinare progressivamente l'eterozigosità media, con una velocità che varia da locus a locus e che è tanto maggiore quanto più questo è lontano dal centromero, riducendosi comunque di non più di $\frac{1}{3}$ a ogni generazione. La fusione centrale è stata riportata per diversi insetti, in particolare tra i ditteri e gli imenotteri.

Fusione casuale. In questa modalità, la cellula uovo si fonde con uno qualsiasi dei globuli polari. Per un locus eterozigote, uno dei due globuli polari porterà lo stesso allele della cellula uovo, mentre gli altri due porteranno l'allele alternativo. In questo caso, quindi, indipendentemente dal crossing over, un locus eterozigote avrà una probabilità pari a $\frac{1}{3}$ di ritrovarsi in condizione omozigote dopo la meiosi e la fusione. Come nel caso dell'autofecondazione (Paragrafo 5.2.3.2), l'eterozigosità media nella discendenza decadrà esponenzialmente, ma a una velocità inferiore, ovvero riducendosi di $\frac{1}{3}$, anziché di $\frac{1}{2}$, a ogni generazione e in modo uguale per tutti i loci. Questo perché nella partenogenesi si ha la fusione di prodotti della stessa meiosi, e per ogni ootide c'è un solo potenziale compagno con lo stesso allele, contro due con l'allele alternativo, mentre nella fusione con prodotti di un'altra meiosi, come nel caso dell'autofecondazione, metà dei potenziali compagni (due ootidi per ciascuna meiosi) porterà lo stesso allele.

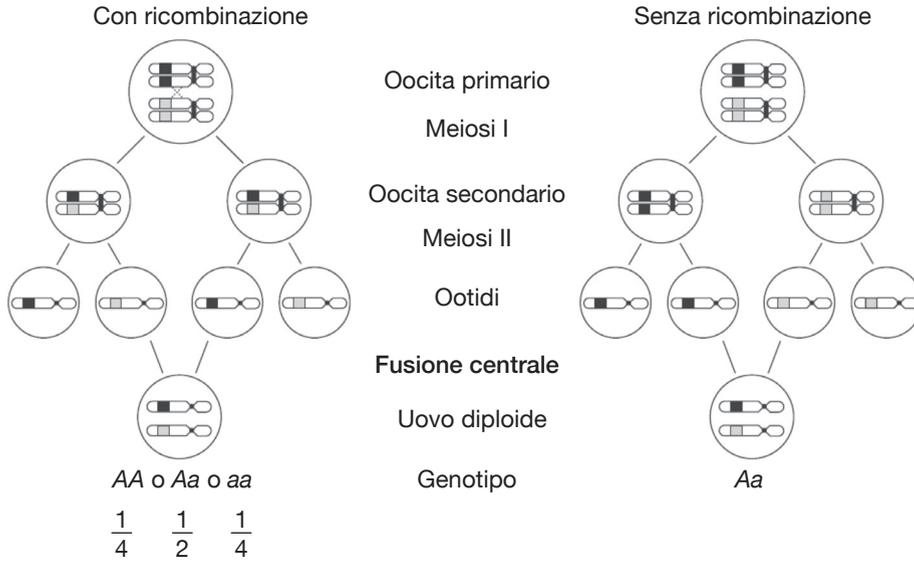


Figura 5.24 Partenogenesi meiotica per fusione centrale. La condizione diploide di uno dei prodotti della meiosi è ottenuta attraverso la fusione tra due prodotti non sister della seconda divisione meiotica. Nella figura è mostrata una singola coppia di cromosomi omologhi. A sinistra il caso in cui è avvenuto crossing over per il segmento di cromosoma che contiene un locus di interesse (A), a destra il caso in cui non è avvenuto crossing over efficace per lo stesso locus.

Fusione del primo nucleo polare con il nucleo dell’oocita secondario. I nuclei della prima divisione meiotica non si separano o si fondono, realizzando una transitoria condizione tetraploide che si riduce a diploide alla seconda divisione meiotica. Una madre eterozigote al locus A (Aa) produrrà prole con genotipi AA, Aa e aa in proporzioni $\frac{1}{6}, \frac{4}{6}, \frac{1}{6}$ (6 sono le combinazioni di 4 elementi, uguali a due a due, presi a due a due; Figura 5.25).

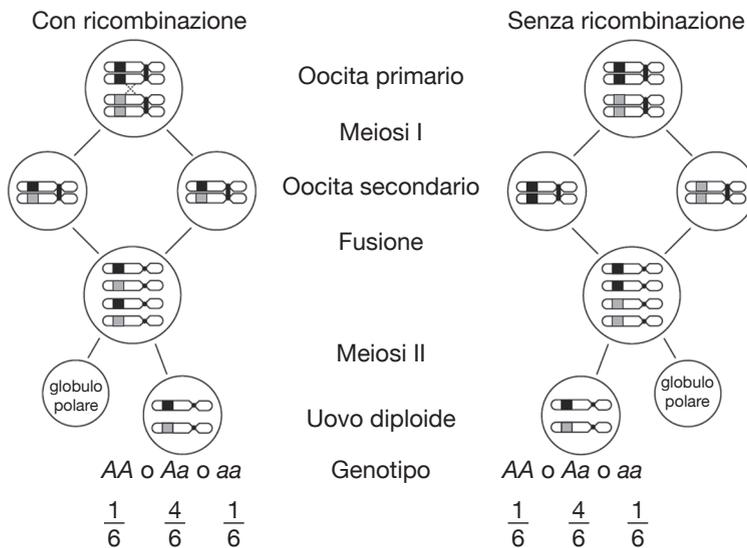


Figura 5.25 Partenogenesi meiotica per fusione del primo nucleo polare con il nucleo dell’oocita secondario. Nell’esempio, la condizione diploide è ottenuta da una divisione riduzionale applicata a un nucleo tetraploide prodotto dalla fusione dei prodotti della prima divisione meiotica. Nella figura è mostrata una singola coppia di cromosomi omologhi. A sinistra il caso in cui è avvenuto crossing over per il segmento di cromosoma che contiene un locus di interesse (A), a destra il caso in cui non è avvenuto crossing over efficace per lo stesso locus.



Figura 5.26 Gli insetti fasmidi del genere *Bacillus* (qui *B. rossius*) possono riprodursi attraverso diverse forme meta-sessualità, tra le quali partenogenesi e androgenesi.

La ricombinazione non ha alcun effetto nel limitare la progressiva erosione di eterozigotità, che si riduce in media di $\frac{1}{3}$ per generazione in tutti i loci. Questo meccanismo partenogenetico è noto in alcuni insetti e nel trematode *Fasciola hepatica*. È inoltre una delle modalità di *diplosporia meiotica* (Paragrafo 3.6.2.9) nelle angiosperme, che si osserva in *Taraxacum* (asteracee) e *Tripsacum* (poacee).

In alternativa, se a seguito di ricombinazione e fusione dei due nuclei i cromatidi di ciascun cromosoma non si separano, una madre eterozigote al locus *A* (*Aa*) produrrà prole con genotipi *AA*, *Aa* e *aa* in proporzioni $\frac{1}{4}$, $\frac{1}{2}$, $\frac{1}{4}$, con una perdita di eterozigotità pari a $\frac{1}{2}$ a ogni generazione. Questo avviene per esempio in alcune popolazioni dell'insetto secco *Bacillus atticus* (Marescalchi *et al.* 1993; Figura 5.26).

Raddoppio premeiotico (o *endomitosi premeiotica*). La meiosi è preceduta da una **endomitosi** (replicazione dei cromosomi senza divisione del nucleo) che raddoppia il numero dei cromosomi, numero che verrà poi riportato al valore originale attraverso la meiosi. Alla prima divisione meiotica, tutti i cromosomi si appaiano con la rispettiva controparte geneticamente identica; così, anche in caso di crossing over, il genotipo della madre viene passato inalterato alla prole (Figura 5.27). Dal punto di vista della genetica della trasmissione, questa forma di partenogenesi meiotica è equivalente alla partenogenesi ameitotica. Ne risultano *uova non ridotte* (cioè con ploidia invariata rispetto alle cellule germinali da cui derivano) che sono geneticamente identiche alle cellule somatiche della madre e si svilupperanno in nuovi individui identici alla madre e tra loro.

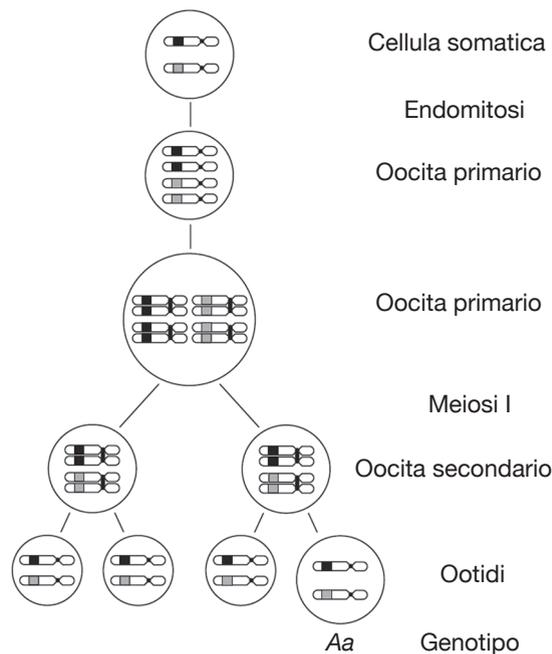


Figura 5.27 Partenogenesi meiotica per raddoppio premeiotico. La condizione diploide dei prodotti della meiosi è dovuta al decorso di un processo meiotico a partire da un nucleo tetraploide ottenuto per endomitosi. Nella figura è mostrata una singola coppia di cromosomi omologhi. In questo caso il crossing over non ha alcun effetto sui genotipi dei prodotti della meiosi.

Il raddoppio premeiotico è il meccanismo più comune tra le forme partenogenetiche dei turbellari e degli oligocheti terrestri ed è noto altresì in molti insetti, acari, tardigradi e in tutti i vertebrati partenogenetici sino a ora studiati da un punto di vista citogenetico. È anche una delle modalità di *diplosporia meiotica* nelle angiosperme (Paragrafo 3.6.2.9), che si osserva in alcune specie di cipolla (*Allium*).

Partenogenesi ameiotica

Nella **partenogenesi ameiotica** (o **partenogenesi apomittica**, o **apomissi**) si ha la soppressione della meiosi nella gametogenesi, così che le uova sono prodotte da una divisione cellulare maturativa che, dal punto di vista strettamente cariologico, non è in genere distinguibile da una mitosi. Il genotipo della madre è passato inalterato alla prole (Figura 5.28). Dal punto di vista della genetica della trasmissione, questa forma di partenogenesi è quindi assimilabile alla riproduzione asessuale a partire da una cellula somatica. Le figlie sono geneticamente identiche alla madre e tra loro, fatte salve possibili mutazioni avvenute durante la gametogenesi. La variazione genetica esistente si conserva inalterata e viene incrementata dall'accumulo di mutazioni, con una tendenza all'eterozigotità totale. Quest'ultima può in parte venire contrastata dalla **ricombinazione ameiotica**, ovvero dalla ricombinazione mitotica (Paragrafo 5.1.2) a livello della linea germinale della specie apomittica, come osservato nel crostaceo *Daphnia* (Omilian *et al.* 2006).

Si riproducono per partenogenesi ameiotica tutti gli animali con partenogenesi ciclica (Paragrafo 3.6.2.6), tra questi cladoceri, rotiferi monogononti, afidi, il colettero *Micromalthus*, ditteri cecidomiidi e imenotteri cinipidi. Inoltre, vari rappresentati di cnidari, turbellari, trematodi, nematodi, gastrotrichi, rotiferi bdelloidei, gasteropodi, oligocheti, e artropodi di gruppi diversi.

Nelle piante, dal punto di vista citogenetico, corrispondono alla partenogenesi ameiotica diverse forme di *apomissi*, qui intesa, secondo la nomenclatura botanica (Paragrafo 6.6.2.9), come riproduzione uniparentale attraverso il seme. Queste sono l'*apomissi sporofitica* (per esempio, la rutacea *Citrus* e molte orchidee), l'*apomissi gametofitica per aposporia* (per esempio, *Hypericum perforatum* e *Poa pratensis*) e l'*apomissi gametofitica per diplosporia mitotica* (per esempio, le asteracee *Hieracium* e *Antennaria*) (Paragrafo 6.6.2.9).

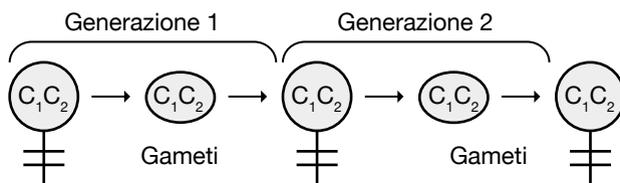


Figura 5.28 Partenogenesi ameiotica. In questa forma di partenogenesi le uova sono prodotte da divisioni cellulari equivalenti a mitosi. I discendenti sono geneticamente identici alla madre e tra loro. I simboli C₁ e C₂ indicano le due serie di cromosomi omologhi.

5.2.3.4 Ginogenesi e pseudogamia

La **ginogenesi**, come abbiamo visto nel Paragrafo 3.6.3, è una forma di riproduzione per molti aspetti simile alla partenogenesi. Come nella partenogenesi diploide (o poliploide), vengono prodotte uova non ridotte che non necessitano di essere fecondate; tuttavia, nel caso della ginogenesi l'uovo per potersi sviluppare deve essere in qualche modo "attivato" da un gamete maschile (Figura 5.29). La ginogenesi, insieme all'ibridogenesi (Paragrafo 5.2.3.5), può essere definita come una forma di *partenogenesi dipendente da spermii*.

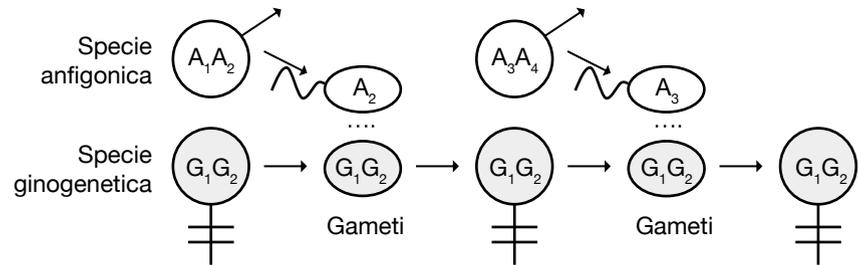


Figura 5.29 Rappresentazione schematica della trasmissione ereditaria del DNA nucleare nella riproduzione per ginogenesi. La femmina produce uova non ridotte (nell'esempio, diploidi) che devono essere attivate da uno spermatozoo per potersi sviluppare. L'individuo donatore dello spermatozoo, che nelle specie non ermafrodite dovrà appartenere a una specie diversa, non contribuisce con alcun materiale genetico al genoma della discendenza. I simboli G_1 e G_2 indicano una coppia di cromosomi omologhi nella specie ginogenetica, mentre A_1 - A_4 rappresentano gli omologhi cromosomi nella specie anfigonica.

Nella ginogenesi il gamete maschile entra semplicemente in contatto con la cellula uovo, oppure penetra in essa, ma non contribuisce con alcun materiale genetico al genoma dell'organismo che da essa si sviluppa. Se la specie ginogenetica è gonocorica, essa sarà composta di sole femmine e lo stimolo allo sviluppo delle uova dovrà essere trovato nell'accoppiamento con maschi di specie affini. Diversamente, nelle specie ermafrodite (per esempio, tra platelminti, nematodi, anellidi e molluschi), la partenogenesi dipendente da spermatozoi non comporta la necessità di accoppiamento con i maschi di una diversa specie donatrice di spermatozoi. Tuttavia, nelle specie ermafrodite il termine più generale di **pseudogamia** (o *partenogenesi pseudogamica*) andrebbe preferito a quello di ginogenesi, che letteralmente significa "discendenza da femmine"; Beukeboom e Vrijenhoek 1998). A complicare la nomenclatura, il termine *pseudogamia* è usato nella letteratura botanica anche per indicare la riproduzione per partenogenesi che tuttavia necessita di impollinazione per la fecondazione della cellula centrale del megagametofito, dalla quale si produrrà l'endosperma triploide del seme (Paragrafo 3.5.3.2). Tuttavia, in generale questo processo non è associato ad alcuna forma di attivazione della cellula uovo da parte di un nucleo spermatico. Come nel caso della partenogenesi in senso stretto (*partenogenesi indipendente da spermatozoi*), gli effetti della riproduzione per ginogenesi o pseudogamia sulla struttura genetica della popolazione dipendono dallo specifico meccanismo di produzione dell'uovo non ridotto, come il raddoppio premeiotico, l'automissi o l'apomissi (Paragrafo 5.2.3.3).

Come in altre forme di ereditarietà per via materna (Paragrafo 5.2.3.1), in alcune linee ginogenetiche si registrano casi di *paternal leakage*, dovuti alla occasionale incorporazione di elementi del genoma paterno nel genoma della prole ginogenetica.

5.2.3.5 Ibridogenesi

L'**ibridogenesi**, della quale abbiamo già parlato nel Paragrafo 3.6.5, può essere definita come una forma *emiclone* di partenogenesi dipendente da spermatozoi, a metà tra riproduzione anfigonica e riproduzione uniparentale. Nella sua forma più semplice (Figura 5.30), femmine ibridogenetiche con corredo cromosomico B/A producono uova aploidi il cui genoma consiste della sola serie di cromosomi di origine materna (B), senza che questi si siano ricombinati con gli omologhi cromosomi paterni (A). I gameti femminili sono quindi dei cloni parziali (*emiclone*) del genoma materno. Attraverso la fecondazione da parte di un maschio della specie anfigonica A viene ristabilita nello zigote la condizione diploide con il tipico corredo cromosomico B/A. Quindi, in ciascun individuo, il genoma di origine materna si esprime assieme quello di origine paterna, tuttavia

quest'ultimo non viene trasmesso (non è ereditabile) e viene rimpiazzato a ogni generazione con quello di un nuovo maschio. Si potrebbe dire che attraverso l'ibridogenesi una figlia manipola di fatto i cromosomi di suo padre in modo tale da impedire che esso divenga il nonno (genetico) dei suoi figli (Avisé 2008).

Durante la gametogenesi femminile, i cromosomi paterni sono esclusi dalla cellula uovo grazie a una meiosi che procede in modo particolare e di regola non consente combinazione. Poiché l'assortimento indipendente dei cromosomi e la ricombinazione cromosomica non possono aver luogo, la singamia rimane l'unica fonte di variazione genetica (oltre, ovviamente, alle mutazioni). In alternativa (per esempio, nelle rane verdi ibridogenetiche), i cromosomi paterni possono essere perduti prima della meiosi. La cellula aploide raddoppia poi il suo corredo cromosomico attraverso una endomitosi alla quale segue una normale meiosi, i cui effetti di ricombinazione sono però di fatto annullati dalla perfetta identità tra i cromosomi che si appaiano. In ogni caso, una femmina ibrida passa alla generazione successiva il genoma intatto ricevuto da sua madre, così che, a sua volta, la sua prole sarà per metà un suo clone.

Come nel caso della ginogenesi (Paragrafo precedente), in alcune linee ibridogenetiche si registrano casi di *paternal leakage*, che si realizzano per l'infiltrazione di DNA di origine paterna nel sistema emiclonale attraverso sporadici eventi di ricombinazione durante l'oogenesi.

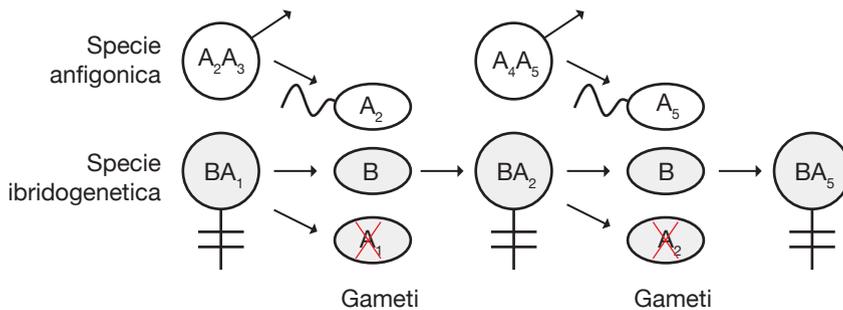


Figura 5.30 Rappresentazione schematica della trasmissione ereditaria del DNA nucleare nella riproduzione per ibridogenesi. Nella modalità mostrata, femmine ibridogenetiche con corredo cromosomico B/A producono uova aploidi i cui genoma consiste della sola serie di cromosomi di origine materna (B), che non si sono ricombinati con gli omologhi cromosomi paterni (A). In ciascun individuo ibridogenetico il genoma di origine materna si esprime assieme quello di origine paterna, tuttavia quest'ultimo non viene trasmesso alla discendenza. Il simbolo B indica un cromosoma della specie ibridogenetica che si trasmette in modo clonale, mentre A_1 - A_5 rappresentano gli omologhi cromosomi nella specie anfigonica.



In alcune specie (per esempio nella salamandre nordamericane del genere *Ambystoma*; Figura 5.31) si ritrovano sistemi genetici molto complessi che non possono essere qualificati come strettamente ginogenetici o ibridogenetici. Questi, per esempio, possono coinvolgere più specie donatrici di spermatozoi, il cui contributo può essere incorporato o meno nel genoma trasmesso alla discendenza, con possibili variazioni nella ploidia di quest'ultima. Alcuni autori (Bogart *et al.* 2007) hanno suggerito il termine generale di **cleptogenesi** per indicare questo insieme di modalità riproduttive, dove le femmine “usano” in modo molto flessibile gli spermatozoi “rubati” a maschi di specie anfigoniche affini simpatriche.



Figura 5.31 In alcune specie di salamandra del genere *Ambystoma* (qui *A. laterale*) si ritrovano sistemi genetici complessi, detti cleptogenetici, che possono coinvolgere più specie donatrici di spermatozoi e più specie riceventi. Queste ultime possono incorporare e trasmettere in varia misura il materiale genetico di origine alloctona

5.2.3.6 Perdita del genoma paterno

In alcune specie, a dispetto della apparente riproduzione anfigonica, i maschi non trasmettono alla prole i cromosomi che essi hanno ereditato dal loro padre (Figura 5.32). Questo fenomeno prende il nome di **perdita del genoma paterno** (*paternal genome loss, PGL*; Paragrafo 6.1.3). I cromosomi di origine paterna possono essere eliminati durante la spermatogenesi, così che solo i gameti non li presentano (per esempio, in alcune cocciniglie), o addirittura in tutto l'embrione maschile precoce, così che i geni paterni possono esprimersi nei maschi solo nelle primissime fasi di sviluppo o non esprimersi affatto (per esempio, in alcuni acari) (Beukeboom e Vrijenhoek 1998).

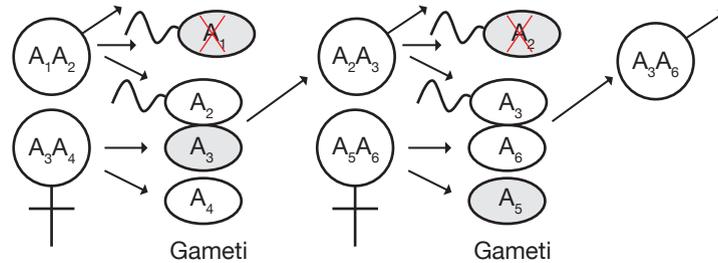


Figura 5.32 Rappresentazione schematica della trasmissione ereditaria del DNA nucleare nella riproduzione con perdita del genoma paterno. Il maschio produce spermatozoi che contengono solo la serie di cromosomi di origine materna. I simboli A_1 - A_6 indicano cromosomi omologhi.

5.2.3.7 Androgenesi

L'**androgenesi** è una forma di riproduzione, rara in natura, nella quale la prole, tipicamente diploide, porta il DNA nucleare del solo genitore maschio. Questo può avvenire attraverso diversi meccanismi citogenetici, con distinti effetti sulla genetica della trasmissione (McKone e Halpern 2003, Schwander e Oldroyd 2016). Per esempio, due pronuclei maschili possono incontrarsi e fondersi nel citoplasma di un uovo nel quale il genoma materno è degenerato o è stato perduto (per esempio, in alcuni insetti stecco del genere *Bacillus*; Mantovani *et al.* 1999; Figura 5.26), originando prole di ambedue i sessi. In questo caso, gli effetti sulla variazione genetica del genoma nucleare saranno assimilabili a quelli dell'autofecondazione.

Oppure, nel caso della cosiddetta **androgenesi clonale** (o *ameiotica*; Figura 5.33) il genoma non ridotto ($2n$) di uno spermatozoo può sostituire il genoma aploide della cellula uovo (per esempio, in *Cupressus dupreziana*; Pichot *et al.* 2001; Figura 5.34).

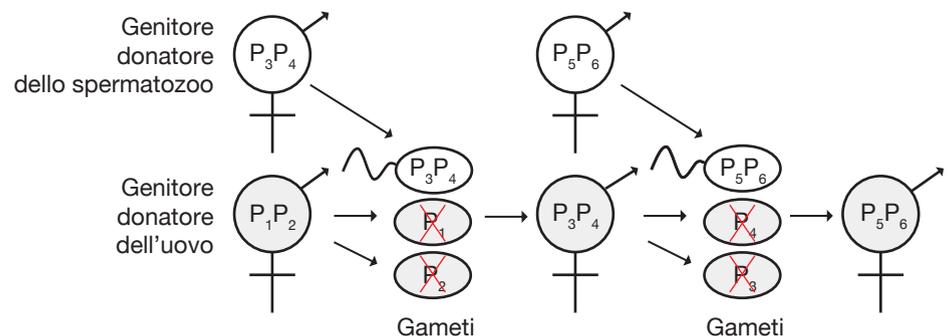


Figura 5.33 Rappresentazione schematica della trasmissione ereditaria del DNA nucleare nella riproduzione per androgenesi. Nel modalità mostrata (androgenesi clonale), un ermafrodita produce spermatozoi non ridotti che alla fecondazione sostituiscono il genoma della cellula uovo in un altro individuo. Il genoma nucleare della discendenza è una copia identica di quello del genitore donatore dello spermatozoo. I simboli P_1 - P_6 indicano cromosomi omologhi di origine paterna.

In questo caso, il genoma nucleare della prole sarà una copia identica di quello del genitore donatore dello spermatozoo, e nelle specie a sessi separati con determinazione cromosomica del sesso essa sarà costituita di soli maschi (per esempio in alcuni taxa ibridi del insetto stecco *Bacillus*, Tinti e Scali 1995).

5.2.4 Sexual leakage

Quando episodi rari o irregolari di riproduzione sessuale anfigonica si intercalano alla riproduzione asessuale o alla riproduzione sessuale uniparentale, le conseguenze sulla struttura genetica della popolazione vengono etichettate come effetti di **sexual leakage**, termine che rende l'immagine di "una fuoriuscita di sessualità" (in realtà, di "anfigonia") in un contesto riproduttivo che non la prevede. Il rimescolamento genetico prodotto dalla riproduzione anfigonica, seppure episodico, può avere effetti di durata molto variabile sulla variazione genetica della popolazione, che dipendono dalla modalità riproduttiva a cui l'anfigonia si intercala. In determinate condizioni, questi effetti possono mostrare anche una certa persistenza, per esempio quando i rari episodi di scambio genetico si verificano con frequenza superiore al tempo medio con cui gli effetti che essi producono sulla variazione genetica nella popolazione tendono a scomparire, a causa della riproduzione uniparentale.

L'intermittente ricorrere della riproduzione anfigonica in una popolazione che si riproduce abitualmente attraverso una forma di riproduzione uniparentale complica notevolmente i modelli matematici della trasmissione genetica e della struttura genetica delle popolazioni, portando ulteriori ragioni di incertezza attorno a una delle questioni più controverse sull'evoluzione delle strategie riproduttive, ovvero quella che riguarda "vantaggi e svantaggi evolutivi", per esempio in termini di fitness, associati alle diverse forme di riproduzione. Al confronto fra le strategie basate sulla riproduzione anfigonica e uniparentale si aggiunge la categoria spuria delle strategie nelle quali la fecondazione incrociata è solo occasionale (*sistemi di fecondazione misti*; Paragrafo 3.3.2.2). Nel caso specifico, il nocciolo della questione può essere sintetizzato dal titolo di un celebre articolo che si interroga sulla valenza di forme di scambio genetico occasionali: *Is a little bit of sex as good as a lot?* (Green e Noakes 1995). In attesa di una maggiore disponibilità di dati sperimentali, costi, benefici e stabilità evolutiva dello scambio genetico occasionale restano una questione aperta (D'Souza e Michiels 2010).

5.2.5 Casi particolari di sessualità negli eucarioti

I fenomeni della riproduzione sessuale, e della sessualità in generale, sono molto vari, anche solo considerando gli aspetti citogenetici. Ogni tentativo di generalizzazione si scontra a un certo punto con l'esistenza in natura di situazioni che non si adattano facilmente alle categorie che costruiamo per mettere ordine nella varietà di processi che si osservano. Riportiamo qui alcuni casi che non trovano facile collocazione nello schema adottato.

5.2.5.1 Coniugazione nei ciliati

La sessualità nei ciliati che, come abbiamo visto nel Capitolo 2, avviene attraverso un processo originale chiamato **coniugazione**, si presenta con molti caratteri peculiari, sia per gli aspetti demografici che per quelli della produzione di variazione genetica: da due individui geneticamente dissimili se ne ottengono due geneticamente identici.

Questi protozoi possiedono due tipi di nucleo, generalmente ciascuno in singola copia, un grande nucleo iperpoliploide, detto *macronucleo*, e un nucleo diploide, il *micronucleo*. Il macronucleo, o nucleo somatico, presiede alla sintesi delle proteine durante la vita vegetativa, mentre il micronucleo, o nucleo germinale, ha una fun-

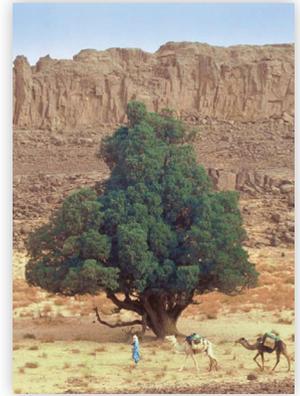


Figura 5.34 Il cipresso del Sahara, *Cupressus du-preziana*, può riprodursi per androgenesi.

zione esclusiva nella genetica ereditaria. Nello scambio sessuale (Figura 7.2), due individui (detti *coniuganti*) si uniscono in prossimità dei rispettivi citostomi e i loro micronuclei vanno incontro a meiosi; tre dei nuclei aploidi che ne derivano degenerano, mentre il quarto va incontro a una nuova divisione; dei due nuclei formati in ciascuna cellula, uno rimane nell'individuo che lo ha prodotto (*nucleo stazionario*), mentre l'altro (*nucleo migrante*) si trasferisce nell'altra cellula e si fonde con il nucleo stazionario di questa. Si assiste pertanto a una reciproca fecondazione che ristabilisce la condizione diploide nei micronuclei delle due cellule, che presto si separano e vengono dette, da questo momento in avanti, *exconiuganti*. Il vecchio macronucleo (quello presente prima della coniugazione) degenera, e un nuovo macronucleo si produce a partire da una copia del nuovo micronucleo. Questo processo, sebbene non tocchi direttamente la genetica della trasmissione, è però importante per la genetica dello sviluppo.

In *Tetrahymena thermophila* (Eisen *et al.* 2006) il micronucleo diploide (MIC) contiene 5 paia di cromosomi, mentre il macronucleo iperpoliploide (MAC) contiene circa 225 microcromosomi, la maggior parte dei quali a un livello di ploidia di circa 45 copie. Il genoma del MAC deriva da quello del MIC, ma i due genomi non sono identici. Durante la formazione del MAC avviene una serie di riarrangiamenti programmati del DNA (Figura 5.35), che comprendono l'eliminazione di parte del genoma del MIC, la sua frammentazione sito-specifica e una endoreplicazione selettiva.

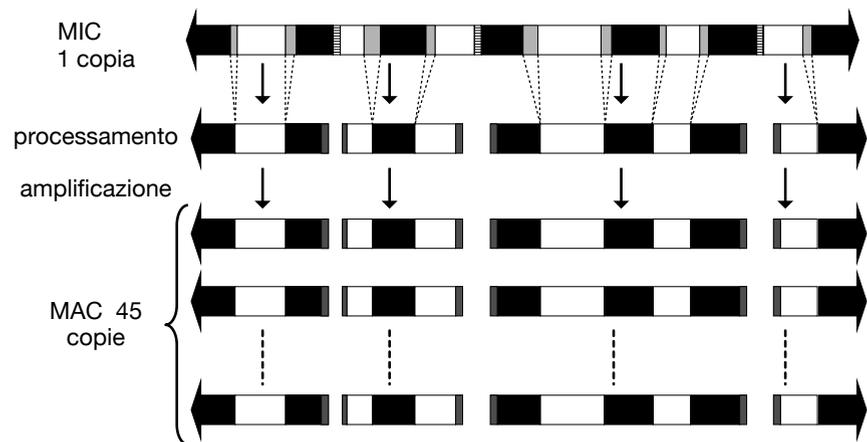


Figura 5.35 Formazione del genoma del macronucleo (MAC) a partire da una copia del genoma diploide del micronucleo (MIC) nel ciliato *Tetrahymena thermophila*. La barra in alto rappresenta una porzione di una delle cinque paia di cromosomi del MIC. Le sequenze che si ritroveranno nel MAC sono in bianco e nero, quelle che verranno eliminate (*IESs*) in grigio chiaro e quelle dei siti di frammentazione (*Cbs*) tratteggiate. Alle estremità dei segmenti di DNA ottenuti dalla frammentazione (microcromosomi) sono aggiunti i telomeri (barre grigio scuro), dopodiché la maggior parte dei microcromosomi viene replicata circa 45 volte in un processo di amplificazione che produce il genoma altamente poliploide del MAC.

Da una copia del MIC vengono dapprima eliminate specifiche sequenze (circa 6000, denominate *IESs*, *internally eliminated sequences*) che portano il genoma (aploide) del MAC a essere circa il 15% più piccolo di quello del MIC. Poiché in questa operazione vengono eliminate prevalentemente sequenze ripetitive, più del 90% delle sequenze ripetute del MIC non si ritrova nel MAC. Successivamente, i cromosomi così ridotti vengono frammentati in corrispondenza di specifici siti nucleotidici, identificati da sequenze di 15 bp chiamate *Cbs* (*chromosome breakage sequence*). Durante la frammentazione, le sequenze *Cbs* e le sequenze lunghe circa una trentina di paia di basi che le

fiancheggiano da ambo i lati vengono eliminate, mentre sono aggiunte alle nuove estremità sequenze telomeriche. I microcromosomi così ottenuti, di lunghezza variabile da poche centinaia a poche migliaia di kilobasi, sono quindi amplificati attraverso successive replicazioni del DNA. I microcromosomi che contengono le sequenze codificanti l'RNA ribosomale, eccezionalmente piccoli (21 kbp), sono replicati fino a ottenerne circa 9000 copie, mentre la maggior parte degli altri microcromosomi arriva a essere rappresentata, come si è detto, da circa 45 copie.

Il macronucleo non può andare in mitosi e nella riproduzione asessuale si divide per *amitosi* (Paragrafo 5.1.3).

5.2.5.2 Ciclo parasessuale nei funghi

La **parasessualità** è un processo peculiare di alcuni funghi ed eucarioti unicellulari che consente la formazione di nuove combinazioni alleliche indipendentemente dal fatto che l'organismo possa riprodursi sessualmente e fare meiosi. Descritta per la prima volta dal genetista italiano Guido Pontecorvo negli anni '50 del secolo scorso, a seguito dei suoi studi sulla muffa *Aspergillus nidulans*, la parasessualità si basa su un meccanismo citogenetico che coinvolge la fusione di nuclei aploidi, la ricombinazione mitotica e una successiva perdita casuale di cromosomi.

Prendendo come modello un ascomicete filamentoso, la fusione di due cellule aploidi a formare un eterocarion può avvenire spontaneamente in un processo chiamato *anastomosi delle ife*. In molti funghi questo processo avviene solo tra coppie di specifici ceppi, che sono detti *vegetativamente compatibili*.

Due nuclei aploidi in un eterocarion così prodotto possono fondersi (cariogamia) a formare un nucleo diploide. Questo è un evento relativamente raro nelle ife vegetative e il nucleo diploide così originato è instabile, perché la perdita di uno dei due cromosomi di ciascuna coppia non è deleteria. Così, durante la proliferazione cellulare, eventi di non disgiunzione alla mitosi portano progressivamente a ristabilire l'originaria condizione aploide (*aploidizzazione*) attraverso una serie di tappe intermedie dove i prodotti della mitosi sono nuclei *aneuploidi*, cioè con un corredo cromosomico sbilanciato (alcuni cromosomi in singola copia, altri in duplice copia). I nuclei aneuploidi sono per loro costituzione particolarmente instabili, accelerando così il processo di aploidizzazione.

I cromosomi presenti nei nuclei aploidi che risultano da questo processo rappresenteranno una selezione casuale dei cromosomi dei due nuclei aploidi originari. La perdita casuale di cromosomi ha quindi l'effetto di una *ricombinazione intercromosomica*, che nella meiosi è invece assolta dalla segregazione indipendente degli omologhi. Inoltre, tra i cromosomi presenti in duplice copia può avvenire il crossing over mitotico, che, come nell'analogo processo alla meiosi, può produrre *ricombinazione intracromosomica*. Quando questo avviene, i cromosomi nel nucleo aploide finale saranno composti di combinazioni casuali di segmenti di cromosoma dei due nuclei aploidi originari (Figura 5.36).

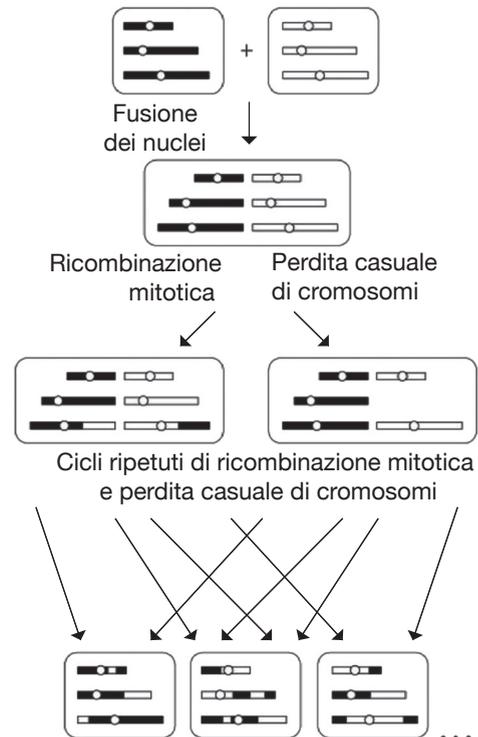


Figura 5.36 Rappresentazione schematica della parasessualità in funghi filamentosi. La parasessualità si basa su un meccanismo citogenetico di riassortimento genetico che ha inizio con la fusione di due nuclei aploidi, per poi procedere attraverso cicli ripetuti di ricombinazione mitotica e perdita casuale di cromosomi. La parasessualità permette la ricombinazione tra genomi diversi, con la produzione di nuovi genotipi, senza che vi sia meiosi. Bianco e nero nei cromosomi (o loro parti) mostrano la loro provenienza da nuclei parentali distinti. I riquadri rettangolari rappresentano compartimenti cellulari.



In sintesi, come nel caso dei fenomeni sessuali in senso stretto negli eucarioti, la parassessualità offre la possibilità di ricombinare genomi e di produrre nuovi genotipi, sebbene il meccanismo attraverso il quale viene ristabilita la condizione aploide non sia la meiosi ma una serie di mitosi.



Figura 5.37 Nelle scimmie del Nuovo Mondo del genere *Callithrix* si possono avere individui chimerici che hanno origine dallo scambio di cellule tra gli embrioni della stessa cucciolata.

5.2.5.3 Chimerismo

In biologia, una **chimera** è un individuo pluricellulare costituito da diverse popolazioni di cellule, ciascuna originata dallo sviluppo di uno zigote distinto. Almeno in linea di principio, il chimerismo è quindi un fenomeno ben distinto dal mosaicism (Paragrafo 5.1.1.3), dove la diversità genomica tra le cellule di uno stesso individuo è originata per mutazione a partire da un'unica cellula capostipite (sebbene in botanica l'uso dei due termini sia tutt'altro che rigoroso e molto spesso, anche nella letteratura specialistica, quelle che vengono chiamate chimere sono in realtà dei mosaici). Il chimerismo è stato documentato in natura tra i rappresentanti di alcuni gruppi di organismi marini coloniali (poriferi, cnidari, briozoi e tunicati), nonché in diverse specie di alghe e funghi, e in alcuni mammiferi (Paragrafo 1.4.2).

Per quanto riguarda la genetica della trasmissione, negli organismi chimerici si realizzano evidentemente delle situazioni che non hanno un corrispettivo nella normale riproduzione sessuale anfiponica. Per esempio, abbiamo visto (Paragrafo 1.4.2) che nei primati callitricidi (uistiti e tamarini) un'alta percentuale di gravidanze può risultare in gemelli chimerici, perché molte cellule possono essere scambiate tra fratelli (gemelli diversi) durante l'embriogenesi precoce. In *Callithrix kuhlii* (Figura 5.37) il chimerismo è stato dimostrato anche nei tessuti della linea germinale (Ross *et al.* 2007). A causa di questo, un individuo potrebbe non essere il genitore genetico della sua prole. I suoi gameti potrebbero infatti avere origine dallo zigote del gemello, così che un figlio di tale individuo potrebbe essere geneticamente parte della progenie del gemello. Se poi una femmina si fosse accoppiata con più maschi, i gemelli potrebbero avere padri diversi, così che uno di questi maschi potrebbe non divenire un nonno genetico dei suoi nipoti anche se fosse il padre genetico di suo figlio (Figura 5.38). Queste forme di promiscuità genetica nelle relazioni genitore-figlio, potrebbero essere all'origine del sistema di cure parentali peculiare e altamente cooperativo in questa specie.

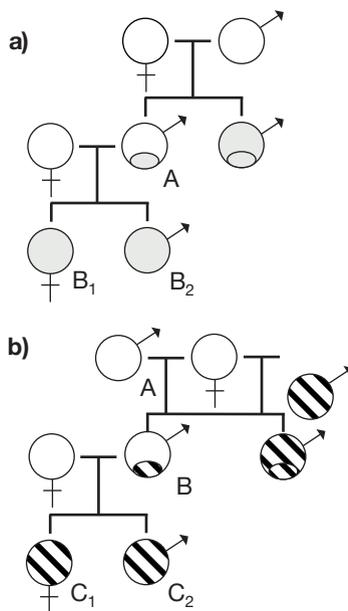


Figura 5.38 Alcuni possibili effetti del chimerismo sulla trasmissione ereditaria in *Callithrix*. a) Il chimerismo coinvolge le cellule della linea germinale (ovale entro il simbolo sessuale dell'individuo), così A (individuo chimerico che ha cellule germinali del fratello) non è il padre genetico dei suoi figli B₁ e B₂. b) Una femmina si è accoppiata con due maschi e i due gemelli hanno padri diversi, così che A non è il nonno genetico dei suoi nipoti C₁ e C₂, anche se è il padre genetico del loro padre B (individuo chimerico). Il colore grigio in (a) indica differenze nel genoma dovute alla ricombinazione, il riempimento a linee oblique nelle generazioni filiali in (b) indica differenze nel genoma dovute alla fusione di genomi parentali diversi.

6

Determinazione del sesso e del tipo coniugativo

- 6.1 Sistemi genetici di determinazione del sesso
- 6.2 Determinazione ambientale del sesso
- 6.3 Determinazione materna del sesso
- 6.4 Sistemi misti di determinazione del sesso
- 6.5 Cenni sul differenziamento sessuale
- 6.6 Tipi coniugativi

L'acquisizione delle caratteristiche fenotipiche specifiche di un determinato sesso nel corso dello sviluppo o durante il ciclo vitale di un organismo è un processo generalmente complesso. Sebbene il sesso di un individuo sia convenzionalmente sancito sulla base del tipo di gameti che esso è in grado di produrre (uova per una femmina, spermatozoi per un maschio; vedi Paragrafo 3.2.1), il fenotipo di ciascun sesso si compone in generale di una moltitudine di caratteri. Ciascuno di questi può presentare un certo grado di indipendenza da altri tratti sessuali dello stesso individuo, può rispondere a un diverso controllo di sviluppo e mostrare gradi diversi di labilità e sensibilità all'ambiente. Il differenziamento sessuale non si limita quindi allo sviluppo di caratteristici gameti e organi riproduttori, ma si estende anche allo sviluppo dei così detti *caratteri sessuali secondari*, morfologici, fisiologici e comportamentali.

Anche gli individui di specie eucariote che non si riproducono per mezzo di eterogameti sono caratterizzati generalmente dall'appartenere a un determinato tipo coniugativo, che regola la compatibilità negli scambi sessuali con altri individui della stessa specie (Paragrafo 3.5.4). Diversamente dal differenziamento sessuale, il differenziamento del tipo coniugativo consiste generalmente nella sintesi di alcune specifiche molecole che saranno esposte sulla superficie esterna della membrana plasmatica e che stabiliranno i limiti della compatibilità riproduttiva con altri membri della stessa specie.

Nonostante la maggiore complessità del differenziamento sessuale rispetto a quello del tipo coniugativo, nelle specie a sessi separati gli stati alternativi dei diversi caratteri sessuali sono di norma strettamente correlati, ovvero ciascun individuo li presenta tutti (o quasi) nella versione che è tipica di quello che risulta essere il suo sesso, sebbene condizioni diverse e situazioni di intersessualità siano state descritte per molti taxa. Così, anche nei casi in cui lo sviluppo dei caratteri sessuali è un processo estremamente complesso, e magari prolungato nel tempo, solitamente si può individuare un fattore chiave responsabile della "decisione" di imboccare una o un'altra tra due opzioni di sviluppo alternative: maschio o femmina. Per questo, i **sistemi di determinazione del sesso** sono tradizionalmente classificati sulla base della natura dell'agente causale primario nella specificazione del sesso di un individuo. Si parla di *determinazione genetica del sesso* (*genetic sex determination, GSD*) quando il sesso è stabilito precocemente nello sviluppo da fattori genetici, come la presenza di determinati cromosomi, geni o alleli. Si parla invece di *determinazione ambientale del sesso* (*environmental sex determination, ESD*) quando il sesso di un individuo è stabilito dai valori di un parametro ambientale, come la

temperatura, che costituiscono un segnale interpretato dall'individuo stesso nel corso del suo sviluppo. Una terza categoria, per certi versi trasversale rispetto alle due precedenti, è la *determinazione materna del sesso* (*maternal sex determination, MSD*), quando la condizione sessuale del nascituro è stabilita dall'ambiente di sviluppo determinato dal genotipo o da una condizione fisiologica della madre. Molti organismi, poi, presentano *sistemi di determinazione del sesso misti*, dove fattori genetici e ambientali possono combinarsi in diversa misura.

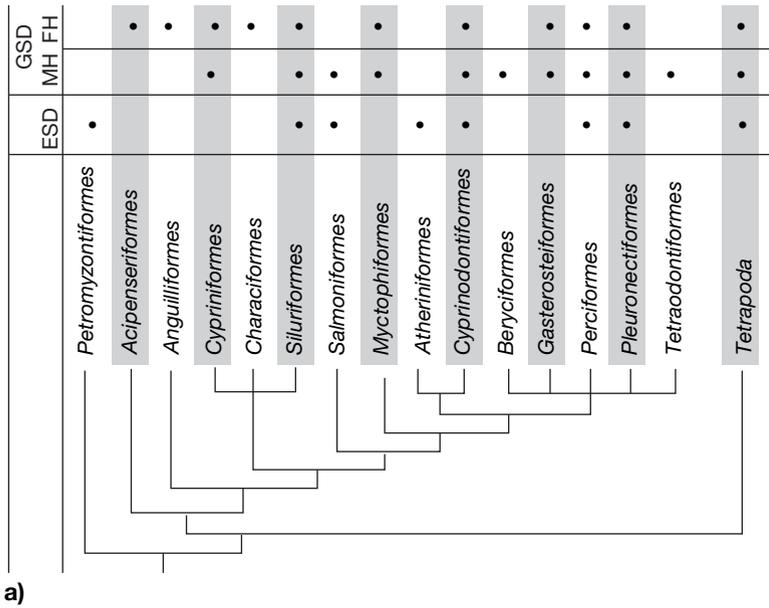
Questo primo segnale, sia esso genetico o ambientale, può essere associato a diversi **meccanismi di determinazione del sesso**. Si tratta dei processi di sviluppo chiamati a interpretare la costituzione genetica dell'individuo o il segnale ambientale e, come vedremo, possono essere estremamente diversificati. Così, meccanismi diversi possono essere associati a uno stesso sistema di determinazione del sesso. Per esempio, nel *sistema* cromosomico XY il sesso di un individuo può essere determinato da un *meccanismo* che dipende dalla presenza del cromosoma Y o, in alternativa, da un meccanismo che è sensibile al numero di cromosomi X.

I meccanismi di determinazione del sesso sconfinano gradatamente in quelli che potremmo indicare come processi di **differenziamento sessuale**, che riguardano più propriamente la biologia dello sviluppo, piuttosto che quella della riproduzione. Questo particolare aspetto dello sviluppo, sebbene sia ovviamente correlato alla determinazione primaria del sesso, presenta comunque un certo grado di indipendenza da quest'ultima.

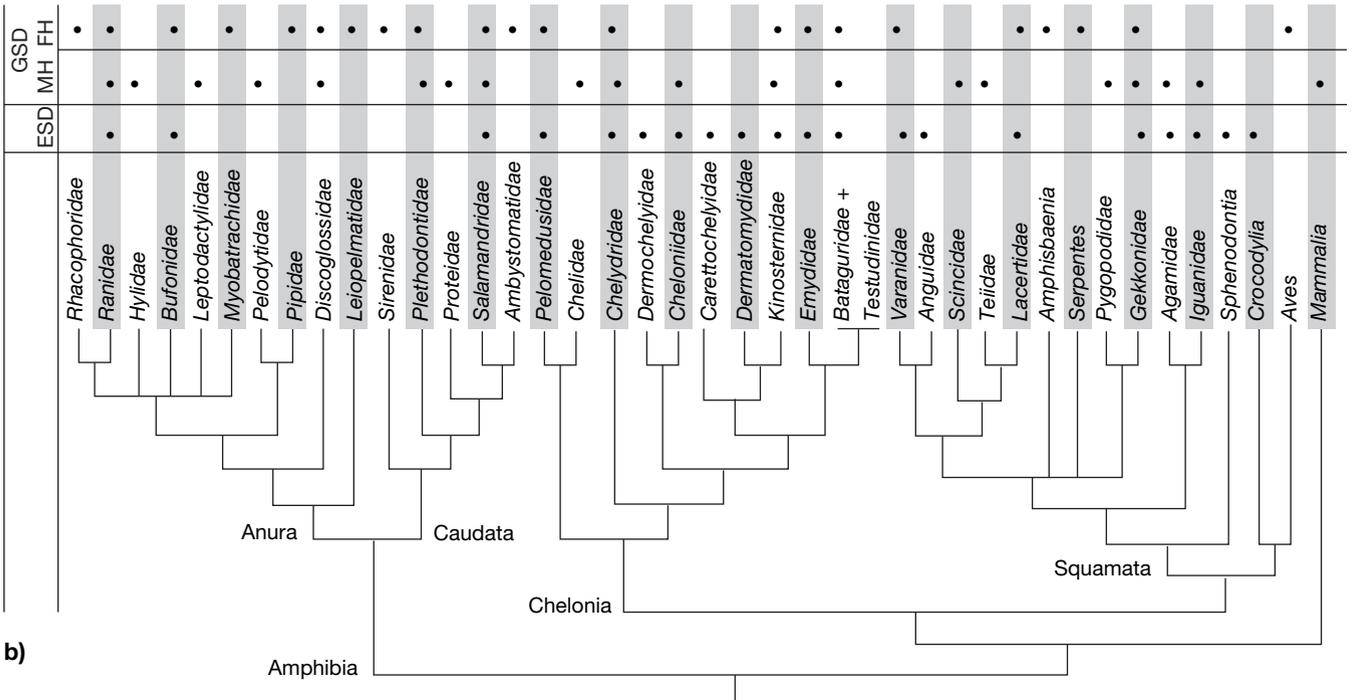
Il sistema di determinazione del sesso, il meccanismo che lo implementa e il differenziamento sessuale che ne segue possono differire moltissimo anche tra specie strettamente imparentate e sono noti addirittura casi di variazione intraspecifica nel sistema di determinazione del sesso, come nella comune mosca domestica (*Musca domestica*) e in un piccolo roditore, il lemming *Myopus schisticolor* (Marin e Baker 1998). Come si può apprezzare dalla distribuzione filogenetica dei diversi sistemi di determinazione del sesso entro diversi taxa di piante e animali (Figura 6.1), la determinazione del sesso e il differenziamento sessuale sono evidentemente caratteri dello sviluppo evolutivamente molto labili.

Le categorie che utilizzeremo per l'esposizione che segue non vanno quindi intese in senso troppo rigido. Non solo l'evoluzione ha prodotto sistemi e meccanismi di determinazione del sesso che non necessariamente si conformano alle demarcazioni stabilite da tali categorie, ma va anche considerato che molte di queste sono in realtà rappresentate da una quantità, a volte anche grande, di varianti minori, che non possono trovare tutte adeguata trattazione in queste pagine.

Un'ultima annotazione. Nelle specie con ermafroditismo simultaneo il problema della determinazione del sesso ovviamente non si pone, ma in alcune specie con un sistema misto di distribuzione dei ruoli sessuali (cioè con individui "unisessuali", maschi o femmine, e individui ermafroditi) si ritrovano sistemi di determinazione della *condizione sessuale*, maschio vs. ermafrodita oppure femmina vs. ermafrodita, che in buona sostanza sono assimilabili a quelli della determinazione del sesso tra le opzioni maschio e femmina. Per non complicare troppo la trattazione che segue, se non altrimenti specificato, la determinazione del sesso va intesa in senso lato, come determinazione della condizione sessuale, che in taluni casi può comprendere anche quella ermafrodita.



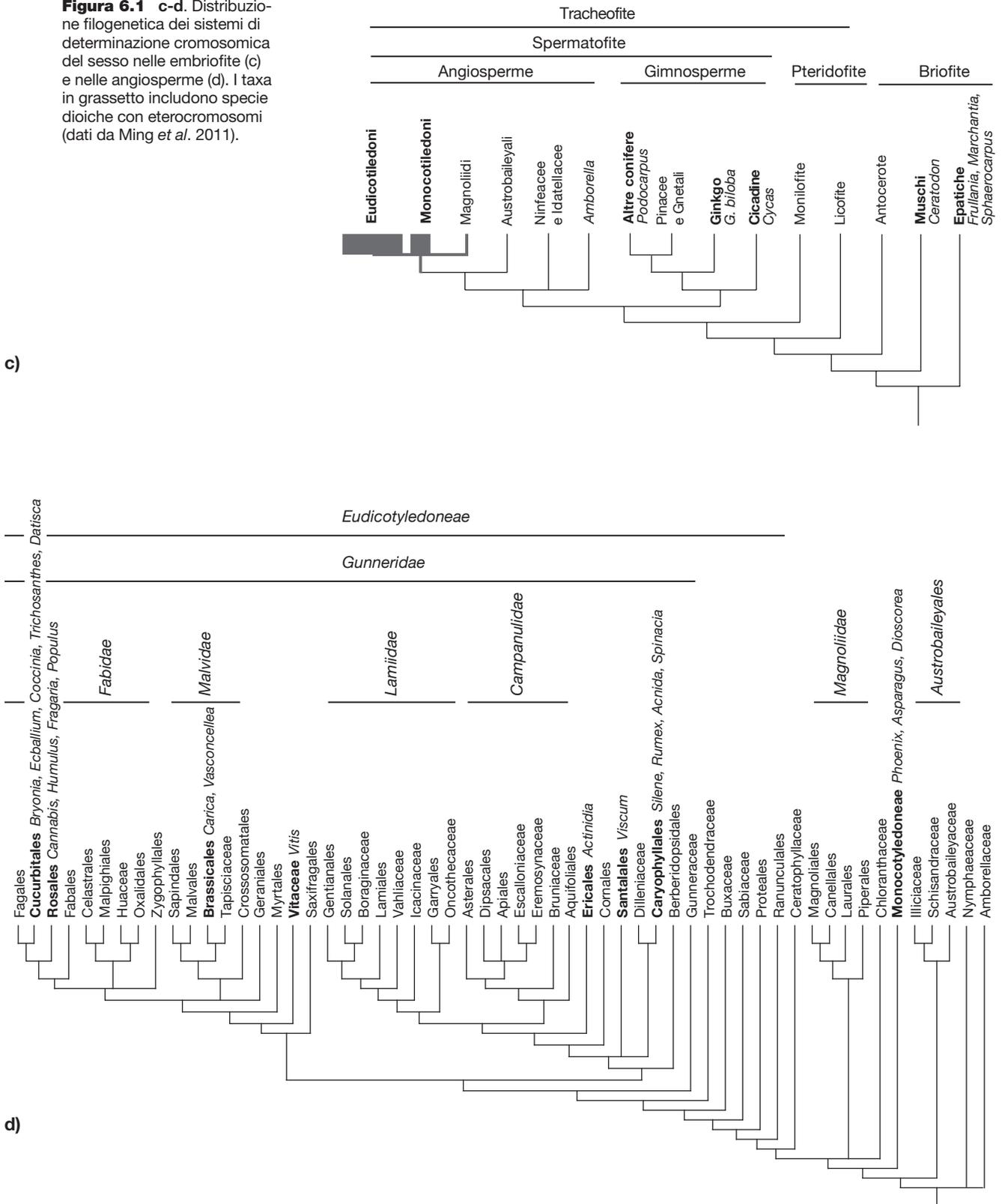
a)



b)

Figura 6.1 a-b. Distribuzione filogenetica dei sistemi di determinazione del sesso nei teleostei a livello di ordini (a) e nei tetrapodi a livello di famiglia (b). Taxa omogenei per il sistema di determinazione del sesso sono collasati a livello di ranghi superiori (per esempio, i mammiferi). I sistemi sono classificati come determinazione ambientale (ESD) e determinazione cromosomica (GSD) con eterogametia maschile (MH) o femminile (FH). Sono mostrati solo i sistemi più comuni per ciascun taxon terminale (dati da Kraak e Pen 2002).

Figura 6.1 c-d. Distribuzione filogenetica dei sistemi di determinazione cromosomica del sesso nelle embriofite (c) e nelle angiosperme (d). I taxa in grassetto includono specie dioiche con eterocromosomi (dati da Ming *et al.* 2011).



6.1 Sistemi genetici di determinazione del sesso

Nella **determinazione genetica del sesso**, un gene, un complesso di geni o l'intero assetto cromosomico sono responsabili dell'avvio di una cascata di eventi di sviluppo che producono le caratteristiche fenotipiche associate a ciascun sesso. Molto spesso, i geni implicati nella selezione di questa opzione di sviluppo sono localizzati su una singola coppia di cromosomi omologhi che si presentano in due versioni distinte, caratterizzate da un diverso set di geni o da una diversa costituzione allelica in corrispondenza di loci omologhi.

La determinazione genetica del sesso si è evoluta molte volte in modo indipendente negli animali, generalmente a partire da antenati gonocorici con determinazione ambientale del sesso (Paragrafo 6.2), e rappresenta per le specie attuali la modalità più frequente di determinazione del sesso. Anche nelle piante, dove la condizione gonocorica (dioiccia) si ritrova dello sporofito di una frazione limitata di specie (10% delle piante terrestri, 6% delle angiosperme), diversi sistemi genetici di determinazione del sesso si sono evoluti in modo indipendente numerose volte (più di 100 nelle sole angiosperme); nel caso delle piante, però, generalmente a partire da antenati con sporofito ermafrodita (Ming *et al.* 2011).

6.1.1 Sistemi cromosomici di determinazione del sesso

Nei **sistemi cromosomici di determinazione del sesso** (detti anche **sistemi genotipici di determinazione del sesso**), maschi, femmine ed eventualmente ermafroditi (nel caso di androdioiccia, ginodioiccia o trioiccia; vedi Paragrafo 3.3.3) presentano un diverso corredo cromosomico, o cariotipo. Vi sono uno o più **cromosomi sessuali**, o **eterocromosomi**, che, a differenza dai normali cromosomi (*autosomi*), sono presenti in assortimento diseguale nei due sessi.

Nelle specie in cui i cromosomi stabiliscono la condizione sessuale in fase diploide, il sesso che presenta eterocromosomi differenti o in numero sbilanciato (per esempio uno solo anziché una coppia, come nell'altro sesso) è detto **sesso eterogametico**, perché produce gameti di tipo diverso, mentre l'altro sesso è detto **omogametico**. I gameti prodotti dal sesso eterogametico determinano la condizione sessuale dello zigote che si produce dall'incontro con il gamete di sesso opposto. Nelle specie in cui i cromosomi stabiliscono la condizione sessuale in fase aploide, maschi e femmine hanno cromosomi sessuali distinti, generalmente in singola copia.

Quando i cromosomi sessuali di un organismo sono indistinguibili dal punto di vista morfologico, vengono detti *omomorfici*, mentre sono detti *eteromorfici* nel caso contrario. Nei sistemi cromosomici diploidi più comuni, come XY e ZW (vedi paragrafo successivo), il cromosoma presente in due copie nel sesso omogametico (X o Z) ha generalmente dimensioni confrontabili con quelle della media degli autosomi, mentre quello che si trova esclusivamente nel sesso eterogametico (Y o W) ha in genere dimensioni più ridotte, ma non è sempre così (Figura 6.2).

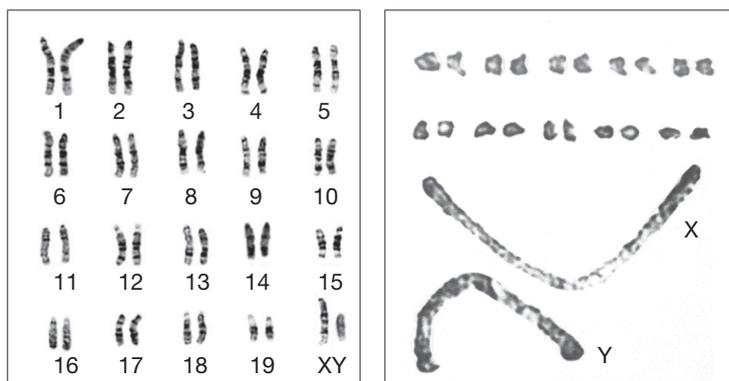


Figura 6.2 Cromosomi sessuali. A sinistra, cariotipo di un maschio di topo (*Mus musculus*), con 19 coppie di autosomi e i cromosomi sessuali X e Y. A destra, cariotipo di un maschio del coleottero crisomelide *Alagoasa bicolor*, con una coppia di cromosomi sessuali giganti, un carattere peculiare di alcune specie di questa famiglia.

Anche nel caso di eterocromosomi eteromorfici, che hanno una costituzione genetica sensibilmente differente, i due cromosomi sessuali (per esempio X e Y) presentano regioni di omologia più o meno estesa, che consentono il loro appaiamento alla meiosi, così che in una normale meiosi ciascun gamete (o spora) riceve esclusivamente l'uno o l'altro dei due.

Nel corso del ciclo vitale, la determinazione cromosomica del sesso avviene di norma in occasione di un cambio nell'assetto cromosomico che può risultare in due configurazioni alternative, ciascuna specifica dell'uno o dell'altro dei due sessi. Nella maggior parte delle specie con determinazione cromosomica del sesso in fase diploide (diplonti o aplodiplonti), il sesso è stabilito al momento della singamia, come diretta conseguenza della costituzione cromosomica dei gameti che vi partecipano (vedi oltre in questo paragrafo per alcune eccezioni). Nella maggior parte delle specie con determinazione cromosomica del sesso in fase aploide (aplonti o aplodiplonti), invece, il sesso si stabilisce al momento della meiosi, come conseguenza della segregazione dei cromosomi sessuali (Figura 6.3 e, in maggior dettaglio, Figura 6.4).

Cromosomi sessuali si trovano in un grandissimo numero di specie di animali e piante, sebbene in queste ultime essi si siano evoluti molte volte in modo indipendente relativamente di recente rispetto agli animali (Charlesworth 2002). Le specie ermafrodite non presentano cromosomi sessuali, anche se vestigia di eterocromosomi possono trovarsi nei casi in cui la condizione ermafrodita si sia evoluta di recente da quella gonocorica, come in certi isopodi.

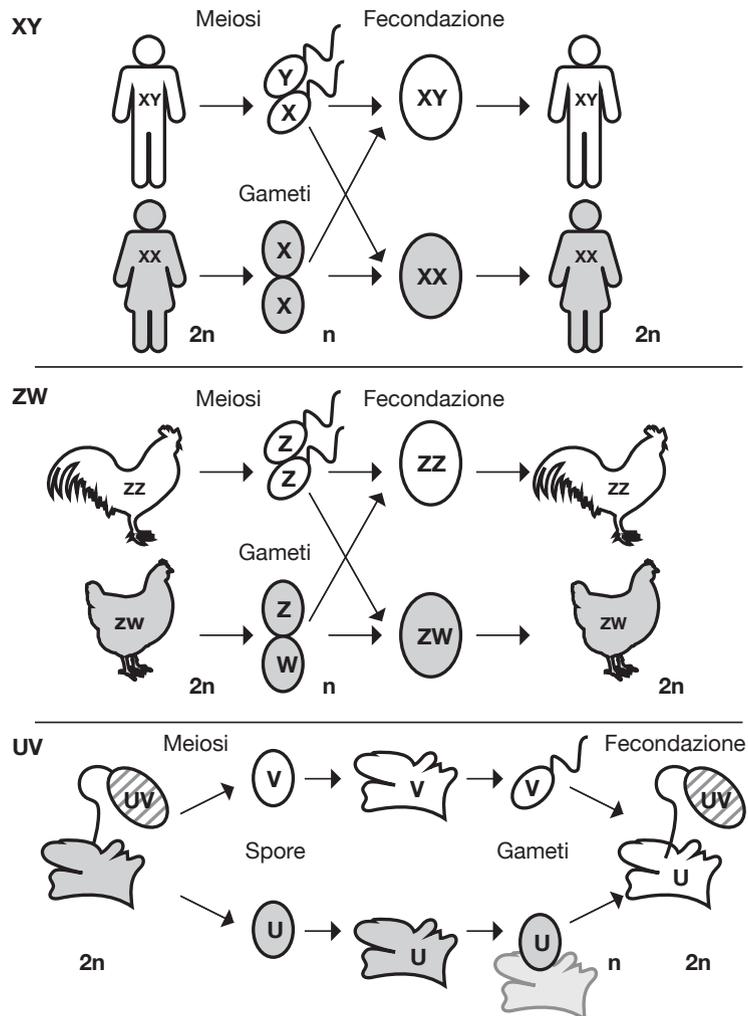


Figura 6.3 Rappresentazione schematica dei principali sistemi cromosomici di determinazione del sesso: XY, ZW e UV. In bianco le femmine, in grigio i maschi, bandeggiata la fase diploide asessuata del sistema UV. Nel sistema XY e ZW la determinazione del sesso avviene in fase diploide, nel sistema UV in fase aploide. Nel sistema XY e il sesso eterogametico è quello maschile, nel sistema ZW quello femminile.

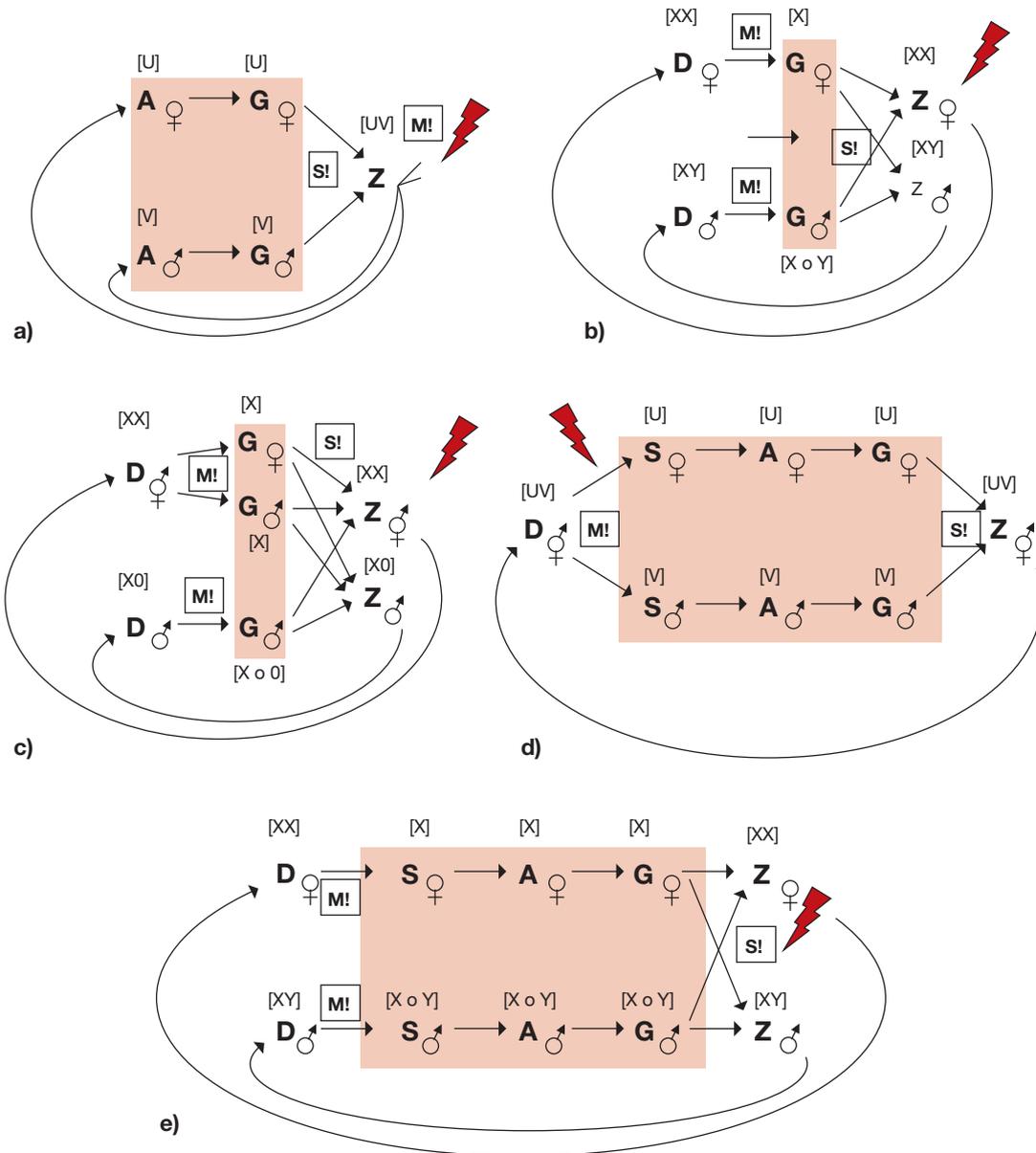


Figura 6.4 Rappresentazione schematica dei più comuni sistemi di determinazione cromosomica del sesso, dettagliata per organismi aplonti, diplonti e aplodiplonti. Tra parentesi quadre è indicato il cariotipo relativo ai cromosomi sessuali nel caso di semplici sistemi XY, X0 e UV. A: individuo della fase aploide (es. gametofito); D: individuo della fase diploide (es. sporofito); S: (meio)spora; Z: zigote; M!: meiosi; S!: singamia. È evidenziata la fase n. Il simbolo della saetta indica il momento delle determinazioni cromosomiche del sesso.

- a) Specie aplonte con anisogameti, determinazione del sesso alla meiosi, zigote asessuato. Es., l'alga verde *Volvox carteri*.
- b) Specie diplonte, gonocorica, determinazione del sesso alla singamia, zigote maschio o femmina. Es., il mammifero *Homo sapiens*.
- c) Specie diplonte, androdioica, determinazione del sesso alla singamia, zigote maschio o ermafrodita. Es., il nematode *Caenorhabditis elegans*.
- d) Specie aplodiplonte con sporofito ermafrodita (monoico) e gametofito dioico, determinazione del sesso alla meiosi, zigote e fase diploide ermafroditi. Es., l'epatica *Marchantia polymorpha*.
- e) Specie aplodiplonte con sporofito e gametofito dioici, determinazione del sesso alla singamia, zigote e fase diploide maschio o femmina. Es., l'angiosperma *Salix alba*.

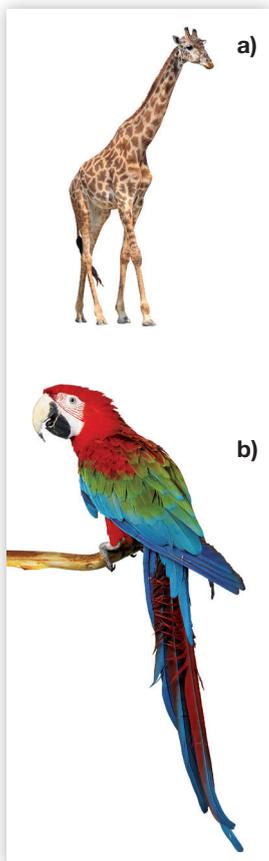


Figura 6.5 Sistemi cromosomici di determinazione del sesso convenzionali. I mammiferi (qui *Giraffa antiquorum*) hanno tipicamente un sistema XY, gli uccelli (qui *Ara macao*) un sistema ZW.

L'eterogametia femminile è meno frequente dell'eterogametia maschile. Tra gli animali si trova nei lepidotteri, nei tisanotteri, negli uccelli e in alcuni rappresentanti di ditteri, crostacei (*Artemia salina*, alcuni copepodi e isopodi), pesci, anfibi e squamati (serpenti). Anche nelle piante terrestri l'eterogametia femminile è più rara di quella maschile (10% dei casi studiati) e si trova per esempio in *Ginkgo biloba*, nel pioppo *Populus trichocarpa* e nelle rosacee *Fragaria elatior* e *Potentilla fruticosa*. Nel pesce *Poecilia sphenops* alcune razze hanno eterogametia maschile, altre eterogametia femminile (Volf e Scharl 2001).

I cromosomi sessuali sono spesso eteromorfici, ma per esempio, tra i vertebrati, gli eterocromosomi sono poco differenziati nei pesci e sono omomorfici in alcuni anfibi e nei serpenti boidi. Cromosomi sessuali eteromorfici si trovano in tutte le linee evolutive principali delle piante, a esclusione di antocerote, licopodi e felci, mentre cromosomi sessuali omomorfici sono noti solo per gimnosperme e angiosperme (Ming *et al.* 2011).

I principali sistemi cromosomici di determinazione del sesso in fase diploide sono i sistemi con eterogametia maschile XY e con eterogametia femminile ZW, eventualmente nelle rispettive forme derivate X0 e Z0, dove manca un cromosoma specifico del sesso eterogametico. Il sistema UV è invece quello più comune per la determinazione del sesso in fase aploide. A questi sistemi "semplici" si aggiunge un grandissimo numero di sistemi più complessi, spesso rari o addirittura conosciuti per una singola specie, come certi sistemi con cromosomi sessuali multipli. Vediamoli più in dettaglio.

6.1.1.1 Sistemi XY e ZW

Nei sistemi XY e ZW (altrimenti indicati come XX/XY e ZW/ZZ) una coppia di cromosomi del corredo diploide si presenta in due versioni alternative, tra loro distinguibili per i geni che contengono e spesso anche per forma e dimensioni (Figura 6.5). Nel caso dell'eterogametia maschile, le femmine presentano due cromosomi sessuali dello stesso tipo, XX, mentre i maschi presentano due cromosomi di tipo diverso, XY (Figura 6.4b, e). Viceversa, nel caso dell'eterogametia femminile, sono i maschi ad avere due cromosomi sessuali dello stesso tipo, ZZ, e le femmine di tipo diverso, ZW. Un individuo del sesso eterogametico presenta in singola copia i geni che non sono comuni ai due eterocromosomi. Esso è pertanto detto *emizigote* a quegli specifici loci.

Di là dall'apparente omogeneità dei sistemi genetici basati su eterocromosomi, la costituzione cromosomica di un individuo (o di una cellula) viene tradotta in una decisione di sviluppo (o comunque di differenziamento), per un sesso o per l'altro, attraverso meccanismi genetici che possono essere molto diversi. Questi possono essere raggruppati in due categorie principali, quelli con *eterocromosoma dominante* e quelli con *bilanciamento genetico*.

Nei meccanismi di determinazione del sesso con **eterocromosoma dominante**, il cromosoma sessuale che si trova esclusivamente nel sesso eterogametico (Y o W) porta specifici geni per la determinazione di quel sesso. Nei mammiferi, per esempio, il cromosoma Y porta un gene assente nel cromosoma X (*testis-determining factor*, *Sry*) che induce lo sviluppo delle gonadi nella loro versione maschile, ovvero come testicoli, anziché ovari (Paragrafo 6.4). Così, individui con un corredo cromosomico aneuploide XXY (Y comunque presente) sono maschi, mentre individui aneuploidi X0 (Y assente) sono femmine. Nei meccanismi con **bilanciamento genetico**, invece, i cromosomi sessuali determinano il sesso di un individuo senza che vi siano determinanti dello sviluppo del sesso eterogametico sul cromosoma Y, o sul cromosoma W. Per esempio, in *Drosophila*, che condivide con i mammiferi un sistema XY, il sesso è determinato dal numero di cromosomi X e dal grado di ploidia degli autosomi, così che il rapporto tra il numero di cromosomi X e il numero di serie di autosomi (X:A, Tabella 6.1) è in genere un buon predittore del sesso dell'individuo (Erickson e Quintero 2007; Scheda 6.1).

Assetto eterocromosomi	Assetto autosomi	Rapporto X:A	Condizione sessuale
XX	AA	1,00	femmina
XY	AA	0,50	maschio
XXX	AA	1,50	femmina (sterile)
XXY	AA	1,00	femmina
XXX	AAAA	0,75	intersesso (sterile)
XX	AAA	0,67	intersesso (sterile)
X	AA	0,50	maschio (sterile)

Tabella 6.1 Assetti cromosomici di cromosomi sessuali e autosomi che illustrano il meccanismo cromosomico di determinazione del sesso in *Drosophila melanogaster*. Ciascuna A indica una singola serie di autosomi (da Russell 2007).

SCHEDA 6.1

X:A in *Drosophila*

Stabilire con precisione i rapporti causa-effetto in un insieme di fenomeni tra loro legati non è in generale un'impresa semplice, o perlomeno non lo è in biologia. Le apparenze talvolta ingannano e può capitare di scambiare l'associazione di due fenomeni determinati da una causa comune per una relazione causa-effetto tra i due. Un caso molto istruttivo ci è offerto dallo studio del rapporto X:A in *Drosophila*.

Sulla base dei risultati di esperimenti divenuti classici, compiuti da Calvin Bridges più di 80 anni fa e confermati da molti esperimenti successivi, si riteneva, e in molti manuali ancora viene riportato, che in *Drosophila* il rapporto tra il numero di cromosomi X e il numero di serie omologhe di autosomi (il rapporto X:A) fosse il *fattore determinante* nella specificazione del destino sessuale in questo insetto. Secondo tale modello, ogni cellula dell'embrione precoce (stadio di blastoderma cellulare) "leggerebbe" il suo valore X:A misurando la dose di prodotti genici del cromosoma X (il numeratore) rispetto a quelli codificati dagli autosomi (il denominatore), così da regolare in modo appropriato lo stato di attività di un gene chiave della determinazione del sesso, il gene *Sex-lethal* (*Sxl*).

Tuttavia, questo modello non si accorda bene con quanto è noto a livello dei meccanismi molecolari di regolazione dell'espressione dei geni coinvolti. L'attivazione di *Sxl* dipende dal livello di espressione di altri quattro geni che si trovano sul cromosoma X: *Sisa*, *Scute*, *Runt* e *Unpaired*, collettivamente noti come *XSE* (*X chromosome signal elements*). In condizioni normali, i livelli di espressione dei trascritti *XSE* dai due cromosomi X della femmina sono sufficienti ad attivare *Sxl* (cosa che caratterizza il sesso femminile), mentre il livello di espressione degli stessi che si raggiunge a partire dal singolo cromosoma X del maschio non consente l'attivazione di *Sxl*, il che stabilisce il sesso maschile. Questo meccanismo di regolazione, basandosi esclusivamente sul dosaggio di geni sul cromosoma X,

semberebbe indipendente dai livelli di espressione di geni autosomici, ma come riconciliare quanto è noto sull'attivazione di *Sxl* con l'osservazione che un cariotipo aneuploide XA (con un solo X, come in un maschio normale) è femmina, mentre un cariotipo XXAAA (con due X, come in una femmina normale) è un intersesso?

Per venire a capo di questa incongruenza, Erickson e Quintero (2007) hanno esaminato in dettaglio lo sviluppo embrionale precoce in individui aploidi (XA) e triploidi parziali (XXAAA) di *D. melanogaster* e hanno scoperto che la ploidia non influenza il sesso attraverso il rapporto X:A, bensì in modo indiretto, aumentando (negli aploidi) o diminuendo (nei triploidi) il numero di cicli mitotici che precedono la formazione del blastoderma cellulare. Poiché il sesso viene stabilito in modo pressoché autonomo in ciascun nucleo prima della formazione del blastoderma cellulare, il ritardo della cellularizzazione negli aploidi consente un maggiore accumulo di trascritti *XSE*, sufficiente alla femminilizzazione di tutti i nuclei dell'embrione, mentre l'anticipo della cellularizzazione nei triploidi non consente ai trascritti *XSE* di raggiungere una concentrazione sufficiente per la femminilizzazione di tutti i nuclei e ne risulta un mosaico sessuale, ovvero un individuo intersesso.

In conclusione, mentre il rapporto X:A è certamente un *predittore* del destino sessuale per molti cariotipi, esso non costituisce di fatto il *segnale* che specifica il sesso di un individuo. Più propriamente, il *segnale istruttivo* è fornito dalla dose di trascritti *XSE* nell'embrione precoce, mentre il rapporto X:A è solo un valore strettamente correlato a quello della dose di trascritti *XSE*.

Questo suggerisce di considerare con prudenza i casi di determinazione del sesso basati sul rapporto X:A in altri organismi. In mancanza di dati sperimentali diretti, l'ipotesi che tale rapporto costituisca di per sé un segnale efficace va accolta per lo meno con riserva.

Individui con un rapporto $X:A \geq 1$ sono femmine, con $X:A \leq 0,5$ sono maschi, mentre individui con un rapporto X:A compreso tra 0,5 e 1 (per esempio, XX associato a un assetto triploide degli autosomi, $X:A = 2/3$) sono sterili e presentano attributi maschili e femminili insieme (individui *intersessuali*, o *intersesso*; vedi Paragrafo 6.5). Contrariamente al caso dei mammiferi, quindi, moscerini con un corredo cromosomico

sbilanciato XXY ($X:A = 1$) sono femmine, mentre individui con cariotipo aneuploide X0 ($X:A = 0,5$) sono maschi. I geni sul cromosoma Y di *Drosophila* non hanno quindi alcun effetto sulla determinazione del sesso, sebbene essi siano necessari per il differenziamento degli spermatozoi e quindi per la fertilità maschile.

Negli animali, entrambi i tipi di meccanismo sono ben rappresentati, sia nel sistema XY che in quello ZW, e non è raro che anche specie strettamente imparentate esibiscano meccanismi diversi. Tra i sistemi XY nelle piante si trovano meccanismi basati a volte sul rapporto X:A (per esempio, *Rumex acetosella*), a volte su un Y dominante (per esempio, *Silene dioica*).

Il cromosoma sessuale che si trova esclusivamente nel sesso eterogametico (Y o W) si presenta in molti taxa come una versione degenerata del cromosoma omologo (X o Z, rispettivamente). La degenerazione di uno dei due partner in una coppia di cromosomi sessuali è all'origine della maggior parte dei casi di eterogametia eteromorfa. Generalmente i cromosomi Y e W delle piante presentano un grado di degenerazione inferiore a quello che si osserva negli animali. Questo è in parte dovuto all'origine relativamente recente dei cromosomi sessuali in questo gruppo e in parte al fatto che durante la fase aploide del ciclo vitale (la fase del gametofito) i geni dei cromosomi sessuali si esprimono in condizione emizigote e sono così significativamente esposti alla selezione purificante che ne limita la degenerazione (Charlesworth 2002).

Per finire, a sottolineare l'estrema labilità evolutiva dei sistemi di determinazione del sesso, citiamo il caso dell'anfibio giapponese *Glandirana rugosa* (già noto come *Rana rugosa*), dove popolazioni diverse hanno un differente sistema di determinazione cromosomica del sesso, ZW oppure XY, quest'ultimo con cromosomi eteromorfi oppure omomorfi (Janousek e Mrackova 2010).

6.1.1.2 Sistemi X0 e Z0

Nei sistemi X0 e Z0 (altrimenti indicati come XX/X0 e Z0/ZZ), vi è un solo eterocromosoma, posseduto in singola copia dal sesso eterogametico e in doppia copia da quello omogametico (Figura 6.6). Nel caso di eterogametia maschile, le femmine presentano due cromosomi dello stesso tipo, XX, mentre i maschi presentano un solo cromosoma sessuale (X0). Viceversa, nel caso di eterogametia femminile, i maschi hanno cariotipo ZZ, mentre le femmine hanno un cariotipo sbilanciato Z0. Un individuo del sesso eterogametico presenta in singola copia tutti i geni dell'unico eterocromosoma, pertanto è emizigote a tutti i loci di quest'ultimo.

Nel nematode *Caenorhabditis elegans*, gli ermafroditi sono XX e i maschi X0 (Figura 6.4c) e, come nel caso di *Drosophila*, la condizione sessuale di questo verme è determinata dal rapporto tra il numero di cromosomi X e il numero di autosomi.

Si ritiene che l'origine evolutiva di questi sistemi si trovi frequentemente nella perdita del cromosoma Y in un sistema XY e, analogamente, nella perdita del cromosoma W in un sistema ZW, come fase terminale della degenerazione di questi cromosomi. Questo passaggio sarebbe avvenuto in modo indipendente in molti gruppi diversi (X0: numerosi ortotteri e blattodei; Z0: alcuni lepidotteri). Nelle piante, che hanno cromosomi sessuali relativamente giovani, non si conoscono specie con sistema Z0 e il dato relativo a un caso di sistema X0 non sarebbe stato confermato da studi successivi (Janousek e Mrackova 2010).

La transizione evolutiva inversa, per esempio da X0 a XY, con la formazione di un neo-Y, sarebbe più rara. Un cromosoma Y perduto può essere rigenerato quando un autosoma si fonde con il cromosoma X e il nuovo assetto si fissa nella popolazione. Durante la meiosi della gametogenesi maschile, l'omologo libero dell'autosoma che si è fuso con X continua ad appaiarsi con le omologhe sequenze che ora si trovano inte-

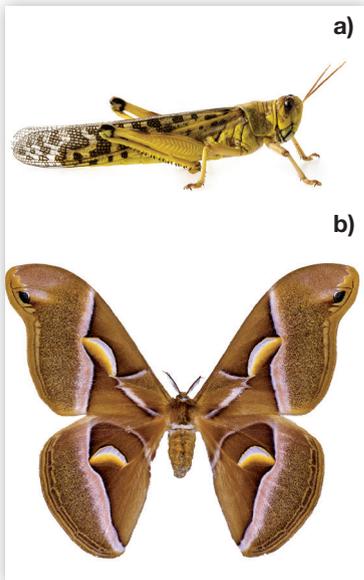


Figura 6.6 Sistemi cromosomici di determinazione del sesso con un solo eterocromosoma. Molti insetti ortotteroidei (qui la locusta *Schistocerca gregaria*) hanno tipicamente un sistema X0, alcuni lepidotteri (qui il saturniide *Samia cynthia*) un sistema Z0.

grate nel nuovo cromosoma X (che viene indicato come neo-X), e alla prima divisione meiotica si dirige al polo opposto del fuso, comportandosi di fatto come un cromosoma Y (da cui l'etichetta neo-Y). Il neo-Y potrà andare incontro allo stesso processo di degenerazione che aveva portato alla perdita del vecchio Y, trovandosi sottoposto alle stesse forze evolutive.

Neo-Y sono stati descritti per molti ortotteri, fasmatoidei, ditteri e coleotteri. Anche il sistema ZW che si ritrova nel 98% delle specie di lepidotteri si è evoluto da un sistema ancestrale ZO (che si ritrova nei lepidotteri più basali e nei tricoteri) attraverso la formazione di un neo-W in diverse linee evolutive. In alcuni cladi di questo gruppo, il cromosoma W è andato nuovamente perduto, tornando così al sistema ZO (Kaiser e Bachtrog 2010).

6.1.1.3 Sistema UV

Un sistema cromosomico di determinazione del sesso in fase aploide del ciclo vitale è il **sistema UV** (Figura 6.7). Le femmine (aploidi) sono caratterizzate dal possesso di un cromosoma sessuale U e i maschi (anch'essi aploidi) da un cromosoma V. Qui il sesso non si stabilisce geneticamente al momento della fecondazione, ma alla meiosi (Figura 6.4a, d). È un sistema che si ritrova tipicamente in organismi aplonti e aploidiplonti con oogamia ed eterosporia, come in alcune alghe e nelle briofite.

Alcune caratteristiche della genetica della trasmissione di questo sistema possono risultare non intuitive, a causa della familiarità con i più noti sistemi cromosomici di determinazione del sesso in fase diploide. Per esempio, nonostante la presenza di eterocromosomi, in fase aploide non c'è distinzione tra un sesso omogametico e un sesso eterogametico, mentre è invariabilmente eterogametico lo stadio diploide, che tuttavia è ermafrodito. Nella fase diploide del ciclo vitale, gli eterocromosomi U e V sono entrambi emizigoti a tutti i loci. Nessuno dei due cromosomi tende a degenerare, perché entrambi sono soggetti a selezione purificante durante la fase aploide. In molte briofite i cromosomi U e V sono eteromorfi, con U generalmente più grande di V (ma nelle epatiche è l'opposto). Il sistema UV permette l'accumulo di *alleli sessuali antagonisti*, cioè alleli a uno stesso locus che hanno diversa fitness relativa nei due sessi (Bachtrog *et al.* 2011).

6.1.1.4 Sistemi con eterocromosomi multipli

Sistemi cromosomici di determinazione del sesso dove si ritrovano più di un cromosoma sessuale nel sesso omogametico e/o più di due in quello eterogametico sono detti **sistemi con eterocromosomi multipli** (Figura 6.8). In analogia con i sistemi XY e ZW, sono indicati con formule che indicano il set di cromosomi non omologhi o parzialmente omologhi che si ritrovano nel sesso eterogametico, per esempio X_1X_2Y , $X_1X_2X_3Y$, oppure X_1X_20 (cui corrispondono i cariotipi omogametici del sesso opposto $X_1X_1X_2X_2$, $X_1X_1X_2X_2X_3X_3$ e $X_1X_1X_2X_2$, rispettivamente). La maggior parte di essi ha avuto origine da mutazioni cromosomiche (traslocazioni) che coinvolgono cromosomi sessuali e autosomi. Questi sistemi sono stati particolarmente studiati tra gli animali, dove possono essere classificati sulla base delle mutazioni che hanno dato loro origine (White 1973).

Cromosomi sessuali multipli derivati da sistemi XY o ZW attraverso *fusioni centriche* tra gli originari eterocromo-



Figura 6.7 Sistemi cromosomici di determinazione del sesso in fase aploide. L'alga bruna aplodiplonte *Ectocarpus*, con sporofito ermafrodita, eterosporia e gametofiti monoici, ha un sistema UV.



Figura 6.8 Sistemi cromosomici di determinazione del sesso con eterocromosomi multipli. Le echidne (qui *Tachyglossus aculeatus*) hanno un sistema con 5X e 4Y.

smi e autosomi sono frequenti negli ortotteri, ma sono conosciuti anche tra i coleotteri (Tabella 6.2), i crostacei, gli squamati e i mammiferi. Nei coleotteri del genere *Cicindela* alcune specie hanno un sistema X_1X_2Y , mentre altre sono $X_1X_2X_3Y$. Sempre tra i coleotteri spicca il caso del tenebrionide *Blaps polychresta*, con un sistema $X_1X_2X_3X_4X_5X_6X_7X_8X_9X_{10}X_{11}X_{12}Y_1Y_2Y_3Y_4Y_5Y_6$ (12 X, 6 Y e 9 coppie di autosomi!), sebbene in questo caso, come in altri casi con molti eterocromosomi, non si può escludere il contributo anche di altri tipi di mutazione cromosomica. L'isopode *Jaera marina*, con eterogametia femminile, ha un sistema ZW_1W_2 . Fra gli squamati, alcune lucertole del genere *Anolis* hanno maschi con eterocromosomi X_1X_2Y , mentre nel serpente *Bungarus caeruleus*, con eterogametia femminile, le femmine sono Z_1Z_2W (maschi $Z_1Z_1Z_2Z_2$). Esempi tra i mammiferi sono il ratto canguro *Potorous tridactylus*, il wallaby *Protemnodon bicolor*, i toporagni *Sorex araneus* e *S. gemellus*, il gerbillone *Gerbillus gerbillus* e vari pipistrelli della famiglia dei fillostomidi, tutti con un sistema XY_1Y_2 , mentre nel topo *Mus minutooides*, nel cervide *Muntiacus muntjak* e in diverse specie di mangusta del genere *Herpestes* il sistema è X_1X_2Y . I sistemi più complessi tra i mammiferi si ritrovano tuttavia tra i monotremi: $X_1X_2X_3X_4X_5Y_1Y_2Y_3Y_4Y_5$ per l'ornitorinco (*Ornithorhynchus anatinus*) e $X_1X_2X_3X_4X_5Y_1Y_2Y_3Y_4$ per le echidne (generi *Tachyglossus* e *Zaglossus*). È da notare che i cromosomi X e Y dei monotremi non sono omologhi agli eterocromosomi dei placentati, suggerendo che i cromosomi sessuali di questi ultimi si siano evoluti successivamente alla separazione delle linee evolutive dei due cladi, circa 165 milioni di anni fa (Ellegren 2008).

Tabella 6.2 Sistemi di determinazione del sesso con cromosomi sessuali multipli evolutisi da fusioni centriche in alcune specie di coleotteri tenebrionidi (da White 1973).

Specie	Cromosomi sessuali nel maschio	Numero coppie autosomi
<i>Blaps lusitanica</i>	X_1X_2Y	8
<i>Blaps lethifera</i>	X_1X_2Y	17
<i>Blaps waltli</i>	$X_1X_2X_3Y$	15
<i>Blaps mortisaga</i>	$X_1X_2X_3Y$	16
<i>Blaps mucronata</i>	$X_1X_2X_3Y$	16
<i>Blaps gigas</i>	$X_1X_2X_3X_4Y$	15
<i>Blaps polychresta</i>	$X_1X_2X_3X_4X_5X_6X_7X_8X_9X_{10}X_{11}X_{12}$ $Y_1Y_2Y_3Y_4Y_5Y_6$	9
<i>Canoblaps nitida</i>	X_1X_2Y	16

Cromosomi multipli derivanti da *traslocazione reciproca* tra il cromosoma X e un autosoma in un originario sistema XO sono molto frequenti negli insetti mantodei, all'interno dei quali si pensa che il sistema X_1X_2Y si sia evoluto in modo indipendente in diverse linee filetiche.

Una terza categoria è costituita dai sistemi di cromosomi sessuali multipli prodotti da *dissociazione (frammentazione)* dei cromosomi sessuali originari, per esempio da XY a X_1X_2Y o da XY a XY_1Y_2 . Sono noti per insetti eterotteri (Tabella 6.3), omotteri, dermatteri e coleotteri.

Indipendentemente dalle mutazioni cromosomiche che li hanno originati, e che non sono sempre note, sistemi multipli si trovano anche in altri gruppi oltre a quelli già citati, per esempio tra gli ostracodi (per esempio, X_1X_20 , $X_1X_2X_30$, e da $X_1X_2X_3Y$ a $X_1X_2X_3X_4X_5X_6Y$) e i nematodi (diversi sistemi tipo X_n0). La maggior parte dei ragni (85% dei casi studiati) ha cromosomi multipli, tipicamente X_1X_20 (probabilmente la

condizione primitiva), ma anche $X_1X_2X_30$. Nessuna specie di ragno presenta un cromosoma Y. Sistemi più complessi sono stati descritti per il copepode *Diaptomus castor* ($Z_1Z_2Z_3W_1W_2W_3$) e il chilopode *Otocryptos sexguttatus* ($X_1X_2X_3X_4Y_1Y_2Y_3Y_4Y_5$).

Sistemi con cromosomi multipli si trovano anche nelle piante: in alcune conifere del genere *Podocarpus* (X_1X_2Y), in una varietà di luppolo (*Humulus lupulus* var. *cordifolius*, $X_1X_2Y_1Y_2$), nell'acetosa (*Rumex acetosa*, XY_1Y_2) e nel vischio *Viscum fischeri* ($X_1X_2X_3X_4$ la femmina, $Y_1Y_2Y_3Y_4Y_5$ il maschio). Anche il sistema UV può evolvere in un sistema multiplo, come nell'epatica *Frullania dilatata*, dove il gametofito femminile ha cariotipo U_1U_2 mentre quello maschile è V (Ming *et al.* 2011).

Da ultimo, il pesce peciliide *Xiphophorus maculatus* ha un peculiare sistema cromosomico con tre cromosomi sessuali omomorfi, X, Y e W: i maschi sono XY o YY, le femmine XX, WX o WY. È stato ipotizzato che *X. maculatus* si trovi in una fase di transizione da un sistema XY a un sistema ZW (Janousek e Mrackova 2010).

Specie	Cromosomi sessuali nel maschio	Numero coppie autosomi
<i>Acholla multispinosa</i>	$X_1X_2X_3X_4X_5Y$	10
<i>Arilus cristatus</i>	$X_1X_2X_3Y$	11
<i>Harpactor fuscipes</i>	$X_1X_2X_3Y$	12
<i>Sinea confusa</i>	$X_1X_2X_3Y$	12
<i>Sinea rileyi</i>	$X_1X_2X_3X_4X_5Y$	12
<i>Coranus fuscipennis</i>	X_1X_2Y	12
<i>Sycanus collaris</i>	$X_1X_2X_3Y$	12
<i>Fitchia spinulosa</i>	X_1X_2Y	12
<i>Rocconata amulicornis</i>	X_1X_2Y	12
<i>Pselliopus cinctus</i>	$X_1X_2X_3Y$	12

Tabella 6.3 Sistemi di determinazione del sesso con cromosomi sessuali multipli evolutisi per dissociazione (frammentazione) in alcune specie di eterotteri reduviidi (da White 1973).

6.1.1.5 Sistemi cromosomici diversamente aberranti

La grande varietà dei sistemi cromosomici di determinazione del sesso male si adatta a rigide classificazioni e non stupisce quindi che, indipendentemente dalla classificazione adottata, rimanga comunque un insieme di casi che finiscono in una categoria eterogenea che raccoglie sistemi caratterizzati dal semplice fatto di non rispondere ai criteri classificatori altrimenti stabili. La classificazione adottata qui non fa eccezione. Oltre ai sistemi di determinazione del sesso già descritti ve ne sono altri, attualmente considerati rari, sparsamente distribuiti tra i maggiori gruppi tassonomici, che risultano particolarmente difficili da interpretare, in termini di genetica della trasmissione, oppure per i meccanismi citologici che li realizzano, o ancora rispetto ai processi evolutivi che possono averli prodotti. Vediamone alcuni.

Nella rana neozelandese *Liopelma hochstetteri* le femmine hanno cariotipo 0W e i maschi 00. Molte specie di arvicole del genere *Ellobius* hanno femmine XX e maschi XX, e in *E. lutescens* e nel ratto *Tokudaia osumensis* entrambi i sessi sono X0. In un piccolo roditore, l'arvicola *Microtus oregoni* le femmine sono X0 e i maschi sono XY. Nella linea germinale femminile di questo roditore, durante la gametogenesi, la condizione XX si ricostituisce negli oogoni per effetto di una mancata disgiunzione selettiva (che riguarda solo il cromosoma X) alla mitosi, con la produzione di oogoni



Figura 6.9 Sistemi cromosomici di determinazione del sesso non convenzionali. Nel dittero *Sciara* il cariotipo specifico del maschio o della femmina si stabilisce durante le prime fasi dello sviluppo embrionale attraverso la perdita di un numero differente di copie del cromosoma X presenti nello zigote. Le femmine mantengono due X, i maschi uno.



XX e 00, dei quali solo i primi sopravvivono dando uova X. La stessa mancata disgiunzione si ha nella linea germinale maschile, con produzione di cellule XXY e 0Y, delle quali solo quest'ultime differenziano in spermatogoni che daranno spermatozoi 0 e Y (Charlesworth e Dempsey 2001). Due specie di lemming, *Myopus schisticolor* e *Dicrostonyx torquatus*, hanno femmine XX e XY e maschi XY.

Nella maggior parte delle specie con determinazione cromosomica del sesso in fase diploide il sesso è stabilito al momento della fecondazione, ma in alcuni casi il cariotipo sesso-specifico di un individuo si costruisce attraverso specifici comportamenti dei cromosomi sessuali durante le prime fasi dello sviluppo embrionale. Per esempio, nel dittero *Sciara* (Figura 6.9) tutti gli zigoti hanno lo stesso genotipo, con tre cromosomi X e due serie omologhe di autosomi (3X-2A). La perdita di uno o due cromosomi X paterni determina se lo zigote si svilupperà in una femmina (2X-2A) o in un maschio (X-2A) (Sánchez 2008). Meccanismi simili sono noti nel caso di determinazione aploidiploide del sesso (Paragrafo 6.1.3).

6.1.1.6 Compensazione del dosaggio

I cromosomi Y dei sistemi XY, così come i cromosomi W dei sistemi ZW, nell'evolversi da un ancestrale autosoma possono essere andati incontro a notevole degenerazione, perdendo molti dei geni originari che invece si trovano ancora nel cromosoma sessuale partner (X o Z). In questo modo, nei sistemi di determinazione del sesso XY e ZW molti geni dei cromosomi X o Z si trovano in doppia copia del sesso omogametico, così come i geni degli autosomi, mentre si trovano in singola copia nel sesso eterogametico. Nei sistemi X0 e Z0, ovviamente, lo sbilanciamento genetico riguarda tutti i geni dei cromosomi sessuali. Poiché molti di questi geni, in alcuni casi la maggior parte, richiedono identici livelli di espressione nei due sessi, non essendo in alcun modo implicati nel differenziamento sessuale, al sistema di determinazione genetica del sesso è generalmente associato anche un **sistema di compensazione del dosaggio**, in grado di riequilibrare il livello di espressione di questi geni nei due sessi.

Vari sistemi si sono evoluti in modo indipendente in diversi organismi. Nei mammiferi euteri, nell'embrione femminile, allo stadio di qualche centinaio di cellule e in modo indipendente in ciascuna cellula, uno a caso dei due cromosomi X viene silenziato epigeneticamente, cioè reso inabile alla trascrizione e alla traduzione. Al microscopio, questi cromosomi fortemente e irreversibilmente condensati assumono un aspetto tipico e sono noti come *corpi di Barr*. Ciascuna linea cellulare discendente da queste cellule avrà uno solo X attivo (come nei maschi), così che le femmine sono a tutti gli effetti dei *mosaici genetici* (vedi il Capitolo 5) per i geni sul cromosoma X. Nei marsupiali, invece, in tutte le cellule viene inattivato il cromosoma X di origine paterna, grazie a una particolare marcatura epigenetica a livello della cromatina (Leeb e Wutz 2010). Un'ulteriore componente della compensazione nei mammiferi è data dalla sovraespressione dell'unico X attivo nei due sessi, pareggiando così il livello di espressione di X con quello della media degli autosomi che si trovano invece in doppia copia (Oliver 2007).

In *Drosophila* la compensazione del dosaggio è realizzata con una modalità opposta rispetto a quella dei mammiferi. Nei maschi si ha una aumentata trascrizione (ipertrascrizione) dei geni dell'unico cromosoma X, così da pareggiare il livello di espressione

che nella femmina è ottenuto da una doppia copia degli stessi geni. Il sistema è ancora diverso in *C. elegans*, dove la compensazione di dose si realizza attraverso una riduzione del livello di trascrizione in entrambi i cromosomi X dell'ermafrodita rispetto a quello del singolo cromosoma X del maschio.

Ma la compensazione del dosaggio non è evidentemente un imperativo tra le specie che possiedono un sistema di determinazione genetica del sesso. Una compensazione del dosaggio molto inefficiente è caratteristica degli uccelli e dei lepidotteri, dove moltissimi geni sul cromosoma Z sono espressi a livelli significativamente più alti nei maschi (ZZ) che nelle femmine (ZW). La scoperta recente che il gene *DMRT1* (omologo dei geni del differenziamento sessuale *doublesex* in *Drosophila* e *mab-3* in *Caenorhabditis*; vedi Scheda 6.2) sul cromosoma Z controlla la determinazione del sesso negli

SCHEDA 6.2

Geni Dmrt e sviluppo del sesso negli animali

Nonostante la grande disparità di forme che lo sviluppo dei caratteri sessuali assume tra gli animali, studi recenti stanno facendo emergere interessanti elementi comuni a livello del controllo genetico del differenziamento sessuale fra tutti i metazoi. Ne riportiamo qui i tratti salienti, basandoci principalmente su un recente lavoro di sintesi (Kopp 2012).

Un passo fondamentale nell'esplorazione dei network genetici di sviluppo coinvolti nella determinazione del sesso e nel differenziamento sessuale tra i metazoi è stato la scoperta di una famiglia di fattori di trascrizione, i **geni Dmrt** (*doublesex/mab-3 related*). Questi geni, sebbene presentino una notevole disparità a livello del loro dominio regolativo (attraverso il quale interagiscono con il complesso di trascrizione dei geni bersaglio), condividono invece un dominio di legame al DNA altamente conservato, denominato DM. A questa famiglia appartengono i geni *doublesex* (*dsx*) di *Drosophila*, *mab-3* di *Caenorhabditis* e *Dmrt1* e i suoi paraloghi dei vertebrati.

I geni Dmrt sono espressi in modo specifico durante lo sviluppo delle gonadi di quasi tutti i bilateri sino a ora studiati, malgrado le profonde differenze strutturali e funzionali tra questi organi nei diversi taxa. L'unica eccezione sembra essere il nematode *C. elegans*, per il quale, tuttavia, i geni Dmrt sono necessari al differenziamento sessuale di tessuti somatici extragonadici. Al di fuori dei bilateri, l'espressione di un gene Dmrt è stata osservata anche nella madrepora (antozoo) *Acropora millepora*, con un picco che coincide con la stagione della riproduzione sessuale. La funzione primaria dei geni Dmrt nelle gonadi è promuovere il differenziamento dei tratti specifici del maschio e allo stesso tempo di reprimere quelli specifici della femmina. Così, in sostanza, negli artropodi come nei vertebrati, in una gonade inizialmente indifferenziata i geni Dmrt promuovono lo sviluppo dei testicoli, mentre reprimono lo sviluppo degli ovari.

Il coinvolgimento dei geni Dmrt nello sviluppo delle gonadi di animali così diversi come vertebrati, artropodi e molluschi suggerisce che essi possano avere avuto un ruolo come geni selettori, tra ovari e testicoli, nello sviluppo delle gonadi del più recente antenato comune dei bilateri, se non addirittura in antenati ancora più antichi.

A partire da questo ruolo ancestrale, cambiamenti nella regolazione della trascrizione di geni Dmrt possono aver portato al loro diverso ruolo nel network di sviluppo della gonade, che differisce da taxon a taxon, nonché alla loro indipendente cooptazione nello sviluppo di altri organi e strutture sessualmente dimorfiche, in diverse linee evolutive.

Se il coinvolgimento di geni Dmrt nello sviluppo dei caratteri sessuali dei metazoi è un carattere molto conservato, indipendentemente dal sistema di determinazione del sesso (ambientale o genetica, con eterogametia maschile o femminile) e dal tipo di differenziamento sessuale (dominato dal comportamento autonomo delle cellule, o dagli effetti sistemici di ormoni circolanti), altrettanto non si può dire dei geni coinvolti nei sistemi di segnale al vertice della cascata di eventi regolativi degli stessi processi di sviluppo. Per esempio, il gene *testis-determining factor* (*Sry*), il fattore chiave nello sviluppo maschile, presente sul cromosoma Y dei mammiferi, non esiste al di fuori di questo gruppo; e il gene *Sex-lethal* (*Sxl*), fondamentale nella determinazione del sesso in *Drosophila* attraverso il dosaggio, non ha un ruolo nella determinazione del sesso al di fuori dei ditteri drosofilidi. Cambiamenti al vertice di una gerarchia di interazioni regolative tra geni della determinazione del sesso e del differenziamento sessuale possono avvenire con maggiore facilità rispetto a cambiamenti più a valle, a livello dei loro geni bersaglio. Mutazioni a carico di questi ultimi hanno una più alta probabilità di avere effetti deleteri, a causa degli effetti fenotipici multipli (pleiotropia) che caratterizzano i geni che si trovano relativamente più a valle. Per esempio, nel semplice caso in cui il sesso sia determinato primariamente da un singolo gene al vertice di una gerarchia, qualsiasi gene che prendesse il controllo dell'espressione di questo gene potrebbe facilmente assumere il ruolo di nuovo gene "primario" della determinazione del sesso. La variazione intraspecifica nel sistema di determinazione del sesso in *Musca domestica* trova spiegazione nell'ambito di queste dinamiche. Analisi filogenetiche mostrano che i geni al vertice delle gerarchie dei sistemi di regolazione dei caratteri sessuali sono stati cooptati nel loro ruolo relativamente di recente rispetto ai geni più valle (Marin e Baker 1998).

uccelli attraverso l'effetto della dose (Koopman 2009), può forse spiegare perché negli uccelli non si sia evoluto un sistema di compensazione del dosaggio globale (a livello dell'intero cromosoma), come avviene per il cromosoma X nei mammiferi, ma questo non spiega perché non si siano evoluti sistemi più selettivi di compensazione per gli altri geni localizzati sul cromosoma Z. A tale proposito, è stata recentemente avanzata l'ipotesi che, diversamente dai geni sul cromosoma X, molti dei geni sul cromosoma Z siano adattati al fenotipo del sesso omogametico, in questo caso quello maschile, cosicché la loro ridotta espressione nelle femmine è necessaria, anziché dannosa, per lo sviluppo (Naurin *et al.* 2010). In effetti, di là dalle apparenze, i sistemi XY e ZW non sono speculari sotto ogni aspetto. I cromosomi sessuali “spendono” una diversa frazione del loro tempo evolutivo nei genomi di maschi e femmine, in ragione della loro diversa segregazione nei due sessi. Per esempio, un cromosoma Z si troverà due volte su tre (67%) in un maschio (ZZ) e una su tre (33%) in una femmina (ZW). I cromosomi Y, Z, X e W passano quindi rispettivamente 100%, 67%, 33% e 0% del loro tempo evolutivo in un maschio e tempi percentuali complementari in una femmina. Considerato che di norma la selezione sessuale è più forte nei maschi che nelle femmine, si capisce come il cromosoma Z (che si trova in un maschio due volte su tre) tenderà più facilmente ad accumulare mutazioni sessualmente antagoniste, cioè vantaggiose per un sesso e svantaggiose per l'altro, rispetto al cromosoma X (che si trova in un maschio una volta su tre). Sempre a causa della maggiore competizione sessuale tra maschi, che tende a ridurre le dimensioni effettive della popolazione maschile, si avranno maggiori effetti di deriva genetica a carico del cromosoma Y, che quindi tenderà più facilmente a una veloce degradazione rispetto al cromosoma W (che si trova solo nelle femmine).

Nei sistemi cromosomici più complessi, come quelli con eterocromosomi multipli, il problema della compensazione del dosaggio (quando esiste) diviene ovviamente più complesso. A titolo di esempio citiamo solo il caso dell'ornitorinco, dove i geni dei cinque cromosomi X mostrano compensazione del dosaggio parziale e variabile, come per i geni del cromosoma Z negli uccelli (Deakin *et al.* 2008).

6.1.2 Sistemi genici di determinazione del sesso

Nei **sistemi genici di determinazione del sesso** (detti anche **sistemi allelici di determinazione del sesso**) non vi sono cromosomi sessuali, ma maschi e femmine presentano alleli distinti a specifici loci, il cui numero varia da specie a specie. Questa categoria di sistemi sfuma gradatamente in quella dei sistemi cromosomici di determinazione del sesso attraverso le fasi incipienti di evoluzione di cromosomi sessuali e i casi più estremi di omomorfismo tra cromosomi sessuali.



Figura 6.10 Sistemi genici (o allelici) di determinazione del sesso. Il peciliide *Xiphophorus helleri* non possiede cromosomi sessuali e il sesso viene stabilito dagli alleli presenti a diversi loci distribuiti su più cromosomi. Il maschio (sopra) porta una lunga pinna anale che funge da organo copulatore.

Lo studio di questi sistemi sta conoscendo in questi anni un notevole sviluppo, grazie all'applicazione delle moderne tecniche di analisi genomica, che permettono di identificare e caratterizzare le regioni del genoma coinvolte nella determinazione del sesso anche in assenza di cromosomi sessuali. Queste non sempre sono uniche o dominate da un singolo locus. Per esempio in un piccolo pesce d'acqua dolce, il peciliide gonocorico *Xiphophorus helleri* (Figura 6.10), che non possiede cromosomi sessuali, il sesso è determinato geneticamente da un insieme di fattori con effetto mascolinizante o femminilizzante, nessuno dei quali dominante e distribuiti su più cromosomi, il cui bilancio collettivo fa propendere per lo sviluppo di un sesso o dell'altro (*determinazione del sesso polifattoriale* o *poligenica*) (Penman e Piferrer 2008). Più

frequentemente, sistemi polifattoriali di determinazione del sesso, dove i diversi fattori possono anche manifestare reciproci effetti epistatici, sono associati ad altri sistemi di determinazione del sesso nello stesso individuo (cromosomici o ambientali) in quelli che vengono etichettati come *sistemi misti di determinazione del sesso* (Paragrafo 6.4). La determinazione polifattoriale del sesso è considerata uno stato transitorio, intrinsecamente instabile, nell'evoluzione della determinazione genetica e, sebbene rara, si ritiene sia il sistema primitivo di determinazione genetica del sesso nei pesci (Penman e Piferrer 2008).

6.1.3 Sistema aploidiploide

Negli imenotteri, nei tisanotteri e in alcuni rappresentanti di altri gruppi animali, ma in nessuna pianta, maschi aploidi si sviluppano da uova non fecondate prodotte da femmine diploidi attraverso una forma di partenogenesi detta **partenogenesi aploide** o **arrenotoca** (Paragrafo 3.6.2.2). Questa modalità riproduttiva è associata a un peculiare sistema di determinazione del sesso, il **sistema aploidiploide**, che fa assegnamento sulla ploidia del cariotipo: le femmine sono diploidi mentre i maschi sono aploidi. Il numero di maschi in una popolazione dipende quindi dal numero di uova non fecondate deposte.

Come ci si può attendere, i maschi producono spermatozoi aploidi attraverso un tipo di spermatogenesi che non coinvolge alcuna riduzione nel numero di cromosomi e che, sebbene possa procedere con dettagli citomeccanici diversi, si conclude di fatto con una mitosi (White 1973).

Sebbene il sistema aploidiploide di determinazione del sesso possa sembrare estremamente semplice, questa apparente semplicità nasconde in effetti una difficoltà a livello del meccanismo genetico che lo realizza. Come possono due copie di uno stesso genoma determinare lo sviluppo di un embrione in una femmina, mentre una copia dello stesso genoma determina lo sviluppo di un maschio, quando nessun gene presente in un sesso è assente nell'altro e quando i rapporti tra i geni della determinazione del sesso sono gli stessi sia in condizione diploide che aploide?

Purtroppo non si conosce quasi nulla delle basi genetiche della determinazione aploidiploide del sesso al di fuori degli imenotteri. Per spiegarne il meccanismo in questo gruppo, nella prima metà del secolo scorso, fu sviluppato un modello basato sulla scoperta di maschi diploidi in popolazioni altamente inincrociate del parassitoide *Habrobracon hebetor* (già noto come *Bracon hebetor*) (Whiting 1943). In questo modello di **determinazione complementare del sesso** (*complementary sex determination*, CSD), gli eterozigoti a un locus multiallelico di determinazione del sesso si sviluppano come femmine, mentre gli emizigoti (ed eventualmente gli omozigoti ottenuti da inincrocio) si sviluppano come maschi (Figura 6.11).

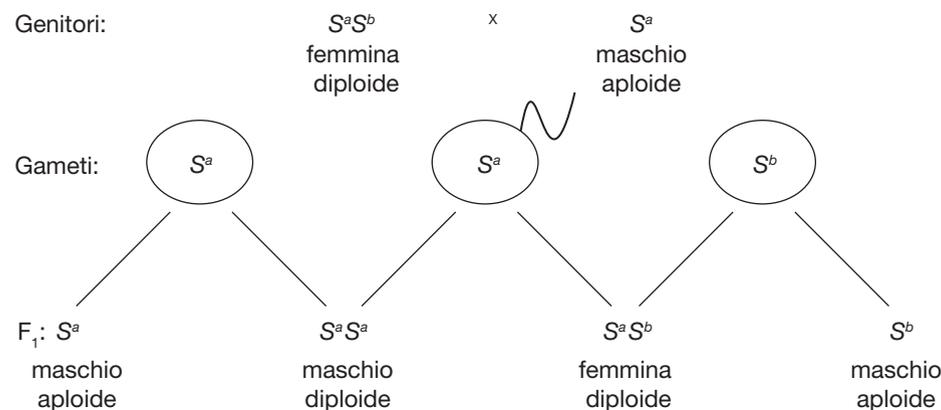


Figura 6.11 Meccanismo aploidiploide di determinazione del sesso nell'imenottero *Habrobracon*, secondo il modello di Whiting (1943). Ad un locus di determinazione complementare del sesso si trovano almeno nove alleli (S^a, S^b, S^c, \dots). Individui diploidi eterozigoti a questo locus (per esempio, $S^a S^c$ o $S^b S^d$) sono femmine, individui diploidi omozigoti per uno qualsiasi di questi alleli (per esempio, $S^a S^a$ o $S^c S^c$) sono maschi generalmente sterili, mentre individui aploidi per un qualsiasi allele (per esempio, S^a o S^d) sono invece maschi fertili. Nella figura è mostrato il caso di un incrocio $S^a S^b \times S^a$, che ha scarsa probabilità di verificarsi in popolazioni che non siano altamente inincrociate.

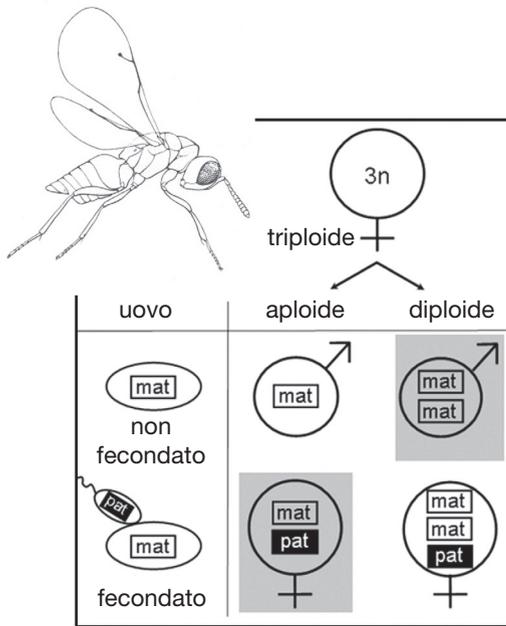


Figura 6.12 Esperimento di incrocio con una linea triploide dell’imenottero *Nasonia* che illustra il meccanismo di determinazione aploidiploide del sesso in questo insetto. Le femmine triploidi depongono uova aploidi e diploidi. Se queste non vengono fecondate, si sviluppano in maschi, aploidi e diploidi, rispettivamente. Se invece vengono fecondate, si sviluppano in femmine, diploidi e triploidi, rispettivamente. È evidente l’effetto paterno nella determinazione del sesso, giacché non si sviluppano femmine in assenza di un contributo genomico del padre, anche in condizioni di ploidia identiche (si confrontino i due casi in grigio). pat: serie di cromosomi paterni; mat: serie di cromosomi materni.

Da allora, questo meccanismo di determinazione del sesso è stato confermato per più di 60 specie di imenotteri (Asplen *et al.* 2009). In molti casi si tratta effettivamente di un singolo locus, come nel modello originale di Whiting, in altri di un sistema a più loci. Nell’ape *Apis mellifera*, il gene della determinazione complementare del sesso, chiamato, guarda caso, *csd* (*complementary sex determiner*), è stato clonato e sequenziato.

Tuttavia, il modello *CSD* non spiega la determinazione del sesso in quelle specie di imenotteri dove non si osservano maschi diploidi nemmeno dopo inincrocio prolungato, come nei cinipidi e nei calcididi. A partire dall’osservazione che nel calcidideo *Nasonia vitripennis* il sesso femminile è determinato dalla presenza di un genoma paterno, mentre quello maschile è determinato dalla sua assenza (Figura 6.12), in tempi relativamente recenti si sono raccolte numerose prove del fatto che in questo insetto uno o più loci subiscono un diverso imprinting genetico (una diversa modificazione epigenetica) nelle linee germinali maschile e femminile. L’imprinting deve essere reversibile, perché un allele paterno in una generazione diviene un allele materno nella generazione successiva. Tuttavia la natura dell’imprinting materno è ancora sconosciuta e non è noto quanto il meccanismo di determinazione epigenetica del sesso di *Nasonia* sia diffuso tra le altre specie con partenogenesi aploide (Beukeboom e van de Zande 2010).

Anche per i sistemi aploidi di determinazione del sesso sono noti casi in cui il cariotipo sesso-specifico di un individuo si costruisce attraverso trasformazioni dell’assetto cromosomico durante le prime fasi dello sviluppo embrionale. In molte specie di cocciniglie (omotteri coccidi) l’eliminazione o la eterocromatizzazione dell’intera serie di cromosomi paterni durante la segmentazione precoce dell’embrione lo trasforma in una blastula funzionalmente aploide che si svilupperà in un maschio; al contrario, se durante lo sviluppo viene mantenuta la condizione diploide, l’embrione si svilupperà in una femmina (Khosla *et al.* 2006). Questo sistema genetico, basato sulla perdita del genoma paterno (*paternal genome loss, PGL*), è noto anche come **pseudoarrenotocchia** ed è stato descritto anche per alcuni acari (Figura 6.13).

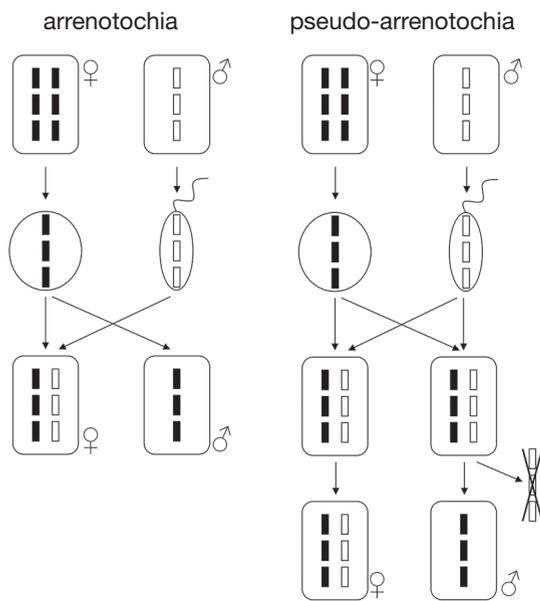


Figura 6.13 Confronto tra due sistemi aploidiploidi di determinazione del sesso. Nella arrenotocchia i maschi aploidi si sviluppano da uova non fecondate prodotte da femmine diploidi attraverso una forma di partenogenesi detta appunto partenogenesi arrenotoca. Nella pseudoarrenotocchia maschi e femmine si sviluppano entrambi da uova fecondate, ma l’eliminazione o l’invalidazione funzionale dell’intera serie di cromosomi paterni durante l’embriogenesi precoce darà origine a maschi aploidi, mentre il mantenimento della condizione diploide darà origine a femmine. I rettangoli scuri e chiari indicano le serie di cromosomi materni e paterni, rispettivamente.

Una sorta di compensazione del dosaggio, in questo caso non dovuto allo sbilanciamento dei cromosomi sessuali, bensì al ridotto contenuto in DNA dei nuclei dei maschi rispetto alle femmine in un sistema aploidiploide, si osserva nei tessuti muscolari dei maschi della maggior parte degli imenotteri. In questi insetti, il DNA nucleare dei muscoli va incontro a una duplicazione non seguita dalla divisione del nucleo (*endoreduplicazione*, o *politenizzazione*), che ristabilisce il contenuto di DNA per nucleo proprio della condizione diploide, probabilmente necessario al metabolismo in questi tessuti (Aron *et al.* 2005).

6.2 Determinazione ambientale del sesso

In molte specie, il sesso di un individuo non è stabilito dalla costituzione genetica della sua cellula fondatrice (per esempio lo zigote, o la spora), ma viene definito in una o più fasi del processo sviluppo. Il sesso che andrà a svilupparsi dipende da fattori esterni all'organismo, che caratterizzano il suo ambiente di vita, come la temperatura alla quale è soggetto nel corso dello sviluppo e i segnali provenienti da conspecifici con cui l'individuo entra in relazione. In tutti questi casi si parla di **determinazione ambientale del sesso** (più raramente di **determinazione metagamica del sesso**, in contrapposizione a quella **singamica** o genetica).

In molti casi, il sesso viene stabilito in modo irreversibile durante una fase, generalmente precoce, dello sviluppo, durante la quale l'organismo è sensibile allo specifico segnale ambientale in grado di selezionare l'opzione di sviluppo per un sesso o per l'altro. In altri, la determinazione ambientale del sesso è associata a forme di ermafroditismo successivo, così il sesso di un individuo può cambiare, anche più volte, nel corso della sua vita.

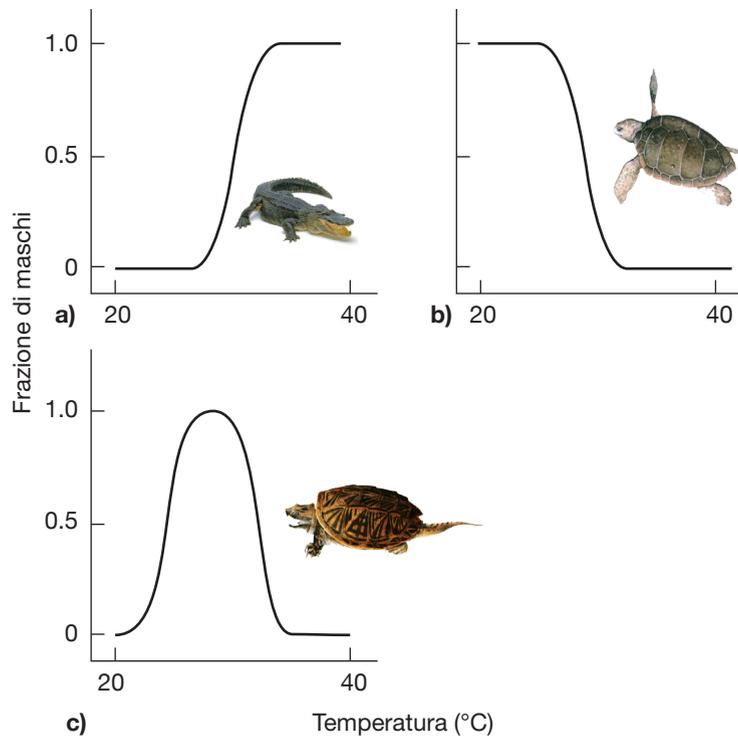
Nella biologia dello sviluppo, per lungo tempo gli effetti dell'ambiente sono stati molto sottovalutati (Gilbert e Epel 2015), attribuendo loro esclusivamente un ruolo *permissivo*: condizioni ambientali idonee consentono uno sviluppo normale, condizioni non idonee lo impediscono. Questo in parte è dovuto al fatto che, sotto questo aspetto, le specie modello, per quanto intensamente studiate, sono scarsamente rappresentative di gran parte della diversità biologica, proprio perché sono state scelte in virtù della loro proprietà di svilupparsi in laboratorio in modo altamente ripetibile (cioè, in un modo il più possibile indipendente da fattori esterni). Ma l'ambiente può avere invece un ruolo inequivocabilmente *istruttivo*, e in tempi recenti il suo ruolo nello sviluppo "normale" di diversi organismi sta trovando un crescente riconoscimento. La determinazione ambientale del sesso è un esempio di **plasticità fenotipica**, la corrispondenza di uno stesso genotipo a più fenotipi distinti in risposta al segnale costituito da uno più parametri ambientali (Fusco e Minelli 2010).

6.2.1 Determinazione del sesso dipendente dalla temperatura

La temperatura dell'ambiente è un fattore notoriamente in grado di dare luogo a fenomeni di plasticità fenotipica e tra i caratteri più notevoli che può influenzare vi è il sesso di un individuo, in un sistema noto come **determinazione del sesso dipendente dalla temperatura** (*temperature-dependent sex determination, TDS*).

Negli amnioti ovipari con *TDS* (tutti i coccodrilli e gli sfenodontidi, molti cheloni e squamati) il sesso è stabilito in modo irreversibile dalla temperatura di incubazione durante il secondo terzo dell'embriogenesi. Si possono individuare tre diverse tipologie di norma di reazione (Figura 6.14). In alcune lucertole e negli alligatori, uova incubate a basse temperature si sviluppano esclusivamente in femmine, mentre uova incubate ad alte temperature si sviluppano tutte in maschi.

Figura 6.14 Determinazione ambientale del sesso dipendente dalla temperatura. Rappresentazione schematica della relazione tra rapporto sessi e temperatura di incubazione nei rettili. a) A basse temperature si sviluppano femmine, ad alte maschi (esempio: *Alligator mississippiensis*). b) A basse temperature si sviluppano maschi, ad alte femmine (esempio: *Caretta caretta*). c) A basse e alte temperature si sviluppano femmine, mentre i maschi si sviluppano a temperature intermedie (esempio: *Chelydra serpentina*). In tutti tre i casi, si hanno rapporti sessi non estremi solo per stretti intervalli di temperatura.



In molte tartarughe è il contrario: si hanno solo maschi a basse temperature e solo femmine ad alte temperature. In altre tartarughe (per esempio, *Chelydra serpentina*) e nei coccodrilli, l'incubazione a temperature intermedie darà esclusivamente maschi, mentre alte e basse temperature daranno solo femmine. In tutti i casi vi sono solo stretti intervalli di temperatura entro cui si possono sviluppare individui di ambo i sessi, in diversa proporzione. Per esempio, nella tartaruga d'acqua dolce *Trachemys scripta* temperature di incubazione inferiori ai 28°C daranno solo maschi, temperature superiori ai 31°C daranno solo femmine e per temperature tra 28 e 31°C si svilupperanno femmine e maschi in proporzione rispettivamente diretta e inversa alla temperatura.

Il fatto che a temperature intermedie non si producano individui ermafroditi o inter-sesso, ma solo individui con sesso ben definito, sebbene in numero variabile, suggerisce che la temperatura agisca solo come selettore tra i programmi di sviluppo alternativi dei due sessi, in particolare inducendo una delle due opzioni di sviluppo dei tessuti delle gonadi. Un fattore chiave di questi eventi regolativi sembra essere l'enzima *aromatasi*, che è in grado di convertire il *testosterone* (ormone sessuale maschile) in *estrogeno* (ormone sessuale femminile; vedi Paragrafo 6.6). La modalità attraverso cui la concentrazione dell'aromatasi è soggetta alla temperatura può variare da specie a specie: in alcuni casi è l'espressione del gene che codifica la proteina aromatasi a essere sensibile alla temperatura, in altri è la proteina stessa (Gilbert 2010).

La determinazione del sesso dipendente dalla temperatura è stata descritta inoltre per più di 60 specie di pesci, distribuite in 8 famiglie. Anche nei pesci la norma di reazione del rapporto sessi in funzione della temperatura può assumere le tre forme descritte per gli amnioti, sebbene in genere con un andamento meno discontinuo e con una netta preponderanza del modello che vede i maschi svilupparsi a temperature più alte delle femmine. Anche nei pesci la TDS durante lo sviluppo precoce è generalmente una scelta irreversibile (Penman e Piferrer 2008).

Casi di determinazione del sesso dipendente dalla temperatura circoscritti a cladi più ristretti sono segnalati per diversi gruppi di metazoi, come la lampreda marina (agnato) *Petromyzon marinus* e numerose specie di zanzara (ditteri culicidi), tra i quali *Aedes stimulans* (Cook 2002).

6.2.2 Determinazione del sesso attraverso interazione con conspecifici

La semplice prossimità spaziale di un individuo rispetto ad altri membri della sua stessa specie, o il modo in cui esso si relaziona con i conspecifici può costituire un fattore in grado di determinarne il sesso, in modo reversibile o irreversibile, a seconda dei casi. In questi sistemi di **determinazione del sesso attraverso interazioni con conspecifici** (o **determinazione sociale del sesso**) il segnale che evoca la risposta di sviluppo, per un sesso o per l'altro, può essere di natura chimica (per esempio, feromoni) oppure basarsi su altri canali di comunicazione, come quello tattile o quello visivo. Un segnale chimico può direttamente evocare la risposta di sviluppo nell'individuo ricevente, mentre altri tipi di segnale generalmente sono recepiti attraverso il sistema sensoriale dell'organismo ricevente e opportunamente trasdotti in segnali chimici "interni", attraverso il sistema ormonale, o, per alcuni animali, attraverso il sistema neuroendocrino.

Il sesso dell'echiuro *Bonellia viridis*, un anellide marino, viene stabilito in modo definito durante lo sviluppo precoce, in dipendenza dal luogo dove la larva, che conduce vita planctonica, si insedia per iniziare la metamorfosi che precede la successiva, e definitiva, fase sedentaria. Le larve che si insediano in una zona di fondale lontano da altri individui della stessa specie si sviluppano in femmine. Se invece la larva si fissa alla "proboscide" (tecnicamente, il prostomio) di una femmina adulta, la larva inizierà a svilupparsi in un maschio per effetto di un feromone mascolinizante prodotto dalla femmina. Il maschio, che rimarrà di piccole dimensioni (1-3 mm) rispetto alla femmina (fino a un metro, compreso il prostomio) e che rispetto a quest'ultima presenta un'organizzazione corporea molto semplificata, dopo qualche giorno si introdurrà nel corpo della femmina, dove non avrà più vita autonoma, troverà nutrimento e dovrà solo provvedere alla fecondazione delle uova. Da un punto di vista funzionale, il maschio di *Bonellia* non è che un simbionte produttore di sperm (Figura 6.15a).

Nel gasteropode marino *Crepidula fornicata*, invece, il differenziamento sessuale non è necessariamente definitivo. Nel passaggio dalla fase planctonica a quella sedentaria, le larve tendono a insediarsi sul guscio di loro conspecifici già fissati, formando pile di più individui di diversa età (Paragrafo 3.3.2.2). I giovani appena metamorfosati sono maschi, ma questa fase è seguita da un periodo di labilità sessuale con degenerazione dell'apparato riproduttore maschile. In seguito l'individuo potrà divenire maschio o femmina a seconda della composizione della pila. Se si fissa ad una femmina diverrà maschio, mentre se si stacca dalla pila diverrà femmina. In presenza di numerosi maschi nella pila, alcuni di questi possono divenire femmina. In ogni caso, la condizione femminile non è reversibile (Figura 6.15b).

Anche molti pesci ermafroditi sequenziali, proterandri o proterogini, possono cambiare sesso sulla base delle interazioni sociali, che sono mediate dal sistema neuroendocrino. In un numero ristretto di specie, tra le quali il gobiide *Trimma okinawae*, le interazioni sociali possono indurre un individuo a cambiare sesso più volte, in modo sempre reversibile, nel corso della sua vita (*ermafroditismo successivo alternato*). L'innesco del processo di cambiamento di sesso è frequentemente associato all'attività di un ormone dello stress, come il cortisolo, ma più a valle, nel processo di differenziamento, si può trovare anche tra i pesci la mediazione dell'enzima aromatasi (Paragrafo 6.2.1). Cambiamenti nella composizione del gruppo sociale, percepiti

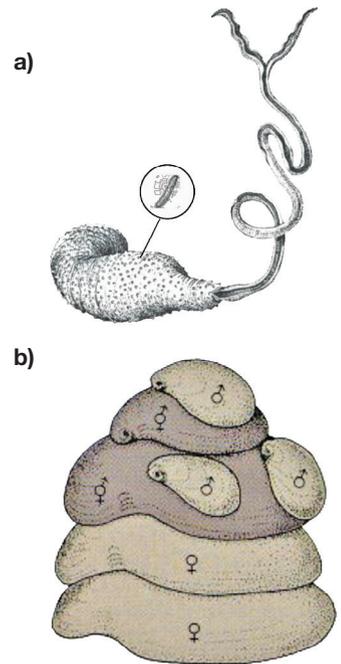


Figura 6.15 Determinazione ambientale del sesso attraverso interazione con conspecifici. a) Il sesso della larva dell'anellide echiuro *Bonellia viridis* è indeterminato. Se si fissa in un luogo lontano da conspecifici metamorfocherà in femmina, se invece si fissa sul corpo di una femmina matura metamorfocherà in maschio. La femmina può misurare anche più di un metro, il maschio, miniaturizzato e semplificato nell'anatomia, misura 1-3 mm. Esso vive da simbionte nel corpo della femmina, fecondandone le uova. b) Anche le larve del gasteropode marino *Crepidula fornicata* hanno sesso indeterminato. Le larve tendono a fissarsi sulle conchiglie di altri esemplari della stessa specie già metamorfosati, formando pile di diversi individui. I giovani appena metamorfosati sono maschi, ma in seguito potranno divenire maschi o femmine a seconda della composizione nella pila e della loro posizione all'interno di questa. I due individui in grigio scuro sono in una fase di transizione da maschio a femmina.

dal sistema nervoso attraverso gli organi di senso, possono modificare i livelli ormonali di un individuo nel volgere di poche ore o addirittura minuti. Le modificazioni fenotipiche che ne seguono interessano un grande complesso di caratteri, morfologici e comportamentali. Guardando alla scansione temporale del processo di trasformazione sessuale, generalmente i cambiamenti nel comportamento precedono i cambiamenti a livello delle gonadi.

Nella felce isosporea *Ceratopteris richardii* la generazione del gametofito è androdioica: una stessa spora può svilupparsi in un gametofito maschile (esclusivamente con anteridi), oppure in un gametofito ermafrodita (con anteridi e archegoni). I gametofiti ermafroditi si sviluppano da spore in assenza di specifici segnali da parte di gametofiti conspecifici. Questi però secernono un feromone (*anteridiogeno*) che induce lo sviluppo di gametofiti maschili dalle spore esposte alla sua azione. La condizione sessuale maschile del gametofito non è tuttavia definitiva, poiché una diminuzione della concentrazione del feromone nell'ambiente può trasformare un protallo maschile in un protallo ermafrodito (Juarez e Banks 1998).

6.2.3 Altri sistemi di determinazione ambientale del sesso

Più raramente, e limitatamente ad alcuni taxa, il sesso di un organismo viene stabilito sulla base di altri tipi di segnale ambientale, molto spesso in combinazione con altri fattori, anch'essi ambientali oppure genetici. Ne vediamo alcuni.

Fotoperiodo

Il sesso del crostaceo anfipode *Gammarus duebeni* è determinato dalla durata del fotoperiodo a cui l'animale è esposto in una fase precoce, sensibile, dello sviluppo. Gli individui che nascono per primi nell'anno si sviluppano in maschi. Questi, disponendo di una fase di crescita più prolungata rispetto alle femmine, si presenteranno alla successiva stagione riproduttiva con dimensioni mediamente maggiori rispetto a quest'ultime. In questa specie il successo riproduttivo dei maschi dipende dalle loro dimensioni corporee, così che questo carattere è sottoposto a forte selezione sessuale (McCabe e Dunn 1997).

Acidità dell'acqua

Nei pesci ciclidi sudamericani del genere *Apistogramma* (Figura 6.16) e in alcuni peciliidi, l'acidità dell'acqua, che varia con le precipitazioni atmosferiche, ha un effetto sulla determinazione del sesso: in acque acide (pH 5,0 – 6,2) si sviluppano principalmente maschi, in acque neutre o leggermente basiche (pH 7,0 – 7,8) si sviluppano principalmente femmine (Penman e Piferrer 2008).



Figura 6.16 Determinazione ambientale del sesso dipendente dall'acidità dell'acqua. Il ciclidi del genere *Apistogramma* (qui *A. agassizii*) tendono a svilupparsi principalmente come maschi in acque con pH inferiore a 6,2, più facilmente come femmine se il pH supera 7,0.

Nutrizione

Gli adulti dei nematodi mermitidi conducono vita libera, mentre gli stadi giovanili sono parassiti di insetti. Durante le fasi giovanili, la crescita di questi vermi dipende dalle risorse disponibili, cioè dai tessuti dell'ospite. Un'alta densità di individui entro uno stesso ospite e/o un ospite di ridotte dimensioni inducono lo sviluppo di maschi, una situazione opposta, lo sviluppo di femmine. In *Mermis subnigrescens*, che è parassita di cavallette, con un numero inferiore a cinque individui per ospite si ha un rapporto sessi fortemente sbilanciato verso una prevalenza di femmine, oltre i 15 individui il rapporto sessi è decisamente sbilanciato in direzione opposta e si hanno rapporti sessi intermedi per densità di 5-15 individui per ospite (Bull 1983).

Dimensioni corporee

Sebbene nella maggior parte delle piante dioiche il sesso sia determinato geneticamente, anche per qualche pianta sono descritti casi di determinazione ambientale e instabilità nel fenotipo sessuale. Per esempio, in molte specie di aracee del genere *Arisaema* il sesso dipende dalle dimensioni della pianta: piante piccole hanno solo fiori maschili, piante grandi solo fiori femminili, mentre piante di dimensioni intermedie possono avere sia fiori maschili sia fiori femminili. Si tratta quindi di determinazione del sesso nel contesto di una forma di ermafroditismo successivo, proterandro, per molte specie che cambiano sesso durante la crescita, o alternato, per quelle specie che possono cambiare sesso più volte nel corso della vita, tra una stagione vegetativa e un'altra. Più spesso, nelle piante il fenomeno del cambiamento di sesso assume la forma di una instabilità nella soppressione del gineceo nei fiori di piante maschili (*subandroicismo*), che sviluppano così fiori completi e divengono capaci di autofecondarsi (Janousek e Mrackova 2010).

Una forma di determinazione ambientale del sesso, relativamente precoce e potenzialmente definitiva, è stata descritta per lo spinacio (*Spinacia oleracea*, amarantacee; Figura 6.17). Piante che germinano da semi grandi hanno maggiori probabilità di svilupparsi come maschi, mentre quelle che germinano da semi piccoli si svilupperanno più frequentemente come femmine (Freeman *et al.* 1994), ma come e in che misura le influenze ambientali interagiscano con fattori genetici di determinazione del sesso non è ancora stato chiarito.

Parassiti

I proteobatteri α del genere *Wolbachia* sono parassiti endocellulari di numerosi artropodi, dove possono trasmettersi dalla madre alla prole attraverso il citoplasma delle cellule uovo. In questi ospiti il batterio ha evoluto una forma di *parassitismo riproduttivo* che gli consente di incrementare la sua diffusione, alterando il rapporto sessi dell'ospite nella direzione di una maggiore proporzione di femmine (vedi anche Paragrafo 3.6.2.8). Tra le diverse strategie adottate da *Wolbachia* vi è la femminizzazione dei maschi. In specie con eterocromosomi, questi individui avranno un fenotipo femminile a dispetto del loro cariotipo maschile. Nella farfalla *Eurema hecabe*, con un sistema ZW, vi sono *femmine teligene*, che producono un eccesso di femmine a causa dell'effetto femminizzante di *Wolbachia*. Più complicata è la situazione nel porcellino di terra *Armadillidium vulgare* (Figura 6.18), dove tra diverse popolazioni si osserva una grande disparità nel rapporto sessi della progenie di una singola femmina, potendo includere in diverse proporzioni femmine *monogene* (*teligene* o *arrenogene*) e femmine *anfogene* che generano maschi e femmine in egual proporzione. Qui gli effetti dell'infezione da *Wolbachia*, che costituisce un *fattore citoplasmatico di determinazione del sesso*, si sommano a quelli di un altro fattore citoplasmatico femminilizzante (f) con un diverso pattern di trasmissione. Questi effetti sono contrastati da un gene masculinizzante M, antagonista del fattore f, e da un complesso R di geni di resistenza alla trasmissione di *Wolbachia* (Verne *et al.* 2012).

Anche altri parassiti in grado di trasmettersi verticalmente tra le generazioni degli ospiti possono alterarne il rapporto sessi. Il batterio *Cardinium* è in grado di femminizzare i maschi dell'acaro *Brevipalpus phoenicis*. Il fungo microsporidio *Nosema granulosis* induce la femminizzazione di "maschi genetici" nel crostaceo anfipode *Gammarus duebeni* (Cordaux *et al.* 2011).



Figura 6.17 Determinazione ambientale del sesso dipendente dalle dimensioni corporee. Nella specie dioica *Spinacia oleracea* (amarantacee) sembra esservi un'influenza delle dimensioni dei semi sul sesso delle piante che da questi si svilupperanno. Gli individui che germinano da semi grandi hanno maggiori probabilità di svilupparsi come maschi, quelli che germinano da semi piccoli, come femmine. Nella foto un individuo maschile.



Figura 6.18 Determinazione ambientale del sesso dipendente da parassitismo. Nel comune porcellino di terra *Armadillidium vulgare* (crostacei isopodi), l'infezione del proteobatterio *Wolbachia* costituisce un fattore citoplasmatico di determinazione del sesso i cui effetti si combinano con quelli di fattori femminilizzanti e masculinizzanti di origine endogena. L'effetto a livello della popolazione femminile è quello di una grande disparità individuale nel rapporto sessi della progenie.

6.3 Determinazione materna del sesso

Nella **determinazione materna del sesso** il sesso del nascituro dipende dalla madre. Si tratta di una categoria per certi versi trasversale rispetto alle precedenti, perché qui fattori genetici e ambientali possono interagire in diverso modo e in diversa misura nello stabilire il sesso dell'individuo. La determinazione materna del sesso può assumere forme molto diverse. A un estremo si trovano forme di stretta determinazione genetica, dove però non è il genotipo dell'individuo a stabilire il sesso di quest'ultimo, bensì quello della madre. All'altro estremo vi sono casi in cui è il fenotipo della madre, o una sua particolare condizione fisiologica, a determinare il sesso del nascituro, così che essa, di fatto, viene a rappresentare per la prole lo specifico segnale ambientale che ne condiziona il sesso.



Figura 6.19 Determinazione materna del sesso di tipo genetico. In *Chrysomya albiceps* (ditteri calliforidi), il sesso di un individuo dipende dal genotipo a uno specifico locus diallelico.

Un esempio di determinazione materna del sesso di tipo genetico è offerto dai ditteri calliforidi *Chrysomya albiceps* (Figura 6.19) e *C. rufifacies*. In questi insetti vi sono due tipi di femmine: *femmine androgene*, che generano solo prole di sesso maschile, e *femmine ginogene*, che producono esclusivamente prole di sesso femminile. Le femmine ginogene sono eterozigoti (*Ff*) a un locus, *F*, che codifica un fattore materno che si accumula negli oociti durante l'oogenesi e che determina la condizione sessuale femminile negli zigoti che da questi avranno origine. Allo stesso locus, le femmine androgene e i maschi sono omozigoti recessivi (*ff*) e non producono il fattore materno (Sánchez 2008). Il sesso di un individuo è quindi stabilito alla singamia, ma non a quella che ha prodotto lo zigote da cui esso si è sviluppato, bensì a quella che ha prodotto lo zigote da cui si è sviluppata sua madre.

All'opposto, un esempio di determinazione materna del sesso di tipo ambientale è fornito dal dittero cecidomiide *Heteropeza pygmaea* (Figura 2.17). Il sesso della prole (X0 maschio, XX femmina) dipende dallo stato nutrizionale della madre: se è buono nasceranno femmine, altrimenti maschi (Cook 2002; vedi Paragrafo 2.8). In risposta alle condizioni di nutrimento, un fattore prodotto nel cervello della madre viene secreto nell'emolinfa e da qui arriva agli ovari. Nella gonade, questo fattore determina il decorso dell'oogenesi, che è una forma di partenogenesi ameiotica, con o senza la perdita di un cromosoma X, rispettivamente.

Anche nelle specie con cicli eterogonici (Paragrafo 2.3) si può avere determinazione materna del sesso, in occasione del passaggio dalla riproduzione partenogenetica a quella anfigonica. In *Daphnia* (crostacei cladoceri; Figura 6.20), in risposta a specifici segnali ambientali, come la riduzione del fotoperiodo o l'aumento della densità della popolazione, le femmine partenogenetiche passano dalla generazione esclusiva di femmine alla generazione di maschi e femmine, che nel caso di questi crostacei sono geneticamente identici tra loro e alla madre (Paragrafo 2.3). I segnali ambientali vengono recepiti dalle madri partenogenetiche e tradotti in segnali endocrini (ormone giovanile). Questi hanno un effetto sulla



Figura 6.20 Determinazione materna del sesso di tipo ambientale. Nel ciclo eterogonico della pulce d'acqua *Daphnia* (crostacei cladoceri), nel passaggio dalla riproduzione partenogenetica a quella anfigonica, il sesso della prole viene stabilito da segnali endocrini secreti dalla madre in risposta a specifici segnali ambientali.



maturazione degli oociti, da cui deriveranno uova che si svilupperanno senza essere state fecondate. Studi recenti hanno dimostrato che il segnale viene recepito dall'oocita immaturo, prima dell'inizio dell'embriogenesi (Ignace *et al.* 2011).

Nella maggior parte degli afidi con ciclo eterogonico, in autunno, in risposta a diversi segnali ambientali anticipatori della stagione avversa, alle generazioni di femmine partenogenetiche segue una generazione di femmine *sessupare*, le quali, sempre per partenogenesi, producono gli individui che si riprodurranno anfigonicamente (Paragrafo 2.3). Gli afidi hanno un sistema di determinazione del sesso X0, ma nella partenogenesi il genotipo sessuale viene stabilito sotto il controllo degli ormoni materni attraverso il comportamento dei cromosomi durante la maturazione degli oociti. Le uova che daranno maschi perdono un cromosoma X, quelle che daranno femmine lo conservano. Poiché i maschi producono solo spermatozoi funzionali che contengono il cromosoma X, dalla fecondazione nascono solo femmine (XX), le *fondatrici* delle generazioni di femmine partenogenetiche della stagione successiva.

Un caso un po' al limite di questa categoria è fornito da molte specie di imenotteri parassitoidi. La madre è in grado di controllare la fecondazione delle uova da parte degli spermatozoi che ha incamerato e quindi il sesso dei nascituri, anche se la causa più prossima del sesso di questi ultimi dipende dalla ploidia del genoma (Paragrafo 6.1.3). Uova fecondate (che si svilupperanno in femmine) sono deposte preferenzialmente in ospiti di grandi dimensioni, mentre uova non fecondate (che si svilupperanno in maschi) sono generalmente deposte entro ospiti più piccoli.

Alla categoria della determinazione materna del sesso appartiene anche la **determinazione progamica del sesso**, quando cioè il sesso dipende dalla condizione dell'uovo prima della sua fecondazione. Nel polichete *Dinophilus gyrocolliatus* sono prodotte uova più grandi, che daranno femmine, e uova più piccole, da cui si svilupperanno maschi. Lo sviluppo dei caratteri sessuali è regolato da geni la cui espressione è modulata dall'entità delle risorse trofiche presenti nell'uovo.

6.4 Sistemi misti di determinazione del sesso e determinazione casuale del sesso

Abbiamo sino a qui classificato i sistemi di determinazione del sesso in genetici e ambientali, siano questi operanti nell'individuo stesso o nella madre che lo ha generato. Questa schematizzazione non deve tuttavia oscurare il fatto che esistono molti **sistemi misti di determinazione del sesso**, dove fattori ereditari e ambientali si combinano in diversa misura, così che i sistemi strettamente genetici e quelli strettamente ambientali possono essere considerati gli estremi di uno spettro continuo di varianti sul tema della determinazione del sesso.

Nelle salamandre americane del genere *Pleurodeles*, con un sistema cromosomico ZW, da uova incubate a un intervallo di temperature tra 16 e 24°C si hanno individui con cariotipo e fenotipo sessuale concordanti e in un rapporto sessi bilanciato (1:1). Da uova incubate a temperature superiori, nella specie *P. poireti* si possono generare individui con cariotipo maschile e fenotipo femminile (*termoneofemmine ZZ*), mentre, al contrario, nella specie *P. waltl* (Figura 6.21), alle stesse temperature, compaiono individui con cariotipo femminile e fenotipo maschile (*termoneomaschi ZW*) (Dournon *et al.* 1990).



Figura 6.21 Sistemi misti di determinazione del sesso, cromosomico/ambientale. Nella salamandra *Pleurodeles waltl*, nell'intervallo di temperature 16-24 °C opera un sistema cromosomico di determinazione del sesso ZW, mentre a temperature superiori si sviluppano individui con cariotipo femminile (ZW) e fenotipo maschile.

Nel pesce ateriniforme *Menidia menidia* il sesso è determinato dall'interazione di diversi fattori genetici (determinazione poligenica) e dalla temperatura, ma l'importanza relativa di questi fattori varia con la latitudine: alle alte latitudini i fattori ambientali sono superati dai fattori genetici, mentre la temperatura dell'acqua è il fattore dominante nel determinare il sesso nelle popolazioni delle basse latitudini (Kraak e Pen 2002).

Nel rettile *Bassiana duperreyi* (scincidi) si integrano sistemi di determinazione del sesso di tipo genetico, ambientale e materno: a condizioni di temperatura normali il sesso di questo sauro è determinato dai cromosomi sessuali, tuttavia a basse temperature gli effetti dell'ambiente prevalgono su quelli del cariotipo e si sviluppano in prevalenza maschi, anche se con un assetto cromosomico XX, tipico delle femmine. Inoltre, a basse temperature saranno le uova più piccole e povere di tuorlo a dare maschi, mentre da quelle più ricche di tuorlo origineranno femmine (Radder *et al.* 2009).

Se i sistemi misti di determinazione del sesso mostrano l'esistenza di un continuum *bipolare* tra i sistemi di determinazione genetici e ambientali, secondo alcuni autori andrebbe riconosciuto anche un terzo polo, quello della **determinazione casuale del sesso**, che realizza un continuum *tripolare* tra i diversi sistemi di determinazione del sesso (Perrin 2016). Secondo recenti studi, lievi fluttuazioni casuali nei processi di sviluppo (*developmental noise*), un'importante ma spesso trascurata componente della variazione

fenotipica, sarebbero in grado di indirizzare lo sviluppo dei caratteri sessuali verso una o l'altra tra più condizioni alternative. Il ciliato *Tetrahymena thermophila* fornisce un esempio di determinazione del tipo coniugativo puramente casuale, ma anche sistemi di determinazione del sesso tradizionalmente considerati strettamente ambientali o poligenici possono mostrare elementi di stocasticità, come quelli del cladocero *Daphnia magna*, del copepode *Tigriopus californicus*, della spigola (*Dicentrarchus labrax*) e del pesce zebra (*Danio rerio*; Figura 6.22).



Figura 6.22 Sistemi misti di determinazione del sesso, genico/casuale. Il pesce zebra (*Danio rerio*) ha un sistema poligenico di determinazione del sesso che mostra elementi di stocasticità.

6.5 Cenni sul differenziamento sessuale

L'assunzione di un ruolo sessuale è un aspetto dello sviluppo di un organismo che, come preannunciato, non affronteremo in dettaglio in queste pagine e per il quale rimandiamo ai testi di biologia dello sviluppo (per esempio Gilbert 2010). Tuttavia qualche cenno sarà utile per completare la nostra trattazione.

Nei mammiferi, per esempio, si distingue tra *determinazione del sesso primaria e secondaria* (anche se, per l'uso che abbiamo fatto di questi termini nel capitolo, per quest'ultima dovremmo più propriamente parlare di differenziamento sessuale). La **determinazione primaria del sesso** è il differenziamento delle gonadi in ovari o in testicoli. Si tratta di un processo di sviluppo che procede a partire da un precursore embrionale della gonade detto *gonade bipotenziale* o *indifferenziata*. Come abbiamo visto, il cromosoma Y è un fattore cruciale per lo sviluppo dei testicoli, e in sua assenza la gonade si sviluppa in ovario, sebbene sia comunque necessario un secondo cromosoma X per la completa formazione della gonade femminile (Gilbert 2010).

La **determinazione secondaria del sesso** coinvolge invece tutti i caratteri fenotipici sessualmente dimorfici al di fuori delle gonadi. Questi possono essere *elementi dell'apparato riproduttore diversi dalle gonadi*, come i gonodotti, le eventuali ghiandole accessorie o i genitali esterni, oppure *caratteri sessuali secondari*, cioè al di fuori dell'apparato riproduttore, come colorazioni (dicromismo sessuale) o strutture anatomiche (dimorfismo sessuale in senso stretto) specifiche dell'uno o dell'altro sesso (Para-

grafo 3.3.1.2). Nei mammiferi, ma in generale anche negli altri cordati, questi caratteri extragonadici sono generalmente determinati da ormoni (tipicamente steroidei) e da fattori paracrini secreti dalle gonadi. In assenza di gonadi o dei loro prodotti si sviluppa il fenotipo femminile. Gli ovari producono *estrogeno*, un ormone necessario allo sviluppo dei dotti Mülleriani, degli ovidotti, del collo dell'utero e di parte della vagina, mentre i testicoli producono un fattore paracrino, detto *ormone antimülleriano (AMF)*, che impedisce la formazione di utero e ovidotti, e il *testosterone*, che mascolinizza il feto, inducendo la formazione del pene, dello scroto e dei dotti deferenti, mentre inibisce lo sviluppo delle ghiandole mammarie (Gilbert 2010).

Tuttavia, anche nei mammiferi, ci sono caratteristiche secondarie che possono essere direttamente controllate da fattori prodotti dai geni dei cromosomi sessuali, piuttosto che dagli ormoni circolanti. Nel wallaby *Macropus eugenii* il marsupio e le ghiandole mammarie nella femmina e lo scroto nel maschio cominciano a formarsi prima delle rispettive gonadi, e quindi in anticipo sulla circolazione degli specifici ormoni sessuali. Negli ultimi anni si stanno accumulando sempre più dati che mostrano che anche in altri mammiferi vi sono caratteristiche sessuali sotto il controllo diretto di prodotti genici degli eterocromosomi, piuttosto che attraverso gli ormoni prodotti dalle gonadi. Per esempio, nel topo sono state documentate significative differenze nell'espressione genica tra i due sessi prima del differenziamento delle gonadi. Questi nuovi dati potrebbero portare a un ripensamento del modello classico per il differenziamento sessuale dei mammiferi (Arnold 2012).

In altri organismi il differenziamento sessuale dipende meno o per nulla dagli ormoni circolanti. In *Drosophila*, e negli insetti in genere, ciascuna cellula è determinata sessualmente dal suo genotipo, in modo sostanzialmente indipendente da segnali induttivi esterni provenienti dalle cellule vicine o dalle secrezioni delle gonadi. Sebbene vi possano essere strutture che rappresentano un'eccezione a questa regola (per esempio, nel caso di *Drosophila*, i genitali esterni), questo è comunque un principio generale dello sviluppo sessuale comune a molti organismi.

In conformità con questo tipo di differenziamento sessuale, l'identità sessuale di un individuo dipende dall'identità sessuale, indipendentemente determinata, di ciascuna delle sue cellule e nonostante tutti i tessuti del corpo siano esposti alla stessa miscela di ormoni, questi non hanno significativi effetti sullo sviluppo delle caratteristiche sessuali. Un differenziamento sessuale non regolato a livello sistemico rende possibile il fenomeno del **ginandromorfismo**. I *ginandromorfi* sono fenotipi anomali di una specie caratterizzati dal possedere sia parti anatomiche con caratteristiche maschili che parti con caratteristiche femminili. Essi si trovano in natura, o possono essere indotti sperimentalmente. Ne sono stati descritti numerosi casi, principalmente tra gli insetti (Figura 6.23), i chelicerati (ragni e acari), i crostacei decapodi e gli uccelli. A seconda del momento dello sviluppo in cui insorge l'anomalia, la divisione tra "tessuti maschili" e "tessuti femminili" può decorrere lungo la linea mediana del corpo, producendo un *ginandromorfo bilaterale*, o manifestarsi con una disposizione a mosaico in tutto il corpo. L'anomalia può prodursi a causa di mutazioni cromosomiche (aneuploidia) che interessano i cromosomi sessuali, oppure a causa di irregolarità alla singamia. Per esempio, tra le mitosi che caratterizzano la segmentazione dell'embrione durante l'embriogenesi precoce, può succedere che un disturbo durante la segregazione dei cromosomi in una cellula



Figura 6.23 Un esempio di ginandromorfismo bilaterale nella farfalla *Papilio glaucus*. La parte sinistra esprime un fenotipo maschile, quella destra un fenotipo femminile.

con genotipo XY produca due cellule aneuploidi con cariotipi X0 e XYY, che per molti insetti corrispondono ai cariotipi maschile e femminile, rispettivamente. La loro proliferazione darà origine a tessuti con cariotipi e fenotipi dei due sessi.

Nel caso degli uccelli, come abbiamo visto, il gene *DMRT1*, presente sul cromosoma Z, è fondamentale per la determinazione del fenotipo maschile attraverso il dosaggio. Ma *DMRT1* è espresso in modo significativo solo nelle gonadi e ha quindi scarse possibilità di determinare l'identità sessuale di altri organi e tessuti. Individui affetti per qualunque ragione da mosaicismo genetico (con una mescolanza di cellule ZZ e ZW), possono esibire simultaneamente caratteri fenotipici dei due sessi, per esempio nel colore del piumaggio, ma anche in altri caratteri, come i centri neurali coinvolti nel canto (Barske e Capel 2010).

Il fenomeno del ginandromorfismo non va confuso con quello dell'**intersessualità**, che si ha quando un individuo presenta un fenotipo intermedio fra maschile e femminile (Paragrafo 6.1.1). Individui intersesso sono abbastanza frequenti in alcuni gruppi di crostacei, soprattutto fra gli isopodi e gli anfipodi, dove sono spesso sterili oppure funzionano come femmine, tranne quelli dell'anfipode *Corophium volutator*, che possono invece riprodursi come maschi (McCurdy *et al.* 2008). Individui con appendici genitali (gonopodi) maschili e femminili sono la regola in alcuni gamberi d'acqua dolce (decapodi parastacidi) dell'Oceania e del Sudamerica. In *Parastacus defossus*, tutti gli individui sono intersessi, ma circa la metà di essi ha una gonade femminile, un'altra metà ha gonade maschile e solo l'1,5% ha una gonade bivalente (*ovotestis*) (Noro *et al.* 2007).

6.6 Tipi coniugativi

In molti eucarioti che non presentano sessi distinti, e si riproducono per esempio per isogamia, lo scambio genetico associato alla riproduzione sessuale non può comunque avvenire tra qualsiasi coppia di individui di una stessa popolazione. Vi sono infatti forme di compatibilità e incompatibilità sessuale tali per cui un individuo, sebbene non ascrivibile a uno specifico sesso, appartiene tuttavia a un determinato **tipo coniugativo** (*mating type*) che gli consente di avere scambi sessuali solo con individui appartenenti a tipi coniugativi diversi dal suo. A seconda della tradizione degli studi in ciascun gruppo, i tipi coniugativi sono indicati con numeri, lettere, loro combinazioni, oppure, se sono solo due, a volte semplicemente con i simboli + e -. Il numero di tipi coniugativi per una stessa specie può variare da due fino ad alcune migliaia. Tra i ciliati, per esempio, si riconoscono quasi sempre due soli tipi coniugativi nelle specie dei generi *Paramecium* e *Blepharisma*, ma 5-12 in *Euplotes* e un centinaio in *Stylonychia mytilus*. Il record pare comunque spettare al fungo basidiomicete *Schizophyllum commune*, con 28.000 tipi coniugativi.

Individui appartenenti a tipi coniugativi distinti presentano alleli diversi a un numero generalmente piccolo di specifici loci, detti **loci mating type**. Praticamente tutti gli eucarioti unicellulari, molti funghi e alghe, ma anche l'amebozoa *Dictyostelium discoideum*, hanno loci mating type che prevengono la singamia tra individui con lo stesso genotipo. Nelle alghe con isogameti e alternanza di generazione, come l'alga verde *Cladophora vagabunda*, il tipo coniugativo si stabilisce alla meiosi nella spora e viene mantenuto attraverso tutta la generazione aploide del gametofito, fino alla formazione dei gameti.

I funghi nei quali non si riconoscono mating type (una condizione più frequente negli ascomiceti) sono detti *omotallici*, mentre quelli in cui vi sono due o più mating type distinti sono detti *eterotallici*. Gli ascomiceti hanno solo due tipi coniugati-

vi, generalmente indicati con MAT1-1 e MAT1-2, ma le due sequenze alternative al locus mating type sono chiamate *idiomorfi*, piuttosto che alleli, perché le proteine codificate sono fortemente dissimili e si pensa non derivino da una stessa sequenza ancestrale. Nel lievito *Saccharomyces cerevisiae* i due tipi coniugativi, indicati con a e α , sono determinati da due idiomorfi allo stesso locus denominati *MATa* e *MAT α* . Nei basidiomiceti, invece, una stessa specie può esibire diverse migliaia di tipi coniugativi distinti. Nonostante le notevoli differenze nella biologia riproduttiva e nel numero di tipi coniugativi tra questi due gruppi di funghi, sembra ormai accertato che molte componenti del sistema di regolazione genetica associato sono condivise e altamente conservate (Casselton 2002).

In un processo analogo al cambiamento di sesso in risposta a un segnale ambientale, alcuni lieviti, tra i quali *Saccharomyces cerevisiae*, possono cambiare il loro tipo coniugativo. Il *mating-type switching* è un riarrangiamento programmato del DNA che avviene nelle cellule aploidi e converte un idiomorfo *MATa* in un idiomorfo *MAT α* , o viceversa. Durante la trasformazione, la sequenza al locus *MAT* viene rimossa e sostituita da una sequenza copiata dal locus *HMR* o dal locus *HML*, loci silenti che conservano sequenze a -specifiche e α -specifiche, rispettivamente, ma che non sono attivamente trascritti a causa di una marcatura della cromatina. Tra i lieviti, la capacità di cambiare tipo coniugativo si è evoluta almeno due volte in modo indipendente, una nella famiglia saccaromicetacee, che include *S. cerevisiae* e *Kluyveromyces lactis*, e una nella famiglia schizosaccaromicetacee, che include *Schizosaccharomyces pombe*. Il *mating type switching* è una strategia che consente a una cellula aploide isolata di avere una discendenza diploide. La cellula si divide asimmetricamente per mitosi (gemmazione) e la cellula più grande cambia tipo coniugativo per poi unirsi in singamia con la cellula più piccola, producendo uno zigote diploide che continuerà a dividersi per mitosi (Gordon *et al.* 2011).

La determinazione ambientale del tipo coniugativo è stata descritta per alcune alghe verdi come *Protosiphon* e *Hydrodictyon* (Fritsch 1935).

Studi recenti stanno mostrando in modo sempre più convincente che ciò che differenzia la determinazione del tipo coniugativo dalla determinazione del sesso in fondo non è altro che l'associazione o meno all'eterogametia. Non solo, come abbiamo visto (Paragrafo 6.1.2), il sesso di un individuo può dipendere dalla sua costituzione allelica a specifici loci, esattamente come un tipo coniugativo, ma le differenze tra tipi coniugativi possono a volte manifestarsi come stadi iniziali nell'evoluzione di eterocromosomi. In molti funghi e alghe, le regioni fiancheggianti il locus mating type non ricombinano e presentano sequenze specifiche associate a uno solo degli alleli (o idiomorfi) alternativi. Nell'alga verde unicellulare *Chlamydomonas reinhardtii* (Figura 6.24) vi sono regioni specializzate del genoma associate ai due tipi coniugativi, *mt-* e *mt+*, che includono inversioni, translocazioni, duplicazioni geniche e mutazioni. Queste differenze strutturali hanno come effetto la soppressione della ricombinazione, come tra gli eterocromosomi dei sistemi XY e ZW. Addirittura, nel basidiomicete *Microbotryum violaceum* (ustilaginali) i cromosomi dei loci mating type appaiono come eterocromosomi eteromorfi, con il cromosoma asso-

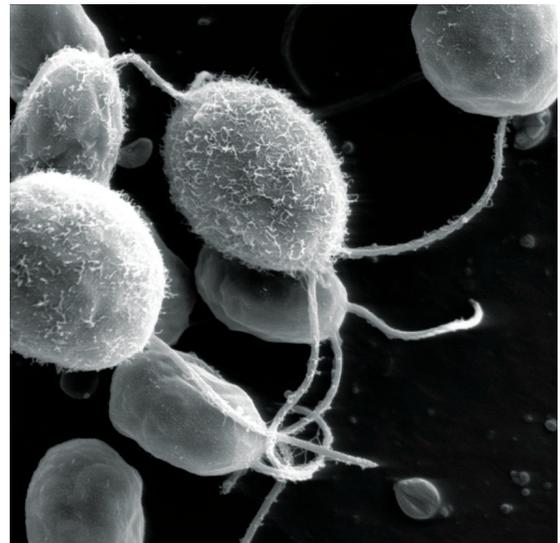


Figura 6.24 Determinazione del tipo coniugativo. Nell'alga verde unicellulare *Chlamydomonas reinhardtii* le regioni fiancheggianti il locus mating type presentano sequenze specifiche associate all'uno o all'altro dei due tipi coniugativi (*mt+*, o *mt-*). Queste differenze sono tali da rendere molto improbabile la ricombinazione in quella regione del genoma, così che funzionalmente i due alleli mating type alternativi si comportano come se si trovassero su cromosomi sessuali distinti.

ciato all'allele *a1* parzialmente degenerato e di dimensioni ridotte rispetto a quello che porta l'allele alternativo *a2*. Da ultimo, in *Chlamydomonas*, alla singamia i cloroplasti mostrano ereditarietà uniparentale, trasmettendosi solo attraverso il genitore mt+. Casi analoghi di ereditarietà uniparentale dei mitocondri sono stati descritti in diversi funghi tra cui *Neurospora tetrasperma* e *Aspergillus nidulans* (Fraser e Heitman 2004).

Nei ciliati, vi sono tre possibili forme di eredità del tipo coniugativo, tutte e tre note peraltro in specie diverse del genere *Paramecium* (Phadke e Zufall 2009):

- *eredità sinclinale*: tutti i discendenti di una coppia di exconiuganti avranno lo stesso mating type, come espressione della loro condivisione di uno stesso genoma a livello del micronucleo;
- *eredità citoplasmatica*: ciascun individuo esprimerà il mating type dell'exconiugante da cui deriva, così la progenie di una coppia esprimerà due mating type distinti, nonostante condividano un identico genoma a livello del micronucleo. Questo tipo di eredità è spiegato da influenze epigenetiche del macronucleo del genitore sul nuovo macronucleo;
- *eredità carionidale*: il mating type di ciascun discendente dipenderà dalla indipendente differenziazione del suo macronucleo, sotto l'influenza di fattori genetici, epigenetici e ambientali.

Forme di incompatibilità riproduttiva assimilabili a quelle di organismi che non presentano sessi distinti possono sovrapporsi anche alla divisione in sessi in organismi con eterogametia. Nel genoma di molte angiosperme vi è un *locus di autosterilità* multiallelico, anche con centinaia di alleli diversi, che obbliga alla fecondazione incrociata, perché il polline che porta un certo allele non può sviluppare un tubetto pollinico attraverso i tessuti del carpello di una pianta che porti lo stesso allele, e quindi anche della pianta che lo ha prodotto (Paragrafo 3.5.4).

7

La riproduzione, gruppo per gruppo

- 7.1 Protisti (eucarioti unicellulari)
- 7.2 Alge brune (feoficee)
- 7.3 Alge rosse (rodoficee)
- 7.4 Piante verdi (viridiplante)
- 7.5 Funghi
- 7.6 Metazoi

Le pagine di quest'ultimo capitolo trattano degli aspetti salienti della riproduzione in diversi raggruppamenti tassonomici, che per comodità di esposizione non sono tutti rigorosamente monofiletici, cosa della quale il lettore sarà avvisato caso per caso.

Non tratteremo in questo capitolo dei procarioti (eubatteri e archei), per i quali rimandiamo ai Paragrafi 3.1.1.1 e 5.2.1.

Per quanto riguarda gli eucarioti, nel corso dell'ultimo mezzo secolo i progressi sempre più rapidi della microscopia e del sequenziamento delle lunghe e informative molecole del DNA, dell'RNA e delle proteine, accompagnati dall'impiego di metodi rigorosi di analisi filogenetica, hanno completamente rivoluzionato la loro classificazione, in particolare in riferimento a gruppi tradizionalmente ascritti ai protozoi e alle alghe. Quest'ultimo termine è rimasto nell'uso solo come termine collettivo informale riferito agli organismi fotosintetici, quasi tutti acquatici, diversi dalle piante terrestri (o embriofite). Due grandi phyla di alghe macroscopiche (le rodoficee o alghe rosse e le feoficee o alghe brune) continuano a essere considerati gruppi naturali e a essi dedichiamo altrettanti paragrafi di questo capitolo. Un altro paragrafo verrà dedicato alle alghe verdi (che comprendono anche forme unicellulari, come *Chlamydomonas*), nonostante vengano oggi suddivise in due phyla, le clorofite e le streptofite, al secondo dei quali sono attribuite anche le piante terrestri, che tratteremo a parte. Del numeroso ed eterogeneo insieme di alghe unicellulari rimanente, tratteremo qui solo alcuni gruppi meglio noti o più significativi per quanto riguarda i fenomeni di riproduzione e sessualità; accanto a questi menzioneremo alcuni gruppi di eucarioti unicellulari autotrofi, un tempo classificati fra i protozoi.

7.1 Protisti (eucarioti unicellulari)

Tutti i gruppi di eucarioti unicellulari possono essere oggi indicati, collettivamente, come protisti.

L'abituale modalità di riproduzione dei protisti è la divisione binaria, ma la divisione multipla è diffusa, soprattutto fra i protisti parassiti. In questo caso, il nucleo si divide ripetutamente, dando origine anche a centinaia di nuclei.

La divisione binaria avviene secondo meccanismi che in molti casi divergono sensibilmente dalla tipica mitosi delle cellule dei metazoi o delle piante a fiore. Spesso, infatti, la membrana nucleare rimane intatta durante la separazione dei cromosomi, nel qual caso il fuso mitotico può essere interno alla membrana nucleare stessa, oppure esterno; a sua volta, il fuso può avere la conformazione consueta, oppure essere diviso in due semifusi diversamente orientati (Paragrafo 5.1.5).

Ci sono diversi tipi di divisione multipla, che spesso si succedono nelle diverse fasi del ciclo biologico di una specie, tra le quali gemmazione e schizogonia (Paragrafo 3.1.1.2).

In alcuni gruppi di protisti non sono stati mai riscontrati fenomeni di sessualità. Tuttavia, in queste specie ne sono stati trovati tracce residue o indizi indiretti. Ad esempio, un set più o meno completo di geni meiotici è stato ritrovato in *Entamoeba* spp. (amebozoi archeamebe) (Stanley *et al.* 2005), in *Giardia intestinalis* (metamonadi diplomonadini) (Ramesh *et al.* 2005) e in *Trichomonas vaginalis* (metamonadi tricomonadini) (Malik *et al.*, 2008), per i quali in precedenza si era sospettata una derivazione da linee evolutive che non avevano mai conosciuto la sessualità (per lo meno, nelle sue forme ordinarie); in *Toxoplasma gondii* (apicomplexi) meccanismi sessuali ancora da chiarire sono molto probabilmente responsabili della notevole variabilità genetica osservata (Ajzenberg *et al.* 2004).

La riproduzione sessuale è sconosciuta anche in molti gruppi di “alghe”, in prevalenza unicellulari, come le glaucofite, buona parte delle criptofite, le bolidoficee, le dictiocoficee, le pelagoficee, le pinguioficee, le eustigmatoficee, le picofagee, le sincromoficee, le aurearenoficee, le feotamnioficee, le xantoficee (eccettuate le vaucheriali, che sono oogame; Paragrafo 7.1.6), le schizocladioficee, le mesostigmatoficee, le clorochiboficee, le klesbormidioficee e probabilmente manca in singoli generi o specie di altri gruppi.

I cicli biologici di molti protisti sono semplici, prevedendo solo divisioni binarie; altri però sono molto complessi, per l’alternanza di fasi asessuali e sessuali, oppure di fasi attive e di fasi quiescenti. Particolarmente complessi sono i cicli di molti protisti parassiti, nei quali l’alternanza di fasi (che si traduce a volte in un clamoroso polimorfismo) e di modalità riproduttive si accompagna al passaggio da un ospite all’altro, o da una forma all’altra di rapporto con l’ospite.

In aggiunta ai gruppi ai quali dedichiamo maggiore attenzione nei paragrafi successivi, tutti appartenenti al gruppo dei cromalveolati (tranne ipermastigini, coanoflagellati e micetozoi), ricordiamo, sempre fra i cromalveolati, le crisoficee (appartenenti alle eteroconte), che si riproducono sia sessualmente (per divisione binaria o per liberazione di zoospore), sia sessualmente (per isogamia o anisogamia, con produzione di zigospore quiescenti) e vanno incontro a meiosi zigotica, per cui il ciclo è aplobiontico; le coccolitoficee (appartenenti alle aptofite), presso le quali si ha, di regola, alternanza fra una generazione diploide e una generazione aploide, entrambe unicellulari; e le rafidioficee (appartenenti alle eteroconte), diplobionti, che si riproducono sessualmente per divisione binaria e sessualmente per isogamia.

7.1.1 Foraminiferi

I foraminiferi si riproducono sia asessualmente sia sessualmente, spesso con un’alternanza di generazioni più o meno regolare fra una generazione aploide (*gamonte*) e una generazione diploide (*schizonte*), morfologicamente simili. Il gamonte produce gameti, di regola biflagellati; lo schizonte è multinucleato e subisce meiosi, producendo nuovi gamonti.

7.1.2 Apicomplexi (sporozoi)

Gli apicomplexi, o sporozoi, si riproducono per divisione multipla, con modalità diverse (merogonia, sporogonia e gametogonia) che si possono succedere tra loro all’interno di cicli di varia complessità.

Illustriamo brevemente il ciclo dei *Plasmodium*, gli apicomplexi responsabili della malaria di mammiferi e uccelli (Figura 7.1). Partiamo dallo *sporozoite* (lo stadio immesso nel circolo sanguigno del vertebrato con la saliva di una zanzara *Anopheles* infetta). Insediatisi nelle cellule del parenchima epatico, questo dà origine a uno *schizonte* che per schizogonia (qui detta *merogonia*) dà origine a migliaia di *merozoiti* che penetrano negli eritrociti dell’ospite e, dopo essere passati per lo stadio di *trofozoite*, diventano piccoli

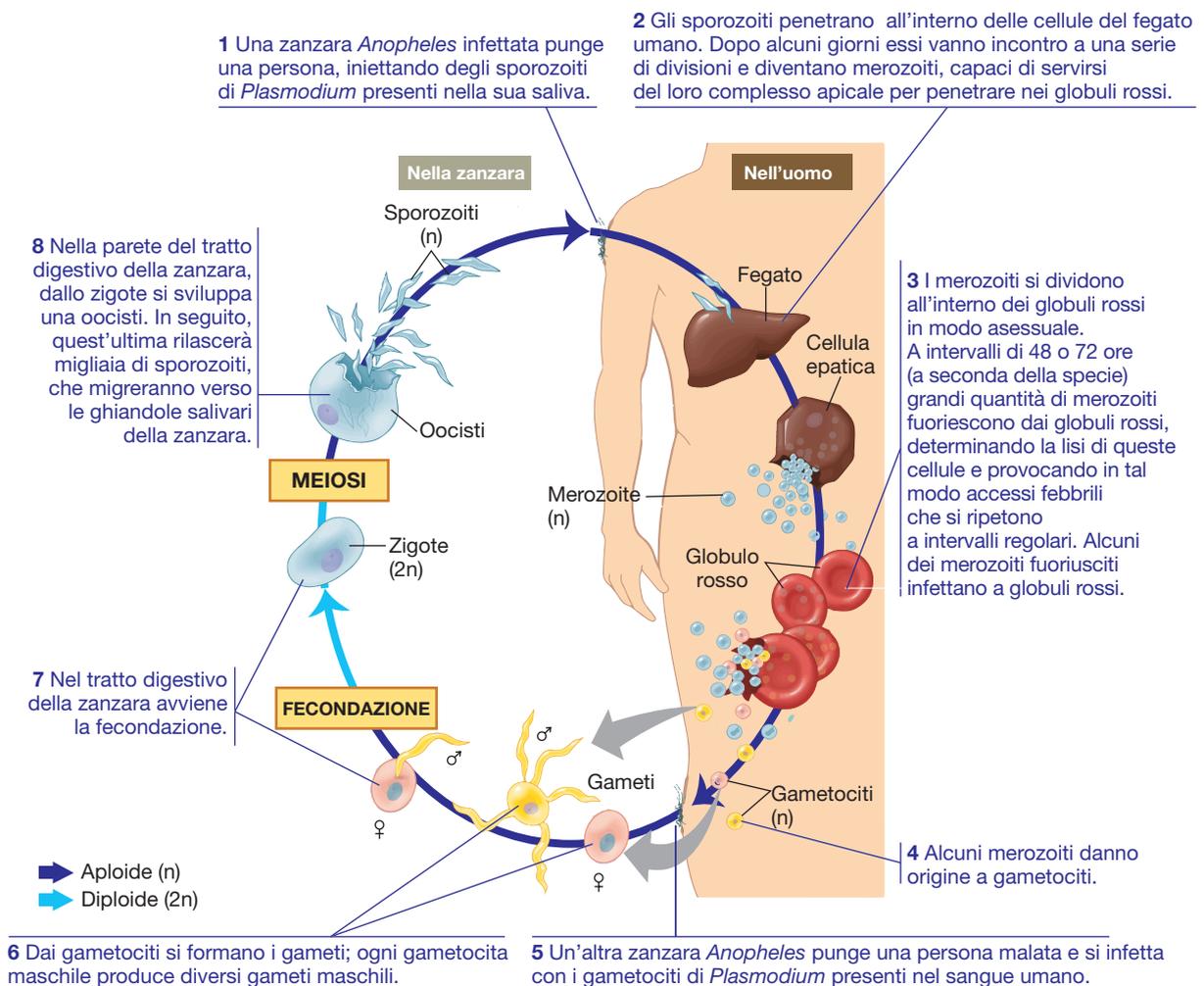


Figura 7.1 Ciclo vitale dell'apicomplexo *Plasmodium*.

schizonti che danno nuovamente origine a merozoiti. Con il proseguire dell'infestazione, però, alcuni trofozoiti si trasformano in *microgametociti* oppure in *macrogametociti*. Assunti dalla zanzara con un pasto di sangue, i macrogametociti non vanno incontro ad alcuna divisione, mentre i microgametociti danno origine, attraverso tre cicli mitotici (*gametogonia*), a otto microgametociti flagellati. Dall'unione di un microgametocita con un macrogametocita si forma uno zigote (*oocinete*, poi *oocisti*) che attraverso meiosi e fissione multipla (*sporogonia*) produce una nuova generazione di sporozoi.

Complesso è anche il ciclo delle gregarine, ospiti abituali del tubo digerente di animali del suolo (lombrichi, miriapodi, insetti) o del benthos marino (policheti, ascidie, crostacei). Caratteristico di questi sporozoi è lo stadio di *sizigia*, in cui due gamonti di aspetto identico, avvolti da un involucre (*gamontocisti*), vanno incontro, in maniera sincrona, a molti cicli mitotici dai quali si produce un grande numero di nuclei, attorno a ciascuno dei quali rimane un po' di citoplasma (*citomero*), fino alla separazione di altrettante cellule aploidi che hanno valore di gameti, alcuni flagellati e a volte più piccoli degli altri, gli altri privi di flagello. All'interno della gamontocisti si formano così numerosi zigoti che vanno incontro a meiosi e a una successiva mitosi, dando così origine a otto sporozoi, quattro dei quali si differenzieranno in gamonti maschili (che produrranno gameti maschili) e quattro in gamonti femminili (che produrranno gameti femminili).

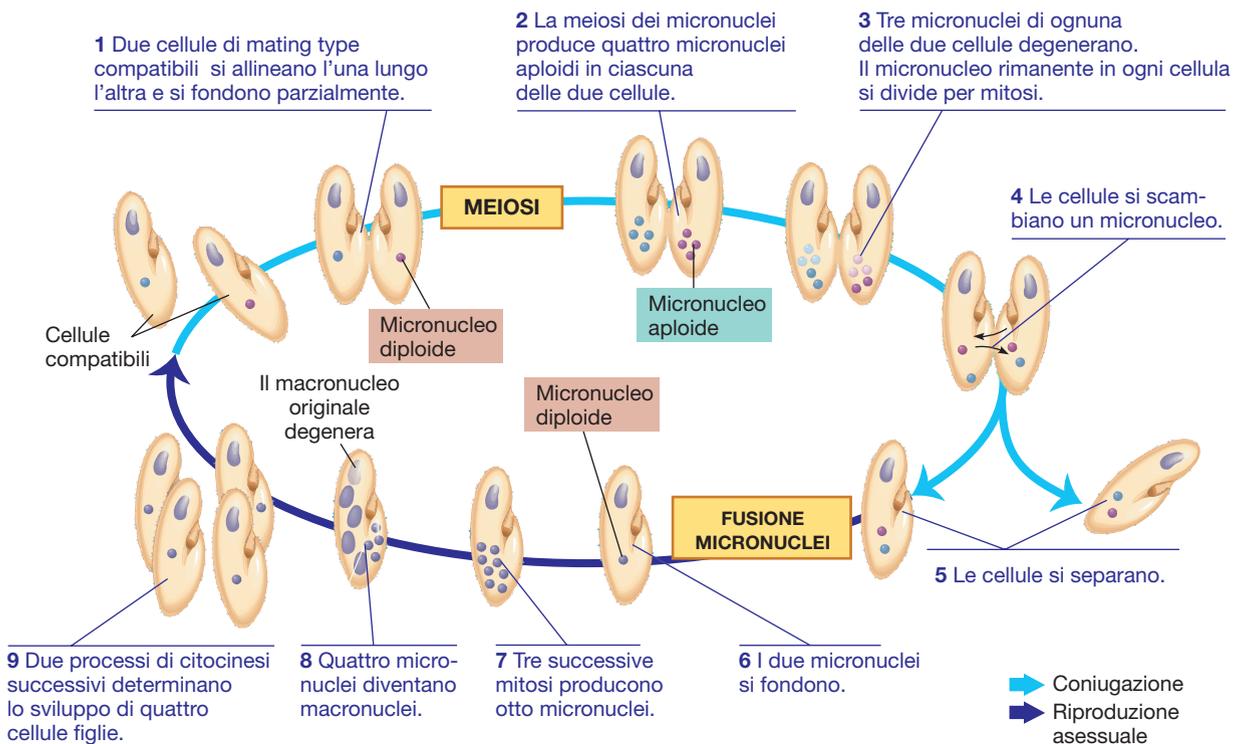
7.1.3 Dinoflagellati (dinoficee)

Nei dinoflagellati la riproduzione asessuale si alterna alla riproduzione sessuale. Le cellule vegetative, generalmente rivestite da una solida teca, rilasciano gameti nudi. Nella divisione mitotica, ciascuna delle due cellule figlie eredita in genere una parte delle piastre che formano la teca della cellula madre e forma ex novo quelle mancanti; in alcune specie, tuttavia, entrambe le cellule figlie formano una teca completamente nuova. Lo zigote che si forma dalla fusione di due gameti va incontro a meiosi, dei prodotti della quale sopravvive solo una cellula vegetativa aploide che si moltiplicherà per mitosi. In *Oxyrrhis* il fuso mitotico si forma all'interno della membrana nucleare, che persiste durante la divisione cellulare.

7.1.4 Ciliati

Nei ciliati, che appartengono al clade dei cromalveolati, la sessualità è disgiunta dalla riproduzione (Figura 7.2). In questi protisti, provvisti di un rivestimento di ciglia disposto secondo pattern diversi da specie a specie e spesso molto complessi, la sessualità non prevede la fusione di due cellule (gameti) a formare uno zigote, ma solo uno scambio di nuclei fra due partner (coniuganti), che conservano pressoché intatta la loro organizzazione corticale (le serie di ciglia e il complesso di fibre della sottostante infraciliatura) anche durante il tempo in cui sono uniti insieme da un ponte citoplasmatico, attraverso il quale avvengono gli scambi nucleari. I ciliati presentano, inoltre, dualismo nucleare, per la presenza – nella condizione più semplice, ad esempio in *Chilodonella uncinata* – di un micronucleo diploide e di un macronucleo contenente copie multiple di una parte almeno del materiale genetico presente nel micronucleo.

Figura 7.2 Ciclo vitale di un ciliato tipo *Paramecium*.



Il macronucleo contiene, in ogni caso, più copie di segmenti di DNA, più o meno lunghi, a partire dai quali avviene la trascrizione in mRNA dell'informazione genetica; lo si può quindi considerare un nucleo "metabolico" che non è coinvolto nei fenomeni sessuali.

La sessualità coinvolge dunque, nei ciliati, i micronuclei di due partner, detti *gamonti* o *coniuganti*, tra i quali avviene uno scambio di nuclei aploidi; questi sono, di regola, morfologicamente indistinguibili e conservano la loro indipendenza e identità citoplasmatica fino alla fine della coniugazione: a questo punto si distaccano, come *ex-coniuganti*, con corredi cromosomici rinnovati per entrambi, ma identici tra i due. Dettagli sugli aspetti citogenetici si trovano nei Paragrafi 5.1.2 e 5.2.5.

L'avvio di un evento di coniugazione è dato dalla formazione di una coppia di coniuganti appartenenti a mating type tra loro compatibili, che si uniscono tra loro mediante un ponte citoplasmatico; fanno seguito la meiosi del micronucleo e la disintegrazione del macronucleo di ciascun coniugante. Dalla meiosi sopravvive, in ciascun coniugante, un solo nucleo aploide, come nell'ovogenesi dei metazoi o nella megasporogenesi delle piante a fiore. Questo nucleo va incontro a mitosi, originando due nuclei, anch'essi aploidi, uno dei quali rimane all'interno del coniugante dal micronucleo del quale deriva, mentre l'altro migra, attraverso il ponte citoplasmatico, nell'altro coniugante. In ciascuno dei due partner vengono pertanto a trovarsi due micronuclei aploidi (uno residente e uno fornito dall'altro coniugante) che si uniscono tra loro (cariogamia) a formare un nuovo micronucleo diploide. I due coniuganti (ormai exconiuganti) si distaccano, mentre in ciascuno di essi si forma un nuovo macronucleo, a partire dalle sequenze geniche del rinnovato micronucleo.

Il numero di divisioni alle quali va incontro il micronucleo di un coniugante prima dello scambio nucleare con il partner può essere diverso da tre (i due passaggi della divisione meiotica, più la successiva divisione equazionale del nucleo aploide superstite). In *Euplotes*, per esempio, le divisioni sono quattro, per la presenza di una divisione equazionale prima della meiosi. Diversa è la condizione dei ciliati che già in condizione vegetativa contengono più micronuclei. Questi, in occasione della coniugazione, vanno tutti incontro a meiosi; da tale processo, tuttavia, sopravvivono complessivamente solo uno o due nuclei aploidi, che subiranno infine la consueta divisione equazionale che precede lo scambio nucleare. Anche per il macronucleo possono esserci destini diversi. In *Paramecium*, per esempio, alla fine della coniugazione si contano due o quattro macronuclei, che si ripartiranno fra altrettante cellule figlie nel corso di uno o due cicli mitotici, ristabilendo la presenza di un solo macronucleo per cellula.

In *Tracheloraphis phoenicopterus*, appartenente al gruppo con caratteri primitivi dei ciliati cariorelitti, sono presenti, in condizione vegetativa, sei micronuclei; molti dei prodotti della loro divisione meiotica preconiugativa vanno incontro a un'ulteriore divisione equazionale e il successivo scambio con il partner porta alla formazione di numerosi nuclei diploidi per ciascun coniugante, ma di questi ne sopravvive solo uno.

Vario (da uno a quattro) è anche il numero delle divisioni postconiugative che precedono la prima divisione binaria (riproduzione) di ciascun exconiugante. Queste divisioni sono due in *Euplotes*, da due a quattro in *Paramecium*. In *T. phoenicopterus* se ne contano quattro: dei 16 nuclei diploidi che ne derivano, quattro degenerano, sei danno origine ai macronuclei e gli altri sei ai micronuclei.

Più complessa è la situazione nei ciliati in cui si riconoscono due gamonti di grandezza differente, un *microgamonte* e un *macrogamonte*. Si tratta di forme sessili, come i peritrichi e i suttori, in cui il microgamonte rappresenta l'unica fase mobile nel ciclo biologico. In questi ciliati la coniugazione comporta la completa fusione dei due gamonti, un evento estremamente raro nelle forme in cui i gamonti sono identici. Non vi è, dunque, uno scambio reciproco di nuclei gametici, ma una condivisione, come nell'ordinaria formazione di uno zigote. Pertanto, ciascun gamonte contribuisce al pro-

cesso con un solo nucleo, che nel microgamonte è il risultato della sola meiosi, mentre nel macrogamonte è uno dei due nuclei aploidi che si formano con la consueta divisione equazionale postmeiotica. Formatosi quindi il nuovo nucleo diploide, questo subisce tre divisioni postconiugative, dando origine a otto nuclei diploidi, uno dei quali rappresenterà il micronucleo, mentre gli altri sette daranno origine ai macronuclei.

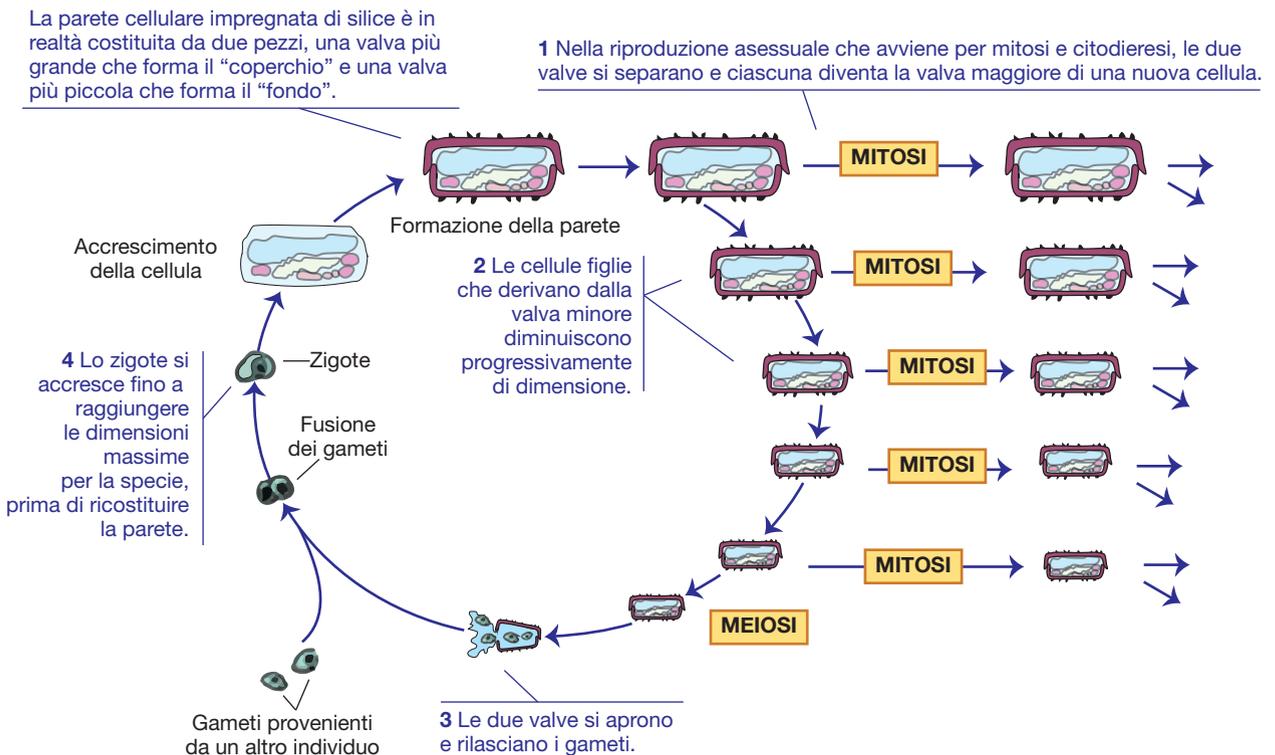
In alcuni ciliati, infine, si ha autogamia (detta anche *citogamia*), con la fusione dei due nuclei aploidi prodotti dalla divisione equazionale postmeiotica di un stesso individuo.

7.1.5 Diatomee

Le diatomee sono uno dei pochi gruppi di alghe unicellulari in cui la condizione diploide prevale nettamente su quella aploide (Figura 7.3). Con le alghe brune appartengono al clade delle eteroconte. Una serie ininterrotta di divisioni mitotiche può proseguire per mesi o per anni, ma questo comporta una progressiva riduzione delle dimensioni cellulari. Ogni diatomea, infatti, è provvista di un rivestimento formato da due valve silicee di dimensioni un po' diverse e ciascuna delle due cellule figlie eredita, alla divisione mitotica, una delle due valve, che però rappresenta per entrambe la valva maggiore, mentre la valva minore viene costruita ex novo. Il ritorno della popolazione alle dimensioni di partenza avviene attraverso un evento di riproduzione sessuale. Lo zigote matura in un individuo con due valve delle dimensioni massime per la specie, da cui potrà riprendere la riproduzione asessuale.

La riproduzione sessuale può essere oogama (più spesso), oppure anisogama o isogama. Le diatomee oogame producono piccoli gameti maschili (flagellati, tranne che nel genere *Rhabdonema*) e grandi cellule uovo. Gli spermatozoi sono il prodotto di una serie di mitosi non accompagnate dalla formazione di nuove valve, seguite dalla meiosi e dalla formazione del flagello, che manca però nelle diatomee pennate; in una di queste, *Pseudostaurosira trainorii*, sono stati descritti feromoni sessuali e il gamete maschile emette filamenti viscosi che possono catturare una cellula uovo (Sato *et al.* 2011).

Figura 7.3 Ciclo vitale di una diatomea tipo *Tabellaria*.



Della meiosi sopravvivono uno o due prodotti. Lo zigote ha il valore di *auxospora*: cresce, cioè, di dimensioni, spesso protetto da squame silicee; raggiunte le dimensioni massime, si trasforma in cellula vegetativa, con la produzione di due valve. Alcune diatomee (*Achnantes*, *Bellerochea*, *Biddulphia*, *Ditylum*, *Grammatophora* e *Rhabdonema*) possono tuttavia produrre auxospore, con il valore di stadio di resistenza, senza ricorrere alla riproduzione sessuale.

7.1.6 Xantoficee

Le xantoficee sono un gruppo di alghe del clade delle eteroconte, diffuso soprattutto nelle acque dolci, ma con qualche specie marina e qualche altra legata all'ambiente subaereo. Possono avere organizzazione molto diversa, da unicellulare, con cellule uninucleate o multinucleate, a pluricellulare filamentosa.

Accenneremo qui solo a *Vaucheria*, un'alga filamentosa costituita da lungo tubo con un unico grande vacuolo centrale circondato da uno strato sottile di citoplasma periferico popolato da migliaia di nuclei. Durante la riproduzione asessuale, il citoplasma a un'estremità del tubo viene isolato da una parete trasversale e coppie di flagelli si formano vicino a ogni nucleo; poi la vecchia parete si rompe e le cellule multiflagellate si allontanano nell'acqua. Perduti i flagelli, comincia la crescita a entrambe le estremità, che porta alla formazione di un nuovo tubo. Nella riproduzione sessuale, l'origine degli spermatozoi biflagellati è simile a quella delle zoospore flagellate attraverso le quali si ha la riproduzione asessuale, mentre la cellula uovo si forma come una piccola sporgenza multinucleata del tubo, che successivamente si isola da questo per la formazione di una parete trasversale, oltre la quale rimane un'unica grande cellula uninucleata. Dopo la fecondazione, lo zigote forma una parete spessa e si distacca dal tubo dal quale ha preso origine. Dopo un periodo di dormienza, lo zigote va incontro a meiosi e germina, formando un nuovo tubo pieno di nuclei aploidi.

7.1.7 Ipermastigini

Gli ipermastigini sono protisti del gruppo degli escavati, simbionti di blatte e termiti. Alcune specie sono isogametiche, altre anisogametiche. In quest'ultime, il macrogamete possiede un cono di fecondazione dove si attacca il microgamete. Non sempre la cariogamia avviene subito, a volte ritarda anche 5-6 giorni rispetto alla plasmogamia. In *Urinympa* la meiosi si compie attraverso una sola divisione, una peculiarità condivisa da protisti flagellati di altri gruppi, come *Oxymonas* e *Saccinobaculus* fra i metamonadidi e *Leptospironympha* fra i parabasali triconinfidi.

7.1.8 Coanoflagellati

Fra i diversi gruppi di protisti, molti dei quali sono imperfettamente conosciuti dal punto di vista dei fenomeni di riproduzione e sessualità, particolare attenzione meritano i coanoflagellati, che i recenti studi di filogenesi molecolare indicano come il sister taxon dei metazoi, nel più ampio raggruppamento delle opistoconte. I coanoflagellati si riproducono asessualmente, per mitosi, e della loro sessualità abbiamo solo indizi limitati. In una singola specie, *Salpingoeca rosetta*, è stata recentemente dimostrata l'alternanza fra la condizione aploide e la condizione diploide e si è osservata anisogamia, cioè la fusione di due tipi di gameti, entrambi flagellati, di dimensioni diverse (Levin e King 2013).

7.1.9 Micetozoi

Ai micetozoi appartengono molte forme di "muffe mucillaginose" (*slime molds*). Si tratta di organismi unicellulari ameboidi che presentano cicli vitali che alternano fasi solitarie e fasi aggregate. Si riproducono sessualmente e asessualmente. Tra i micetozoi troviamo i **dictiosteli** (o muffe mucillaginose cellulari; Figura 7.4) e i **mixogastridi** (o muffe mucillaginose plasmodiali; Figura 7.5). I loro cicli vitali sono descritti nel Paragrafo 2.6.

Figura 7.4 Ciclo vitale di un micetozoo tipo *Dictyostelium* (muffa mucillaginosa cellulare).

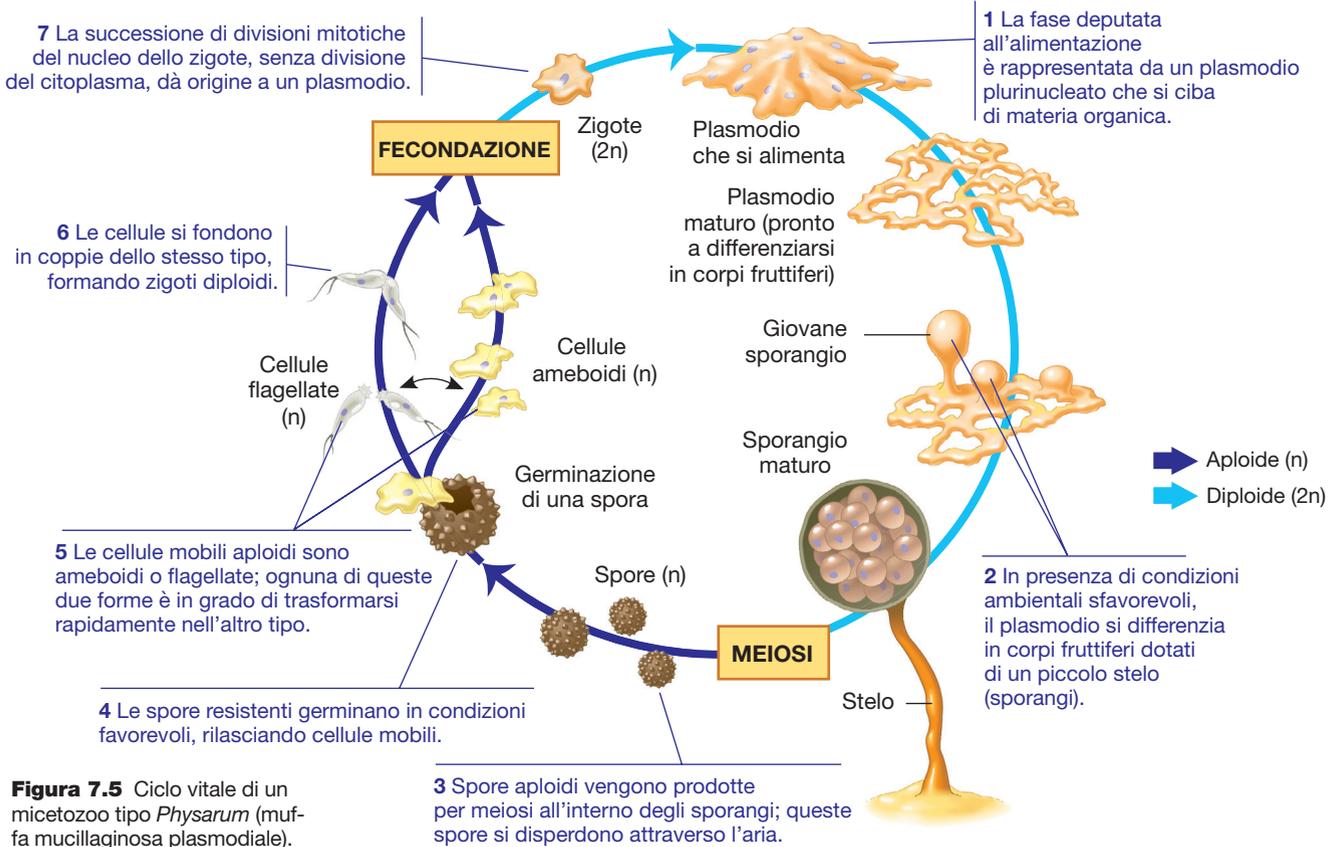
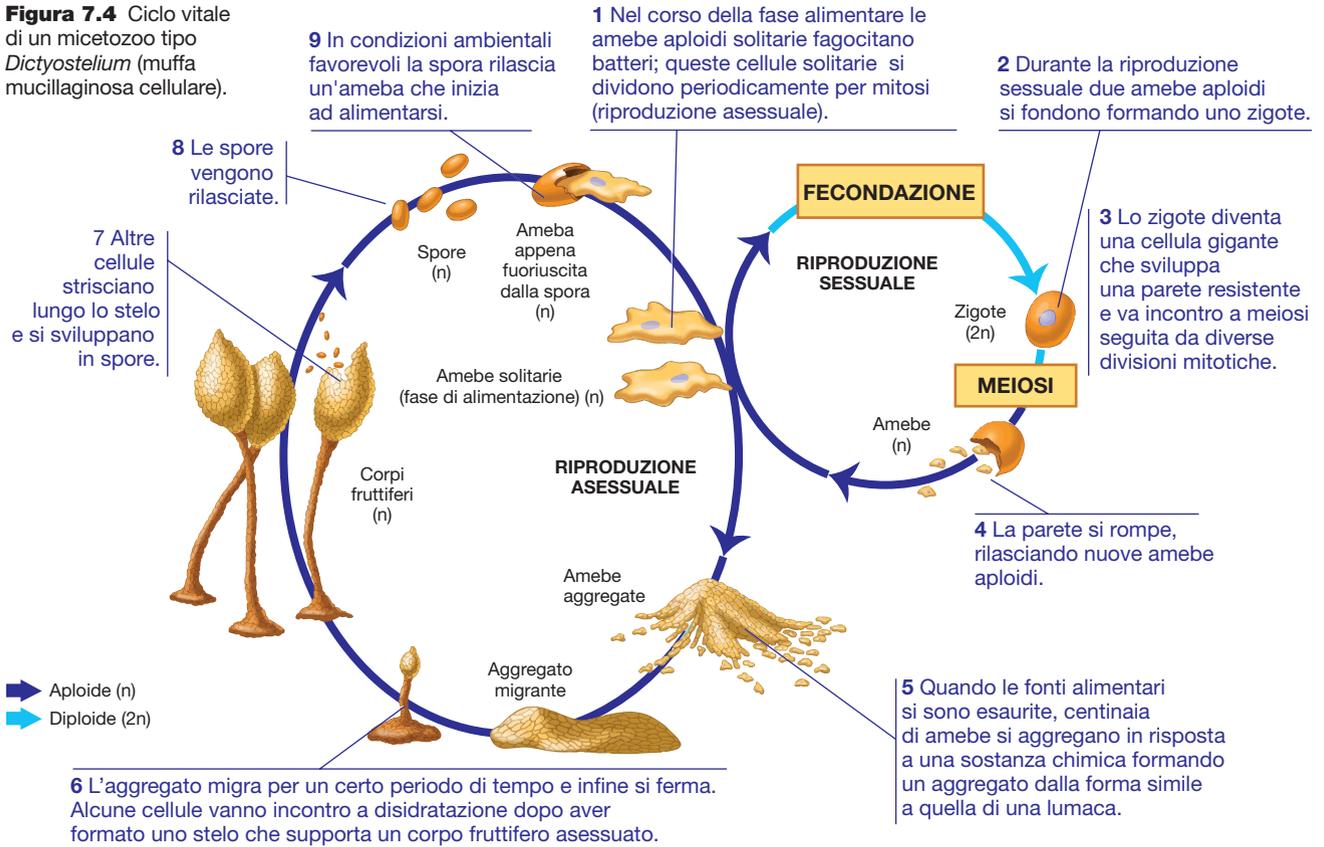


Figura 7.5 Ciclo vitale di un micetozoo tipo *Physarum* (muffa mucillaginosa plasmodiale).

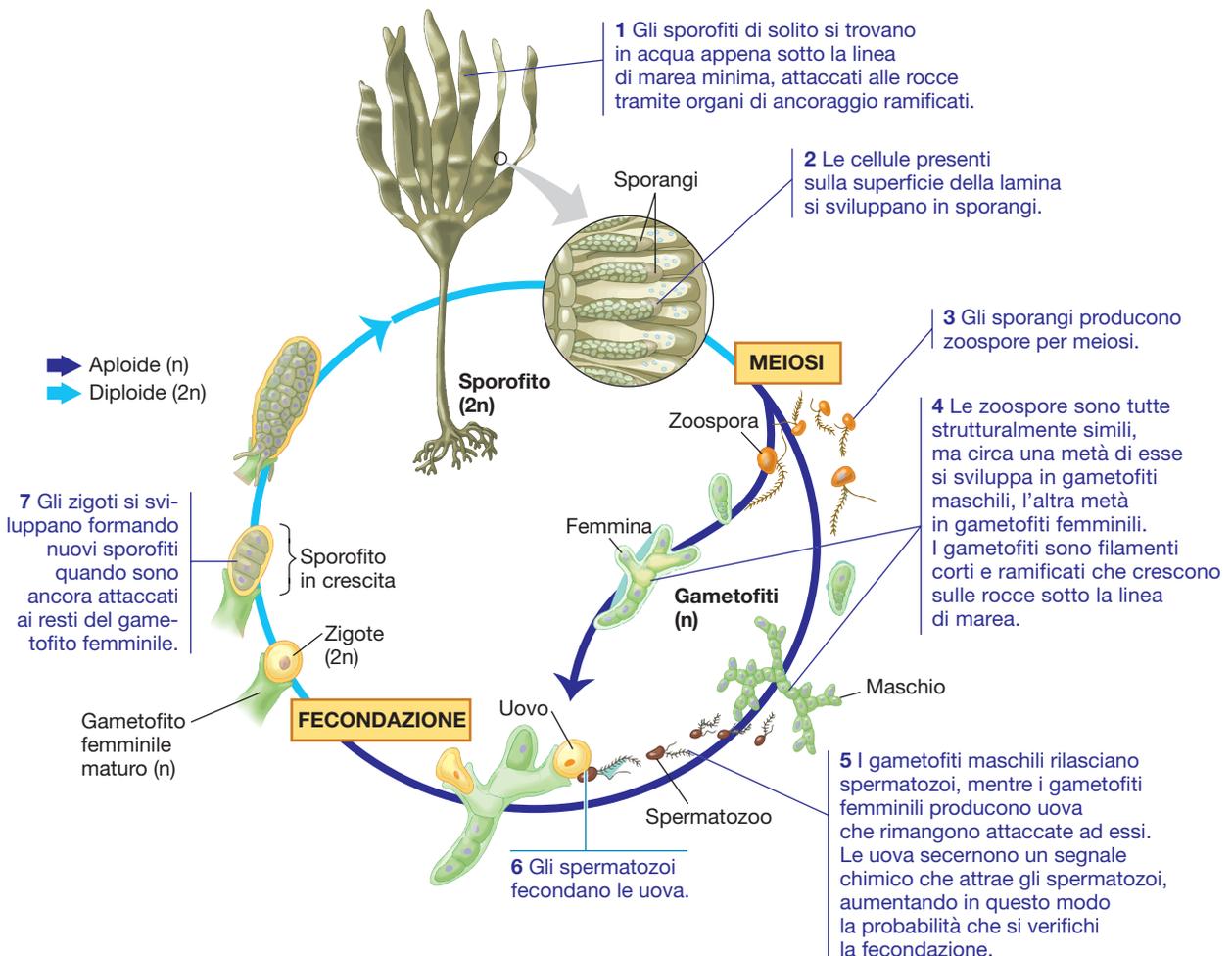
7.2 Alge brune (feoficee)

Le alghe brune, tutte pluricellulari, hanno tipicamente un ciclo biologico multigenerazionale, con alternanza fra un gametofito aploide e uno sporofito diploide (ciclo aplo-diplonte). Possono essere isogame, anisogame oppure oogame; in quest'ultimo caso, la fecondazione avviene nell'acqua, tranne che nelle forme oogame.

Assai diverso, nei diversi gruppi di alghe brune, è lo sviluppo relativo delle due generazioni. Nelle fucali, nelle ascoseirali e in *Syringoderma abyssicola* (siringodermatali) il gametofito è ridottissimo e rimane incluso nello sporofito. In casi estremi la generazione gametofitica può essere soppressa (ciclo diplonte; per esempio, *Fucus*). Minuscoli, ma liberi, sono anche i gametofiti – a sessi separati – delle laminariali, i cui sporofiti sono invece perenni e a volte di enormi dimensioni (Figura 7.6). Nelle scotosifonacee, al contrario, è lo sporofito a essere estremamente ridotto. Gametofito e sporofito sono invece simili tra loro nelle asterocladiali, nelle nemodermatali e nelle ectocarpali. La sessualità è andata apparentemente perduta nelle discosporangiali e in altre feoficee.

Negli sporofiti diploidi di *Ectocarpus* (ectocarpali) alcune cellule dei rami laterali si ingrossano e diventano sporangi unicellulari. Il nucleo si divide per meiosi, seguita da una serie di mitosi che portano alla formazione di 32 o 64 zoospore aploidi. Dopo una fase di dispersione, le zoospore si fissano sul substrato e si sviluppano in gametofiti aploidi che producono gametangi multicellulari. Vi sono due tipi di gameti: quelli femminili si fissano al substrato e secernono un feromone che attrae i gameti del tipo maschile, che sono mobili. Lo zigote si sviluppa in un nuovo sporofito.

Figura 7.6 Ciclo vitale di-
plonte di un'alga bruna tipo
Laminaria.



Nelle alghe rosse si conosce anche la riproduzione asessuale, attraverso spore capaci di svilupparsi in un tallo simile a quello dal quale si sono originate. Si riconoscono *monosporangi*, ciascuno dei quali produce una sola spora, e *parasporangi*, che ne producono più di uno ciascuno.

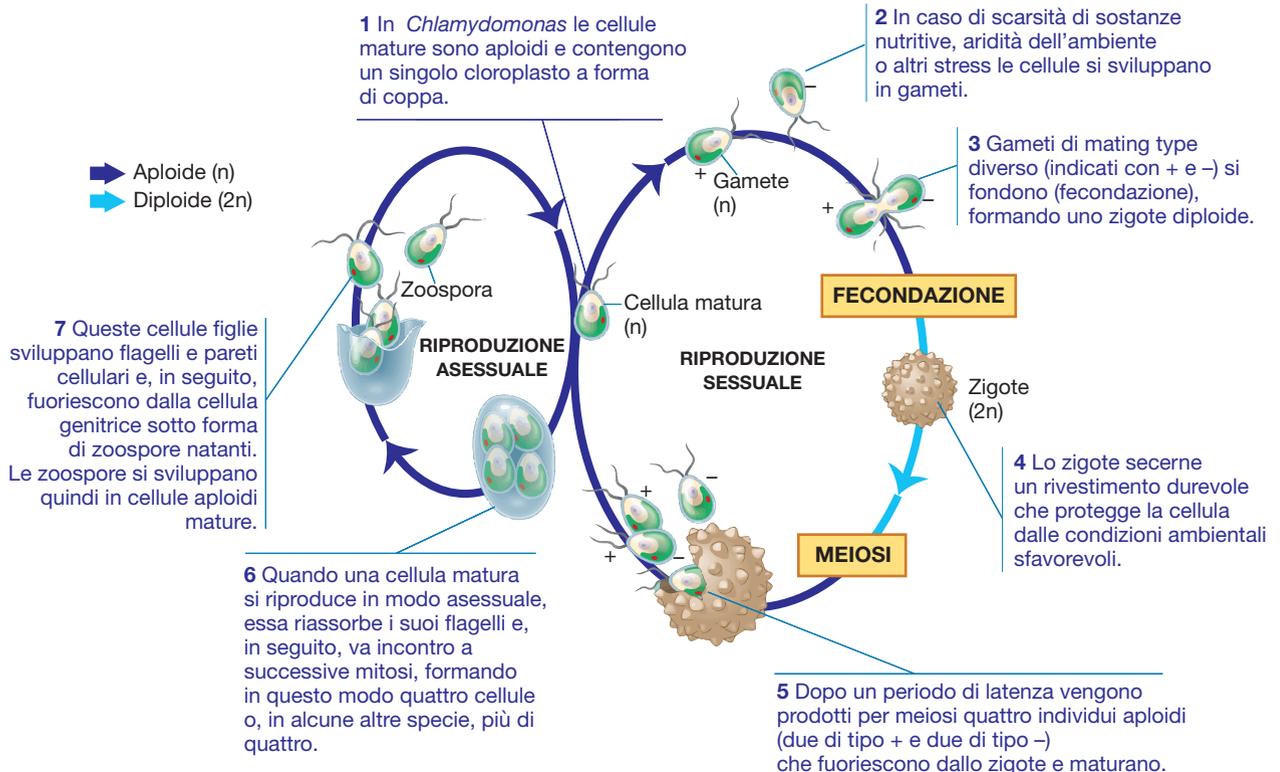
7.4 Piante verdi (viridiplante)

Le piante verdi costituiscono un clade che comprende il gruppo parafiletico delle alghe verdi e quello monofiletico delle embriofite (o piante terrestri). Divideremo questo paragrafo in cinque sottoparagrafi: alghe verdi, briofite, pteridofite, gimnosperme e angiosperme; tutti, tranne l'ultimo, corrispondono a raggruppamenti parafiletici, peraltro tradizionali.

7.4.1 Alghe verdi

All'interno delle alghe verdi – che oggi non sono più considerate un gruppo monofiletico, ma vengono ripartite in clorofite in senso stretto e streptofite (quest'ultime includenti però anche le piante terrestri) – si riscontra una straordinaria diversità di meccanismi riproduttivi e di cicli biologici, che solo in parte è associabile alla diversità di piano organizzativo. Questo va, peraltro, dall'unicellulare (per esempio, *Chlamydomonas*; Figura 7.8) al coloniale (per esempio, *Volvox*), al plasmodiale (per esempio, *Caulerpa*), al pluricellulare con aspetto filamentoso (semplice o ramificato; per esempio, *Spirogyra*, *Oedogonium*) o laminare (per esempio, *Ulva*), ecc. Importanti differenze nelle modalità riproduttive si osservano spesso anche tra forme filogeneticamente molto vicine. Ne daremo di seguito alcuni esempi.

Figura 7.8 Ciclo vitale aplanonte dell'alga verde unicellulare *Chlamydomonas reinhardtii*.



Nelle alghe verdi sono noti diversi tipi di riproduzione asessuale; fra questi, la semplice frammentazione di un filamento in due o più parti. Un meccanismo più specializzato è la produzione di spore flagellate (*zoospore*) – più spesso da parte di cellule vegetative non differenziate, in pochi casi invece da parte di strutture specializzate (*sporangî*) – in un numero che è di regola una potenza di 2. Alcune cloroficee, come *Trebouxia*, producono spore non flagellate (*aplanospore*). Vengono chiamate *auto-spore* le aplanospore di forma uguale a quella della cellula madre, prodotte all'interno di questa in numero pari a una potenza di due, come in molte alghe verdi unicellulari tradizionalmente ascritte al genere *Chlorella* (oggi riconosciuto come polifiletico). Alghe verdi flagellate organizzate in forma di colonie di cellule flagellate con un numero fisso di componenti (queste colonie strutturate prendono anche il nome di *cenobi*) generano colonie figlie che raggiungono il numero definitivo di cellule prima di separarsi dalla colonia madre, lasciando la quale le cellule che le formano aumenteranno di dimensioni ma non andranno incontro a mitosi. Le cellule responsabili della riproduzione asessuale della colonia (i *gonidi*) rappresentano in *Pleodorina* circa la metà delle cellule di un cenobio e si riducono a poche unità nei grandi cenobi di *Volvox*. All'interno dei cenobi compare dunque una distinzione fra germe e soma. In *Volvox*, la liberazione dei cenobi figli, per lacerazione del cenobio materno, è presto seguita dalla morte di quest'ultimo.

Anche la riproduzione sessuale delle cloroficee può avvenire secondo modalità differenti, soprattutto per quanto riguarda la natura dei gameti. In alcune specie, infatti, i gameti sono tutti morfologicamente uguali (isogameti); in altre, un gamete è più grande dell'altro, ma entrambi sono mobili (anisogameti), in altre ancora (quelle tradizionalmente ascritte ai generi *Pleodorina*, *Eudorina* e *Volvox*) si riconoscono invece un gamete più piccolo, flagellato, e uno molto più grande, senza flagello (oogameti). In alcune forme unicellulari, come *Dunaliella* e *Polytomella*, possono comportarsi da gameti cellule vegetative ordinarie, ma in tutti gli altri casi i gameti sono cellule specializzate. In *Phyllocardium* una serie di divisioni porta alla formazione di gameti più piccoli delle cellule ordinarie; *Dangeardinella* produce gameti di dimensioni diverse, ma la fusione può interessare sia gameti di tipo diverso che gameti uguali; nelle altre forme isogame, i minuscoli gameti si formano per divisioni binarie all'interno della parete della cellula genitrice, che ne produce spesso 16, ma anche 32 o 64. In *Chlamydomonas coccifera* il macrogamete si forma a partire da una cellula vegetativa ordinaria, senza l'intervento di una divisione nucleare; i microgameti si formano invece a gruppi di 16, come risultato di quattro divisioni interne di una cellula. Un individuo di *Chlorogonium oogamum*, unicellulare, produce un singolo uovo, nudo, oppure un grande numero di spermatozoi. Nelle forme oogame, però, i gameti si formano di norma in organi specializzati (*gametangi*).

I gameti delle cloroficee sono quasi sempre flagellati, ma nelle zignematali vengono invece formati gameti privi di flagello. In alcuni casi, la gametogenesi è indotta da fattori ambientali, mentre in altri casi è necessaria la presenza di due ceppi sessuali differenti e le cellule vegetative di uno dei due ceppi secernono una sostanza che induce il differenziamento in gameti di alcune cellule dell'altro ceppo. In alcune specie oogame è accertata la produzione, da parte dell'uovo, di un feromone sessuale capace di attrarre i gameti maschili.

Eudorina e *Pleodorina* sono generalmente dioiche. In *Pleodorina* i cenobi maschili sono più piccoli rispetto ai cenobi femminili. Tra i *Volvox* vi sono sia specie monoiche che specie dioiche. Le forme monoiche possono essere proterandre oppure proterogine.

La partenogenesi, nella forma di produzione di *partenospore* a partire da cellule uovo non fecondate, è stata osservata occasionalmente in *Volvox aureus* e in *Eudorina elegans*.

La riduzione meiotica avviene durante la germinazione della zigospore. Dei prodotti della meiosi ne possono sopravvivere quattro (es., *Chlamydomonas*, *Gonium*), oppure uno solo (*Pleodorina*, *Eudorina*, *Volvox*). In molti gruppi, la meiosi avviene immediatamente dopo la formazione dello zigote.

Nell'ambito delle alghe verdi i fenomeni di sessualità sono sconosciuti in diversi gruppi, come le pseudoscurfieldiali, le pedinoficee, le clorodendroficee, le chetopeltidali e molti gruppi di sferopleali.

Riportiamo infine qualche dettaglio sulle modalità riproduttive di alcuni gruppi.

Molte alghe verdi ascritte alle **clamidomonadali** sono unicellulari, come quelle tradizionalmente attribuite al genere *Chlamydomonas*, rivelatosi però fortemente polifiletico; altre sono coloniali/cenobitiche, come quelle tradizionalmente inquadrate nei generi *Gonium*, *Pleodorina*, *Eudorina* e *Volvox*. Essendo ancora problematica la nuova classificazione dell'intero gruppo, continuiamo qui a usare i nomi di genere e di specie tradizionali.

I *Chlamydomonas* sono tipici unicellulari aplobionti: dopo la fecondazione, lo zigote va subito in meiosi e di regola produce quattro spore aploidi flagellate (*zoomeiospore*), che si sviluppano in individui aploidi unicellulari; talvolta, però, le spore sono formate dai prodotti meiotici attraverso una divisione mitotica addizionale (*zoomitospore*). Per divisione mitotica, una cellula vegetativa può riprodursi sessualmente, ma può anche produrre due isogameti.

SCHEDA 7.1

Cicli di alghe verdi particolarmente complessi

Le alghe verdi filamentose dei generi *Oedogonium* e *Bulbochaete* (edogoniali) possono riprodursi asessualmente per frammentazione o per mezzo di zoospore multiflagellate, che dopo un periodo di vita libera si attaccano al substrato mediante rizoidi e cominciano a dividersi, iniziando la formazione di un nuovo filamento; oppure sessualmente, mediante gameti fortemente dimorfici: quelli maschili, in particolare, sono multiflagellati e simili alle zoospore, ma più piccoli. Il gamete femminile (*oogonio*) è grande e sferico. In questi generi, alcune specie sono monoiche, altre dioiche. In questo gruppo di alghe verdi si riconoscono due cicli sessuali diversi. Nel meccanismo *macrandro*, presente per esempio in *Oedogonium cardiacum*, gli anteridi sono serie di piccole cellule discoidali all'estremità apicale di una cellula parentale; in ciascun anteridio maturano due o quattro spermatozoi, che sono attratti da un feromone emesso dall'oogonio, che raggiungono e fecondano. Nelle specie *nannandre*, come *Bulbochaete hiloensis*, si ha il rilascio di un'*androspora*, di diametro intermedio fra quello di uno spermatozoo e quello di una zoospore, che si attacca a un filamento algale in prossimità della cellula madre dell'oogonio che l'ha attirata e vi germina, come fosse una zoospore, generando però un filamento maschile nano nelle cellule apicali dal quale si differenziano gli spermatozoi. Questi, appena rilasciati, possono fecondare l'oogonio adiacente. Androspore e filamenti maschili nani possono anche sdifferenziarsi, assumendo aspetto e funzioni vegetative. La meiosi è zigotica.

Il ciclo biologico di *Hydrodictyon* è probabilmente il più complesso e il più plastico, nell'ambito delle alghe verdi.

In condizione vegetativa, questa alga ha l'aspetto di un reticolo a maglie larghe, formato da un migliaio di cellule allungate che si incontrano a gruppi di tre a formare i nodi della rete. In una colonia matura, ciascuna cellula può arrivare alla lunghezza di un centimetro. All'interno di una singola cellula, una serie ripetuta di divisioni dà origine a cellule (dette anche *zooidi*) che possono comportarsi in tre modi differenti. Una prima possibilità è l'avvio di un ciclo asessuale: gli zooidi prodotti da una cellula perdono i flagelli, si uniscono tra loro a rete e vanno incontro a una serie di mitosi, mentre la parete della cellula parentale si gelifica. Alla fine si libera nell'acqua la nuova rete, le cui cellule subiranno un enorme incremento in dimensioni, ma non si divideranno più. In alternativa, gli zooidi vengono rilasciati, sotto forma di cellule flagellate per le quali sono aperti due destini diversi. Possono infatti comportarsi da isogameti, dando origine a una *zigospore* nella quale avviene la meiosi, seguita da alcune divisioni mitotiche che conducono alla formazione di 4-8 zoospore; in alternativa, lo zoide che non ha partecipato a un evento coniugativo si comporta da *azigospore*, dalla cui germinazione deriva una singola zoospore. L'ulteriore destino delle zoospore è peraltro identico, siano esse derivate da una *zigospore* o da una *azigospore*. Tutte le zoospore, infatti, si trasformano in *poliedri* uninucleati, all'interno dei quali avvengono numerose divisioni nucleari, fino alla produzione di un poliedro plasmodiale (o cenobitico); dalla cellularizzazione di questo (vale a dire, dalla separazione di unità citoplasmatiche distinte contenenti un nucleo ciascuna) si forma una nuova rete, con modalità simili a quelle previste dal ciclo asessuale.

Riproduzione asessuale e riproduzione sessuale coesistono anche nelle clamidomonadali coloniali, compresi i *Volvox*, in cui le colonie (*cenobi*) possono comprendere fino a qualche migliaio di cellule, disposte a formare una sfera cava. In *V. carteri*, una giovane colonia adulta asessuata è costituita da un monostrato di 2000-4000 piccole cellule somatiche biflagellate e da circa 16 grandi *gonidi* immersi in una matrice extracellulare al di sotto delle cellule somatiche. A maturità, un gonidio ha un volume pari a mille volte quello di una cellula somatica e differisce da questa anche per l'assenza di flagelli funzionanti. Mentre le cellule somatiche sembrano essere assolutamente incapaci di dividersi, ogni gonidio maturo subisce una serie di 11 o 12 divisioni, dando origine a una nuova colonia, formata da cellule somatiche e gonidi. La riproduzione sessuale in queste alghe verdi comporta la produzione di cellule resistenti capaci di sopravvivere alle condizioni avverse. Uova e spermatozoi si formano da cellule somatiche che divengono cellule germinali in risposta a specifici segnali ambientali. Dal momento che *V. carteri* è aploide, la gametogenesi non passa attraverso la meiosi, tuttavia richiede una serie di mitosi asimmetriche che portano alla produzione di grandi cellule, ciascuna delle quali si differenzia in un uovo oppure in un pacchetto di spermatozoi. In *V. carteri* i sessi sono separati e geneticamente distinti, ma in altre specie di *Volvox* entrambi i tipi di gameti possono essere prodotti da un singolo clone (Kirk 2001).

Le **cladoforali** producono sia zoospore che gameti flagellati; di regola vi è isogametia. Almeno in qualche specie di *Cladophora* e di *Chaetomorpha* si ha alternanza fra una generazione sessuale e una generazione asessuale, ma queste sono isomorfe. Alcune *Cladophora* hanno sessi separati e vi si riconoscono eterocromosomi. *Cladophora glomerata* è diplobionte.

Le **ulvali** sono normalmente dioiche. In *Ulva* e in *Enteromorpha* si ha alternanza fra una generazione diploide asessuale e una generazione aploide sessuale, morfologicamente simili (Figura 7.9). La riproduzione asessuale può avvenire per semplice frammentazione del tallo oppure per zoospore, prodotte in numero di 4-8 da ciascuna cellula madre. La riproduzione sessuale avviene per isogamia, mediante gameti biflagellati prodotti allo stesso modo delle zoospore. Zoospore e gameti sono simili.

Nelle **coniugate** (o **coniugatoficee** o **zignematoficee**) non vi sono stadi flagellati e la riproduzione sessuale avviene per mezzo di gameti ameboidi; lo zigote si riveste di una parete resistente, assumendo quindi il valore di spora. Fra le coniugate si distinguono due tipi morfologici: alcune (quasi tutte appartenenti al clade delle desmidiali) sono unicellulari e discoidali; le altre (quasi tutte le zignematali, come *Spirogyra*) sono filamentose e possono riprodursi per frammentazione. Caratteristico di tutte le coniugate è il meccanismo attraverso il quale avviene la riproduzione sessuale, che viene detto *coniugazione*. Nelle zignematali filamentose la coniugazione inizia con la formazione di un manicotto mucillaginoso che tiene uniti due filamenti contigui. In corrispondenza di ogni coppia di cellule (una per filamento) che si affiancano, una delle cellule forma una papilla sporgente in direzione dell'altro filamento; di regola, tutte le cellule che iniziano a produrre queste papille appartengono allo stesso filamento, che in alcune specie è quello maschile, in altre può anche essere quello femminile. Successivamente, anche l'altro filamento forma papille sporgenti simili. Gli apici delle papille contrapposte vengono tra loro a contatto, le pareti cellulari si dissolvono e ne risulta la formazione di un tubo coniugativo per ogni coppia di cellule appaiate. Il citoplasma della cellula maschile si stacca dalla propria parete cellulare e progressivamente si trasferisce all'interno della cellula partner. In alcune specie la zigospora si forma nel tubo di coniugazione, in altre nella cellula "femminile", dopo che questa ha accolto il citoplasma del partner. Non esistono, però, filamenti maschili (donatori) e filamenti femminili (accettori), perché uno stesso filamento può essere

contemporaneamente impegnato in fenomeni coniugativi con altri due filamenti, e le sue cellule possono comportarsi da “maschi” verso l’uno e da “femmine” verso l’altro, allo stesso tempo.

La coniugazione può essere *laterale* oppure *scalariforme*. Nel primo caso, fra due cellule contigue dello stesso filamento si forma un tubo attraverso il quale il contenuto dell’una passa nell’altra. Nel secondo caso, il tubo di coniugazione si forma fra una cellula di un filamento e una cellula di un altro filamento. La coniugazione avviene di regola fra filamenti appartenenti a uno stesso clone (*coniugazione omotallica*), a volte solo fra filamenti di cloni diversi (*coniugazione eterotallica*). Anche in questo caso la cariogamia è ritardata rispetto alla plasmogamia, ma è subito seguita dalla meiosi, dalla quale sopravvive solo un nucleo aploide; la cellula che lo contiene darà origine a un nuovo filamento algale.

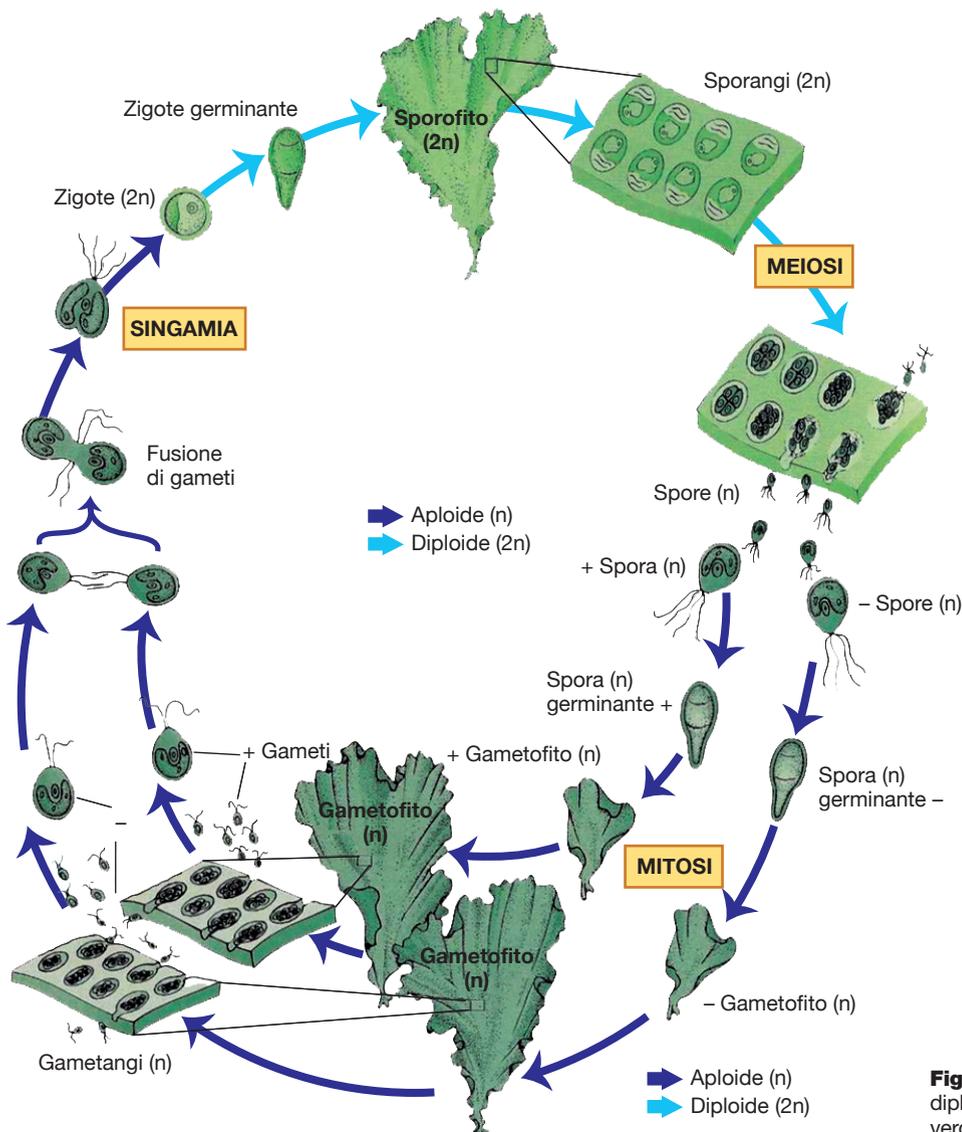


Figura 7.9 Ciclo vitale aplo-diplonte isomorfo di un'alga verde pluricellulare tipo *Ulva*.

Le briofite, come tutte le embriofite, sono organismi aplodiplobionti. Nel loro ciclo biologico si alternano infatti una fase aploide e una fase diploide – entrambe pluricellulari o almeno plurinucleate – che hanno sviluppo e durata confrontabili tra loro.

Le verdi piantine dei muschi sono dette *gametofori* e costituiscono la generazione aploide (gametofito). Esse si innanzano da una base comune costituita da una sorta di stolone orizzontale pure verde, il *protonema*, e sono costituite da un esile stelo a volte ramificato, con due o più spesso tre file di foglioline sulle quali si differenziano gli organi riproduttivi (i gametangi maschili o *anteridi* e i gametangi femminili o *archegoni*), che producono rispettivamente gameti maschili (*anterozoidi*) mobili e provvisti di flagelli e gameti femminili (*oosfere*) immobili. Dal momento che la pianta che li produce è anch'essa aploide, questi gameti non sono il risultato di una meiosi, ma di una mitosi, accompagnata da uno specifico differenziamento delle cellule che diventano anterozoidi oppure oosfere. Dallo zigote che si produce con la fecondazione di un'oosfera da parte di un anterozoide si forma un organismo pluricellulare diploide, che ha la forma di un lungo filamento (*seta*) terminante con un'*urna* che contiene cellule capaci di andare in meiosi. I prodotti della meiosi sono le spore. Filamento e urna costituiscono dunque la fase pluricellulare diploide (sporofito) del ciclo biologico. Siccome l'oosfera, quando viene fecondata, rimane inserita nella compagine cellulare del gametofito (non se ne distacca, cioè, come farebbe l'uovo di un metazoo), così lo sporofito che ne deriva rimane inserito sul gametofito, realizzando una sorta di chimera, visto il diverso patrimonio genetico del gametofito e dello sporofito.

Vi sono muschi dioici (ad esempio, *Funaria*, *Pottia*), nei quali anteridi e archegoni si formano sullo stesso gametoforo, mentre negli altri muschi (ad esempio, *Barbula*, *Polytrichum*, *Rhacomitrium*) esistono gametofori maschili e femminili distinti, a volte però derivanti dallo stesso protonema, una condizione detta *pseudodioicia*.

Praticamente tutti i muschi sono omospori: tutte le spore hanno le stesse dimensioni e sembrano avere lo stesso valore. Alcune specie di *Macromitrium* e *Schlotheimia*, però, producono due tipi di spore in ogni capsula. Le spore più grandi si sviluppano in grandi gametofiti con archegoni, le spore più piccole in gametofiti maschili nani che conducono vita epifittica su gametofiti femminili.

Nelle epatiche lo sporofito è ancor meno vistoso che nei muschi ed è anche qui completamente dipendente dal gametofito. Come nei muschi, i gametofori delle epatiche possono essere dioici, producendo sia anteridi che archegoni, oppure monoici. Nelle forme monoiche, i gametangi dei due sessi possono essere disposti su rami distinti, oppure sullo stesso ramo o addirittura mescolati insieme in una stessa struttura riproduttiva. Tutte le epatiche sono omospore.

Nelle briofite l'autoincompatibilità è rara e la riproduzione sessuale può avvenire per autofecondazione, ma non è nota la partenogenesi. La riproduzione vegetativa del gametofito, per frammentazione o attraverso la produzione di gemme, è praticamente universale. Una frazione delle specie (ad esempio, il 18% dei muschi inglesi) è conosciuta solo allo stato gametofitico. La riproduzione vegetativa dello sporofito è invece accidentale, anche se è nota per molte specie. Minuscoli artropodi del suolo (collemboli, acari oribatei) possono facilitare la dispersione dei gameti maschili dei muschi. Il muschio *Ceratodon purpureus* emette sostanze volatili, diverse fra gametofito maschile e gametofito femminile, che risultano attrattive per tali artropodi, facendo ritenere probabile un meccanismo simile all'impollinazione zoogama delle piante a fiore (Rosenstiel *et al.* 2012).

7.4.3 Pteridofite

Anche la tradizionale divisione (o phylum) delle pteridofite non è più riconosciuta come un gruppo naturale. Le classificazioni correnti distinguono infatti, all'interno

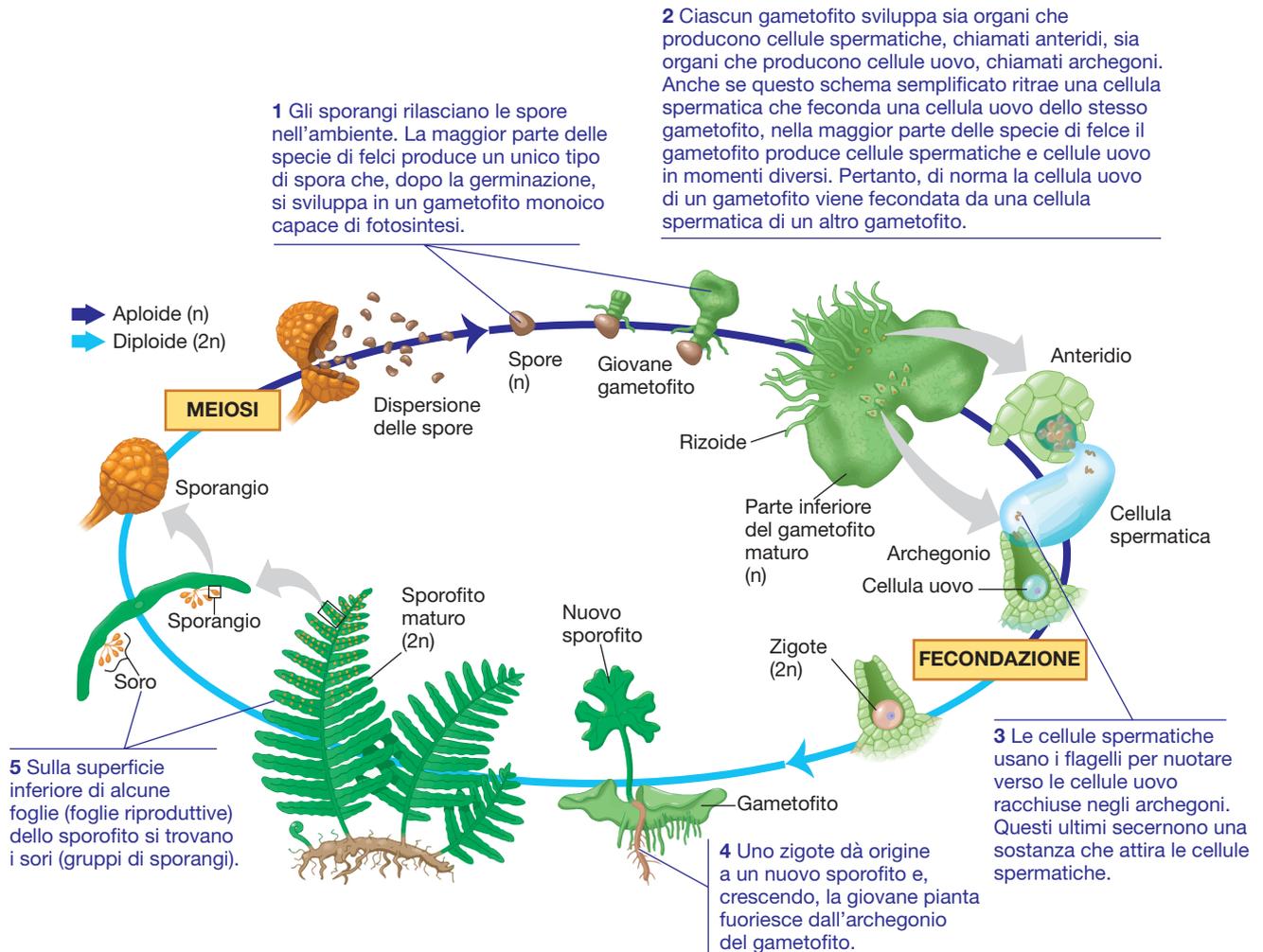
delle tracheofite o piante vascolari (provviste cioè di vasi per il trasporto della linfa) il clade delle licofitine (al quale appartengono i licopodi, le selaginelle e le *Isoetes*) e il clade delle eufillofite, all'interno del quale vi sono le moniliformi (felci ed equiseti) e le spermatofite. Anche in questo caso, tuttavia, continueremo a raggruppare, per comodità, le antiche lycopodiali, le felci e gli equiseti sotto il termine collettivo di pteridofite.

Anche le pteridofite hanno ciclo aplodiplonte, ma il gametofito aploide è, di norma, assai meno appariscente rispetto allo sporofito (Figura 7.11).

Gli sporofiti dei licopodi sono piante erbacee con rizomi striscianti dai quali si dipartono brevi rami verticali che portano gli sporangi, spesso a forma di piccola pigna. Tutti i licopodi sono omospori. Dalle loro spore si sviluppano gametofiti monoici (producono cioè sia anteridi che archegoni) che in alcune specie sono verdi e autotrofi, in altre specie sono invece sotterranei ed eterotrofi.

Le selaginelle, invece, sono eterospore e il gametofito femminile si sviluppa all'interno di quella che era la parete della spora. Questa caratteristica le avvicina un poco alle piante a seme, tuttavia nelle selaginelle la megaspore viene rilasciata e non trattata sullo sporofito.

Figura 7.11 Ciclo vitale aplodiplonte eteromorfo di una felce tipo *Polypodium*.



Il microgametofito è costituito da una singola cellula vegetativa, più l'anteridio che produce numerosi spermatozoi flagellati (*anterozoidi*), i quali vengono rilasciati a seguito della rottura della parete della microspora e raggiungono un archegonio muovendosi nel velo d'acqua che frequentemente ricopre queste piante.

Gli equiseti sono omospori. Alcune specie producono fusti sporofitici di due tipi, gli uni sterili, gli altri fertili (portatori di sporangi); in altre specie esiste un solo tipo di fusto sporofitico, con sporangi apicali e parte inferiore fornita di verticilli di "foglie" verdi simili a quelle dei fusti sterili delle altre specie. Le spore germinano sul suolo umido, sviluppandosi in minuscoli gametofiti verdi, che sono monoici oppure cambiano di sesso con l'età (monoici successivi). I gameti maschili sono mobili e provvisti di numerosi flagelli, mentre i gameti femminili rimangono attaccati al gametofito, e così avviene anche dello zigote, che inizialmente viene alimentato dal gametofito.

Una distinzione fra fronde fertili e fronde sterili (a volte notevolmente diverse morfologicamente, come in *Blechnum spicant* e *Osmunda regalis*) si riscontra anche in alcune felci, ma nella maggior parte di queste ogni fronda assolve sia alla funzione fotosintetica, sia a quella riproduttiva. Gli sporangi, raggruppati in *sori*, si trovano sul margine della fronda o, più spesso, sulla sua pagina inferiore. Le felci sono oospore, tranne due piccoli gruppi di felci d'acqua (marsileali e salviniali). Dalle spore si formano piccoli gametofiti verdi (*protalli*), a forma di nastro o di cuore, ciascuno dei quali porta, di regola, sia anteridi che archegoni. Come negli equiseti, anche nelle felci gli anterozoidi sono mobili, mentre i gameti femminili rimangono attaccati al gametofito, anche dopo la fecondazione. La riproduzione vegetativa dello sporofito è molto comune, ma in alcune felci, soprattutto fra le imenofillacee, può riprodursi per propaguli anche il gametofito. In alcune linee filetiche tra le pteridacee e le imenofillacee, lo sporofito è addirittura assente e le popolazioni si sostengono grazie alla sola riproduzione asessuale del gametofito (Kuo *et al.* 2017).

7.4.4 Gimnosperme

Simile a quello delle pteridofite è il ciclo biologico delle spermatofite (o piante a seme, o fanerogame), alle quali appartengono le gimnosperme (assieme alle angiosperme o piante a fiore; vedi Paragrafo successivo). Nelle spermatofite, però, lo sporofito ha preso largamente il sopravvento sul gametofito. Lo sporofito è qui la pianta, diploide, che produce radici, fusto, foglie e organi riproduttori. Su apposite foglie trasformate (*microsporofilli* maschili e *megasporofilli* femminili) si trovano gli *sporangi* (*microsporangi* e *megasporangi*), nei quali, per meiosi, avranno origine le spore (*microspore* e *megaspore*). Alla meiosi delle cellule madri delle megaspore sopravvive una sola megaspore, mentre nel caso delle microspore tutti e quattro i prodotti della meiosi di una cellula madre sono vitali. Dalle spore originano *microgametofiti* e *megagametofiti*, rispettivamente. Le spermatofite sono, dunque, eterospore con gametofiti dioici.

Le spermatofite, come dice il nome, producono semi. Nelle gimnosperme il seme è inserito su una foglia modificata (una delle scaglie di un cono o pigna, o una struttura equivalente), ma è quasi sempre nudo (a differenza dalle angiosperme, vedi oltre). Solo in pochi casi, come nel ginkgo, nel tasso e nei ginepri, il cono si richiude completamente intorno al seme, formando un involucro carnoso che assomiglia a un frutto. L'endosperma presente nei semi delle gimnosperme deriva dalla modificazione del tessuto del gametofito che ha prodotto il gamete femminile (ovocellula) ed è definito *endosperma primario*, per differenziarlo da quello delle angiosperme, che è di altra origine (vedi Paragrafo successivo).

Nel gruppo principale delle gimnosperme, le **conifere** (Figura 7.12), le strutture riproduttive sono rappresentate da coni (o strobili; a quelli femminili viene spesso dato il nome di "pigna") unisessuali, sui quali si trovano le cellule madri delle spore. Ogni microspora forma un microgametofito di quattro cellule, solo una delle quali ha valore di gamete.

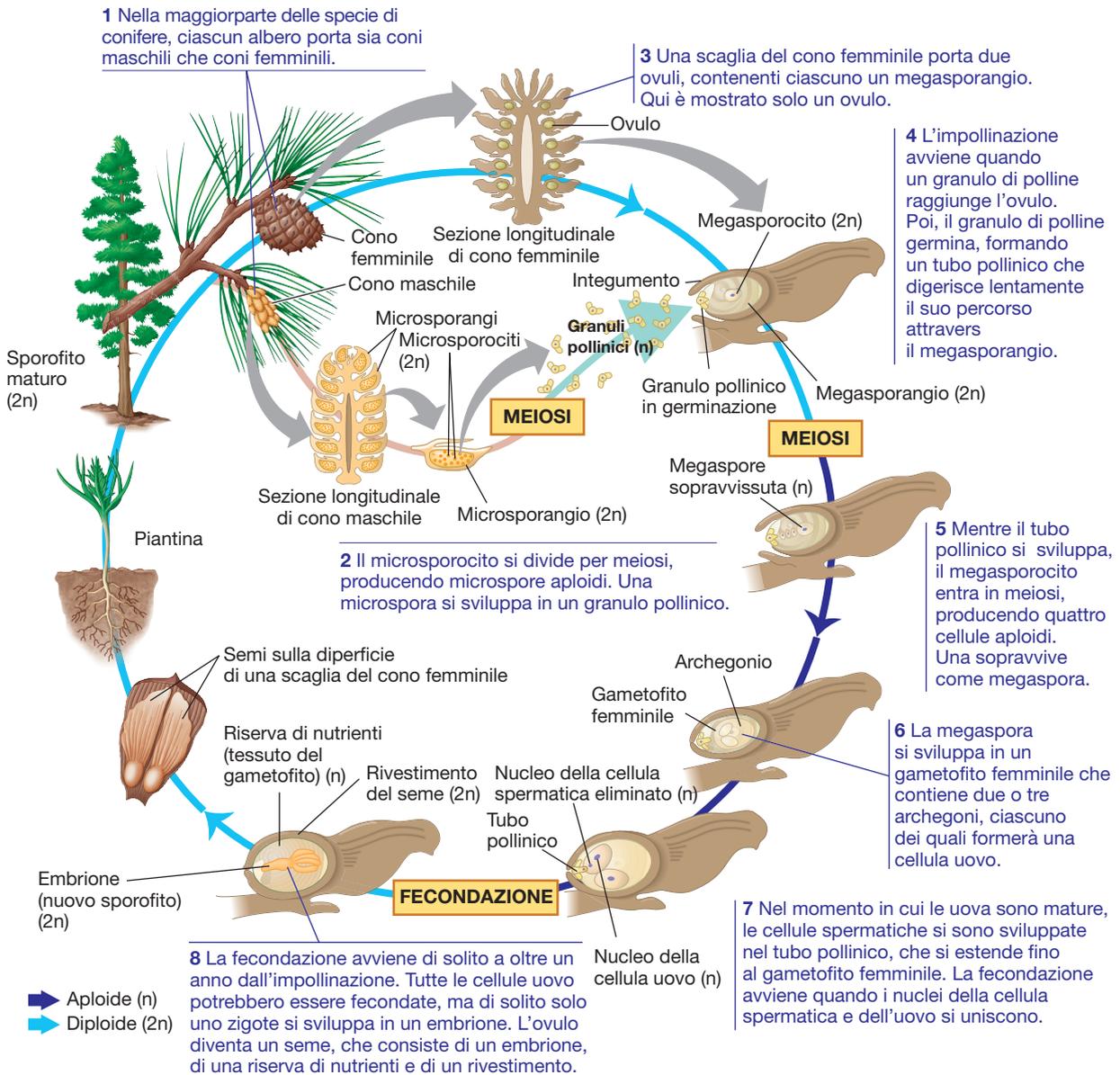


Figura 7.12 Ciclo vitale aploidiplonte eteromorfo di una conifera tipo *Pinus*.

Al pari dei granuli pollinici delle angiosperme, i microgametofiti si disperdono, portati dal vento. Il gametofito femminile risultante dalla germinazione della megaspore è molto più grande e conserva a lungo un'organizzazione cenocitica o plasmodiale, cioè contiene molti nuclei (fino a 7200) entro una massa citoplasmatica comune; solo in una fase successiva del suo sviluppo, che può richiedere anche un anno, il gametofito femminile finisce per cellularizzarsi e per differenziare due o tre archegoni, in ciascuno dei quali matura una grande cellula uovo.

L'impollinazione avviene prima che il gamete femminile sia maturo, e può passare più di un anno tra l'impollinazione e la fecondazione. All'interno di un singolo gametofito possono essere fecondate due o tre cellule uovo, ma solo uno zigote si sviluppa in embrione. A differenza da quanto avviene nelle angiosperme, non si ha doppia fecondazione e l'embrione viene nutrito dai tessuti del gametofito femminile, che continuano a crescere.

Alcune gimnosperme (le conifere *Picea vulgaris*, *Pinus laricio*, *Abies balsamea* e *A. pindrow* e la cicadea *Encephalartos villosus*) presentano partenogenesi: la condizione diploide viene restituita con la fusione del nucleo dell'uovo con quello della cellula ventrale dell'archegonio. Si tratta in effetti di una forma di autofecondazione intragametofitica.

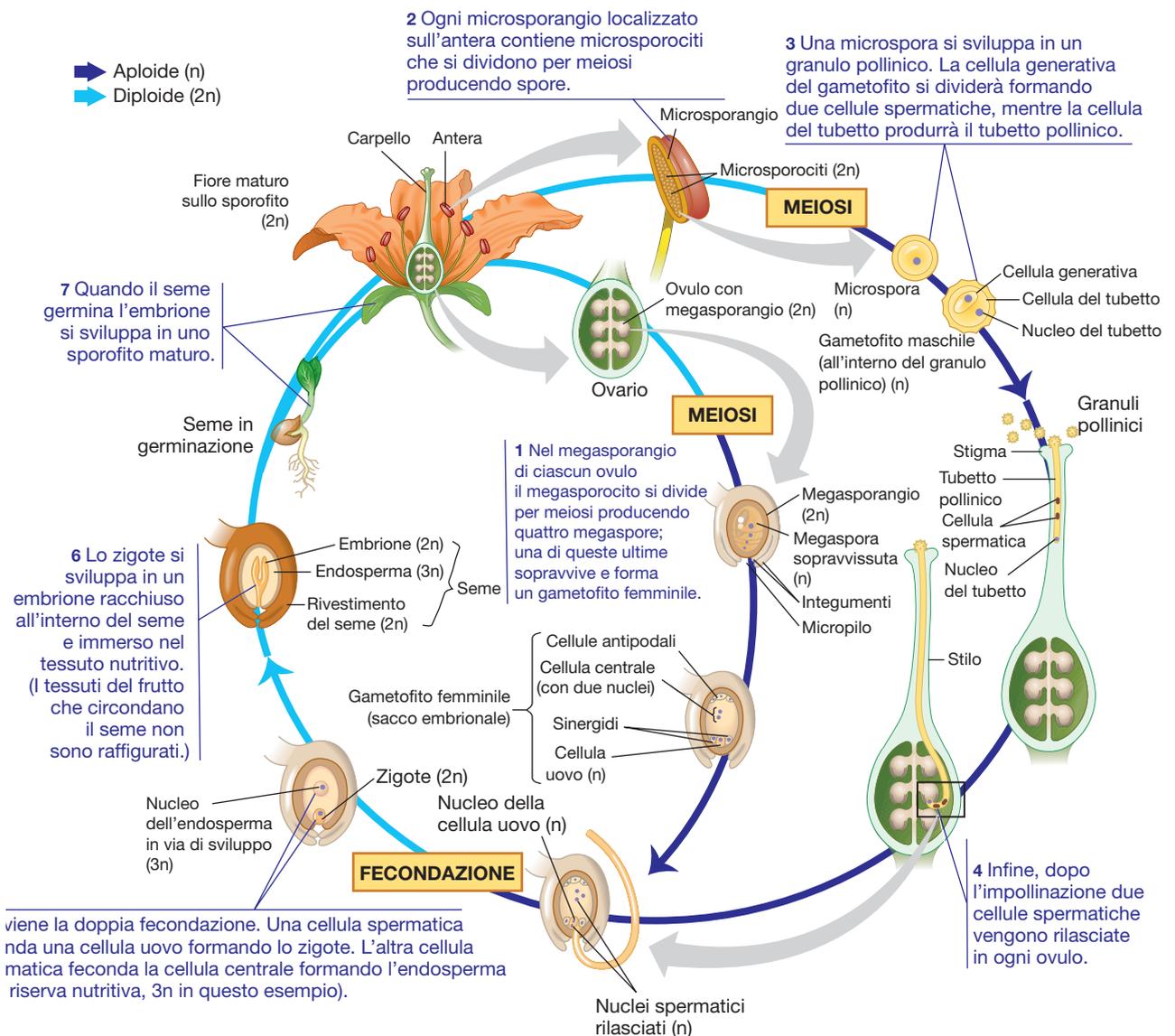
È noto qualche caso di poliembrionia, ad esempio in *Pinus*, ma generalmente tutti gli embrioni gemelli, tranne uno, muoiono durante la maturazione del seme.

Fra le **gnetali**, in *Ephedra* si riconoscono ancora gli archegoni, ma non così in *Welwitschia* e in *Gnetum* dove, come nelle piante a fiore, l'intero gametofito femminile è ridotto a un piccolo numero di nuclei (di regola, otto), uno dei quali ha valore di uovo.

7.4.5 Angiosperme

Come tutte le fanerogame, le angiosperme sono aploiplonti, eterospore, con gametofiti dioici (Figura 7.13).

Figura 7.13 Ciclo vitale aploiplonte eteromorfo di una angiosperma tipo *Iris*.



Nella sua forma tipica, il gametofito femminile è rappresentato dal sacco embrionale, che si forma dalla megaspore attraverso tre cicli mitotici: esso comprende pertanto un totale di otto nuclei, ripartiti in sette cellule: l'ovocellula, tre cellule antipodali, due cellule sinergidi e una cellula centrale con due nuclei. Rispetto a questo modello (che i citogenetisti vegetali chiamano "tipo *Polygonum*") le varianti sono numerose, a seconda del numero di megaspore che possono partecipare alla formazione del sacco embrionale (in qualche caso, infatti, dei prodotti della meiosi di una cellula madre ne sopravvivono due o anche quattro, anziché uno solo, com'è abituale), del numero di divisioni mitotiche attraversate dai loro nuclei e della specifica natura delle cellule che si differenziano. Sempre da una sola megaspore, ad esempio, prende origine il gametofito femminile di tipo *Oenothera*, ma qui essa subisce solo due divisioni, che danno origine all'ovocellula, alle due sinergidi e alla cellula centrale, mentre mancano le antipodali. Nelle graminacee, al contrario, le antipodali sono spesso numerose, fino a 300 in una specie di bambù (*Sasa paniculata*).

Gametofiti bisporigi (formati cioè da due megaspore) sono quelli di tipo *Allium*, dove ciascuna megaspore subisce però due sole mitosi, per cui il gametofito contiene otto cellule, come nel tipo *Polygonum*. *Gametofiti tetrasporici* (formati da quattro megaspore) sono quelli di tipo *Adoxa*, dove ogni megaspore si divide una sola volta, dando così anche in questo caso un totale di otto nuclei, e quelli di tipo *Fritillaria*, dove tre megaspore si fondono, formando un nucleo triploide; quest'ultimo si divide due volte, al pari di quello della quarta megaspore, e si ottengono così otto nuclei, quattro dei quali aploidi e quattro tetraploidi. In alcune piante possono coesistere gametofiti femminili di composizione diversa, anche nei fiori di una stessa pianta, fino a cinque tipi diversi in *Delosperma* (aizoacee) (Mauseth, 1988).

Il gametofito maschile delle angiosperme è il granulo pollinico. Questo è formato in un primo momento da due sole cellule: una cellula vegetativa, che produrrà il tubetto pollinico, e una cellula generativa, che si dividerà per formare due spermatozoi. Questi ultimi, passando attraverso il tubetto pollinico, saranno coinvolti in un processo noto come *doppia fecondazione*: uno di essi feconderà infatti l'ovocellula, formando lo zigote, l'altro la cellula centrale binucleata, formando una cellula triploide dalla quale, per mitosi, originerà un tessuto detto *endosperma secondario* che fornirà nutrimento all'embrione.

Diversamente dalle gimnosperme (Paragrafo 7.2.5.4), nelle angiosperme il seme si forma all'interno di un ovario, che a seguito della maturazione dei semi si trasformerà in frutto.

Alcune specie, non più di duecento, sono vivipare: il seme, cioè, germina precocemente, prima di staccarsi dalla pianta madre. Il fenomeno è particolarmente diffuso nelle mangrovie, ossia nelle piante appartenenti alle famiglie delle rizoforacee e delle avicenniacee.

Alcune poacee (41 specie di 13 generi; fra queste, la cosiddetta var. *vivipara* di *Poa alpina*) sono pseudovivipare: invece di produrre fiori, la parte apicale delle loro infiorescenze genera infatti bulbilli o addirittura piccole piante con foglie già ben differenziate, le quali si distaccano dalla pianta madre come propaguli pronti a radicare.

La maggior parte delle specie di angiosperme è monoica. La condizione dioica, pur essendo numericamente poco frequente, è presente in molte famiglie, distribuite in tutto il gruppo. Poche famiglie comprendono esclusivamente specie dioiche: fra queste, le salicacee. La dioicìa è più frequente nelle foreste tropicali e nelle flore delle isole oceaniche remote. In tutte le specie dioiche il sesso della pianta è fondamentalmente determinato da cromosomi sessuali, ma l'espressione fenotipica del sesso può essere modificata da influenze ambientali. Di regola, l'eterogametia è di tipo maschile (sistema XX/XY), ma sono noti anche sistemi con cromosomi sessuali multipli, per esempio in vari *Rumex* (poligonacee) (Paragrafo 6.1.1).

La distribuzione delle funzioni dei due sessi nei singoli individui e nelle popolazioni può essere molto diversa, come riassunto nella Tabella 7.1.

Tabella 7.1 Distribuzione temporale e spaziale delle funzioni maschile e femminile nelle piante a fiore. Secondo Richards (1997) e Renner (2014), modificato.

Distribuzione temporale delle funzioni maschile e femminile		
Dicogamia	Funzione maschile e femminile separate temporalmente in ciascun fiore bisessuale o in ciascuna infiorescenza	Comune, più spesso con proterandria, come nei garofani (<i>Dianthus</i> ; cariofillacee) e nei gerani (<i>Geranium</i> ; geraniacee), più raramente con proteroginia come in <i>Parietaria officinalis</i> (urticacee)
Ermafroditismo/monocismo successivo	La singola pianta attraversa dapprima una fase maschile, poi una fase femminile, con possibile ritorno alla condizione maschile	Circa 250 specie, incl. <i>Gurania</i> e <i>Psiguria</i> (cucurbitacee), <i>Arisaema</i> (aracee), <i>Elaeis</i> (palme), orchidacee catasetine
Duodicogamia	La singola pianta produce stagionalmente, in successione, fioriture maschili, poi femminili, poi ancora maschili, in asincronia rispetto ad altre piante nella popolazione	Poche specie di 5 generi in 4 famiglie: <i>Acer</i> e <i>Dipteronia</i> (sapindacee), <i>Bridelia</i> (fillantacee), <i>Castanea</i> (fagacee), <i>Cladium</i> (cipera- cee)
Eterodicogamia	Popolazioni con due tipi di individui geneticamente diversi, gli uni dapprima maschili, ma poi femminili, gli altri viceversa (i singoli fiori possono essere unisessuali, oppure bisessuali proterandri o proterogini, rispettivamente)	Circa 50 specie di 20 generi in 12 famiglie; es., alcuni <i>Acer</i> (sapindacee), <i>Spinacia</i> (amarantacee)
Distribuzione delle funzioni maschile e femminile tra fiori della stessa pianta		
Condizione monoclina	Tutti i fiori della pianta sono bisessuali	La maggior parte delle angiosperme
Condizione diclina	Tutti i fiori della pianta sono unisessuali	Tutte le angiosperme dioiche e quelle monoiche a fiori unisessuali
Andromonocismo	La singola pianta produce fiori bisessuali e fiori maschili	Rara, es. <i>Leptospermum scoparium</i> (mirtacee)
Ginomonocismo	La singola pianta produce fiori bisessuali e fiori femminili	Comune, soprattutto nelle asteracee; es., <i>Aster</i> , <i>Solidago</i> , <i>Ligularia</i>
Distribuzione delle funzioni maschile e femminile all'interno della popolazione		
Monocismo a fiori bisessuali	Tutti i fiori di tutti gli individui sono bisessuali	72% delle specie
Monocismo a fiori unisessuali	Tutti i singoli fiori sono unisessuali, ma ciascuna pianta produce sia fiori maschili che fiori femminili	Un po' più frequente del dioicismo; es. mais (<i>Zea mays</i>)
Androdioicismo	Popolazioni con individui monoici e individui maschili	50 specie, es. <i>Sagittaria</i> spp. (alismataceae), <i>Datisca glomerata</i> (datisceae), ornello (<i>Fraxinus ornus</i>) e <i>Phillyrea angustifolia</i> (oleacee), <i>Schizopepon bryoniifolius</i> (cucurbitacee), alcune spp. di <i>Potentilla</i> e <i>Geum</i> (rosacee), rambutan (<i>Nephelium lappaceum</i> ; sapindacee). Casi accidentali nella mercorella (<i>Mercurialis annua</i> ; euforbiacee) e in <i>Silene dioica</i> (cariofillacee), in questo caso in conseguenza dell'attacco di un patogeno
Ginodioicismo	Popolazioni con individui monoici e individui femminili	Più di 250 generi di angiosperme contengono almeno una specie ginodioica; 59 generi contengono sia specie dioiche che specie ginodioiche
Subandroicismo	Popolazioni con individui andromonocici e individui femminili	Raro: es., cardo campestre (<i>Cirsium arvense</i> ; composite) e alcune <i>Fuchsia</i> (onagracee) americane. Generalmente dovuto a espressione del sesso instabile nei maschi di specie dioiche
Subginocismo	Popolazioni con individui ginomonocici e individui maschili	Raro: es., cetriolo (<i>Cucumis sativus</i> ; cucurbitacee). Generalmente dovuto a espressione del sesso instabile nelle femmine di specie dioiche
Dioicismo	Popolazioni con individui maschili e individui femminili	Circa 15.600 specie appartenenti a 987 generi di 175 famiglie. Esempi: canapa (<i>Cannabis sativa</i>) e luppolo (<i>Humulus lupulus</i>) (cannabacee), acetosella (<i>Rumex acetosella</i>) (polygonacee), <i>Silene dioica</i> (cariofillacee), spinacio (<i>Spinacia oleracea</i>) (amarantacee), salici (<i>Salix</i> spp.) e pioppi (<i>Populus</i> spp.) (salicacee), vite (<i>Vitis vinifera</i>) (vitacee), papaia (<i>Carica papaya</i>) (caricacee), cocomero asinino (<i>Echballium elaterium</i>) (cucurbitacee)
Trioicismo	Popolazioni con individui monoici, individui maschili e individui femminili	<i>Atriplex canescens</i> (amarantacee), <i>Carica papaya</i> (caricacee), <i>Fraxinus excelsior</i> (oleacee), <i>Pachycereus pringlei</i> (cactacee)
Poligamia	Popolazioni con individui maschili, individui andromonocici, individui monoici, individui ginomonocici e individui femminili (non tutti i tipi di individuo sono sempre presenti nella stessa popolazione)	Molto rara; es., ortica (<i>Urtica dioica</i>) (urticacee), <i>Thymelaea hirsuta</i> (timeleacee). Generalmente dovuta a espressione instabile del sesso in specie dioiche

Per le varie forme di apomissi (partenogenesi) nelle piante a fiore rinviamo a quanto detto nel Paragrafo 3.6.9. Per la riproduzione vegetativa, inclusa la poliembrionia, si vedano i Paragrafi 3.1.2.3 e 3.1.2.4.

7.5 Funghi

A parte la diffusa possibilità di moltiplicarsi per semplice frammentazione del micelio, buona parte dei funghi pratica sia la riproduzione asessuale, per *mitospore*, che la riproduzione sessuale, per *meiospore*. Alcuni funghi, tuttavia, si riproducono solo sessualmente, altri solo asessualmente. In alcune specie, inoltre, si manifesta il fenomeno della parasessualità.

Il metodo più semplice di riproduzione asessuale dei funghi è la frammentazione. Alcuni lieviti, che sono funghi unicellulari, si riproducono per semplice divisione cellulare. Nel funghi filamentosi il micelio può frammentarsi in un certo numero di segmenti, ciascuno dei quali è in grado di formare un nuovo individuo. Nella maggior parte dei lieviti e in alcuni funghi filamentosi la riproduzione asessuale è asimmetrica e viene detta gemmazione. Una gemma può produrre a sua volta altre gemme anche prima di staccarsi, per cui si forma una catenella di cellule. Queste finiscono comunque per staccarsi, assumendo il valore di spore.

Oltre a servire da cellule riproduttive, le spore rappresentano anche un mezzo di dispersione e una fase di resistenza. Solo le spore dei chitridiomyceti sono provviste di flagello.

Le spore asessuali dei chitridiomyceti e degli zigomiceti sono prodotte generalmente all'interno di sporangi all'apice di un'ifa, non così le spore asessuali di ascomyceti e basidiomiceti, dette *conidi*, che si formano per differenziamento delle cellule terminali di un'ifa specializzata (*conidioforo*).

La *parasessualità* è una peculiare modalità riproduttiva che consente la ricombinazione di genomi diversi e la produzione di nuovi genotipi senza ricorrere alla meiosi, affidandosi, in buona sostanza, a una serie di mitosi (Paragrafo 5.2.5). In natura, un ciclo parasessuale è noto sia in alcuni ascomyceti, ad esempio nella muffa *Aspergillus nidulans*, che in alcuni basidiomiceti, ad esempio nella ruggine del grano (*Puccinia graminis*). In condizioni sperimentali, la possibilità di andare incontro a un ciclo parasessuale è stata dimostrata in diversi ascomyceti, tra i quali le muffe *Fusarium moniliforme* e *Penicillium roqueforti*, il parassita vegetale *Verticillium dahliae* e il lievito (saccaromicete) patogeno *Candida albicans*.

Alcuni funghi sono aplonti (per esempio, molti zigomiceti), altri diplonti (per esempio, alcuni ascomyceti), mentre la maggior parte, specialmente tra ascomyceti e basidiomiceti, ha un ciclo vitale che può essere detto aplodiplonte solo in senso lato, a causa dell'interposizione di una fase dicariotica ($n+n$) tra la fase aploide (n) e quella diploide ($2n$) (Paragrafo 2.1). In questi funghi, due ife aploidi (con un unico nucleo per cellula, ife *monocariotiche*) possono fondersi (plasmogamia senza cariogamia) producendo una prima cellula binucleata (inizio della fase *dicariotica*) che prolifera, originando un micelio dicariotico (formato da ife con un due nuclei per cellula, ife *dicariotiche*). Il micelio dicariotico prolifera e forma corpi fruttiferi che portano le strutture riproduttive specifiche per ciascun gruppo. In queste avvengono la cariogamia e successivamente, per meiosi, la produzione di spore aploidi, che daranno origine al micelio monocariotico della nuova generazione. Negli ascomyceti la fase dicariotica è tipicamente di breve durata, mentre nei basidiomiceti può rappresentare la fase predominante del ciclo biologico.

I funghi possono essere *omotallici* (quando è possibile la fusione di due ife dello stesso individuo), oppure *eterotallici* (quando possono fondersi solo le ife di individui con un tipo coniugativo diverso).

Di molti funghi si conosce solo la riproduzione asessuale. In assenza (in apparenza almeno) di strutture riproduttive sessuali, questi funghi venivano tradizionalmente riuniti in un gruppo tassonomico artificiale denominato deuteromiceti.

7.5.1 Chitridiomiceti

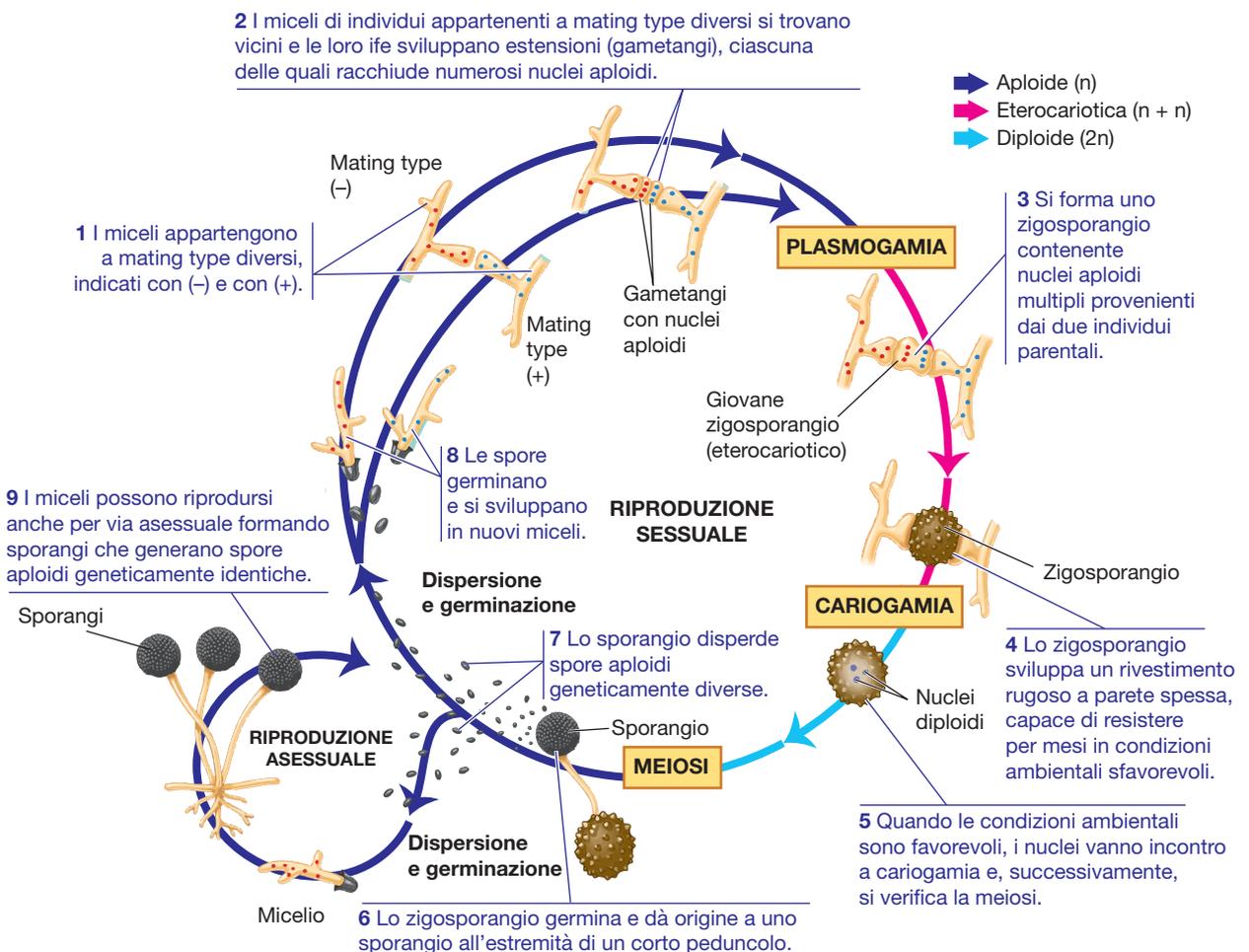
I chitridiomiceti sono gli unici funghi che si riproducono sessualmente per mezzo di zoospore flagellate. La riproduzione sessuale, nota solo per poche specie, avviene secondo modalità diverse, ma sempre con la formazione di uno zigote che rappresenta la fase di resistenza a condizioni ambientali avverse. In *Synchytrium* si formano isogameti mobili. In altri chitridiomiceti si ha invece oogamia, in altri ancora la formazione di un tubo coniugativo fra due talli fungini, attraverso il quale i nuclei gametici possono passare e fondersi.

7.5.2 Zigomiceti

Il micelio degli zigomiceti (Figura 7.14), ai quali appartengono molte comuni muffe, è costituito da ife ramificate multinucleate (cenocitiche). Questi funghi non formano corpi fruttiferi complessi. Le spore aploidi germinano producendo un'ifa che diventa presto multinucleata e molto ramificata, producendo rizoidi che consentono l'ancoraggio al substrato e l'assorbimento di sostanze nutritive, agendo come radici. Ife specializzate (*sporangiofori*) crescono verso l'alto a formare sporangi contenenti le spore asessuali.

La riproduzione sessuale inizia con la formazione di ponti anastomotici fra le ife di due individui di tipo coniugativo compatibile.

Figura 7.14 Ciclo vitale dello zigomicete *Rhizopus stolonifer* (muffa nera del pane).



Ne conseguono plasmogamia e cariogamia seguita da ripetute mitosi, con la formazione di un grande *zigosporangio* contenente molti nuclei diploidi. Dopo una fase di quiescenza, lunga anche qualche mese, i nuclei contenuti nello zigosporangio vanno incontro a meiosi e si forma uno sporangioforo dal quale si distaccano le nuove spore aploidi.

7.5.3 Glomeromiceti

I glomeromiceti (dei quali si è detto nel Paragrafo 3.2.3) sembrano riprodursi esclusivamente in modo asessuale. Indizi come la presenza, in specie del genere *Glomus*, di geni che codificano proteine necessarie al processo della meiosi (Halary *et al.* 2011) suggeriscono tuttavia che in questi funghi possa comunque esserci qualche forma di sessualità.

7.5.4 Ascomiceti

Gli ascomiceti si riproducono soprattutto per via asessuale, mediante mitospore dette *conidi* (Figura 7.15). Di molte specie non si conosce un ciclo sessuale, ma esse possono presentare parasessualità.

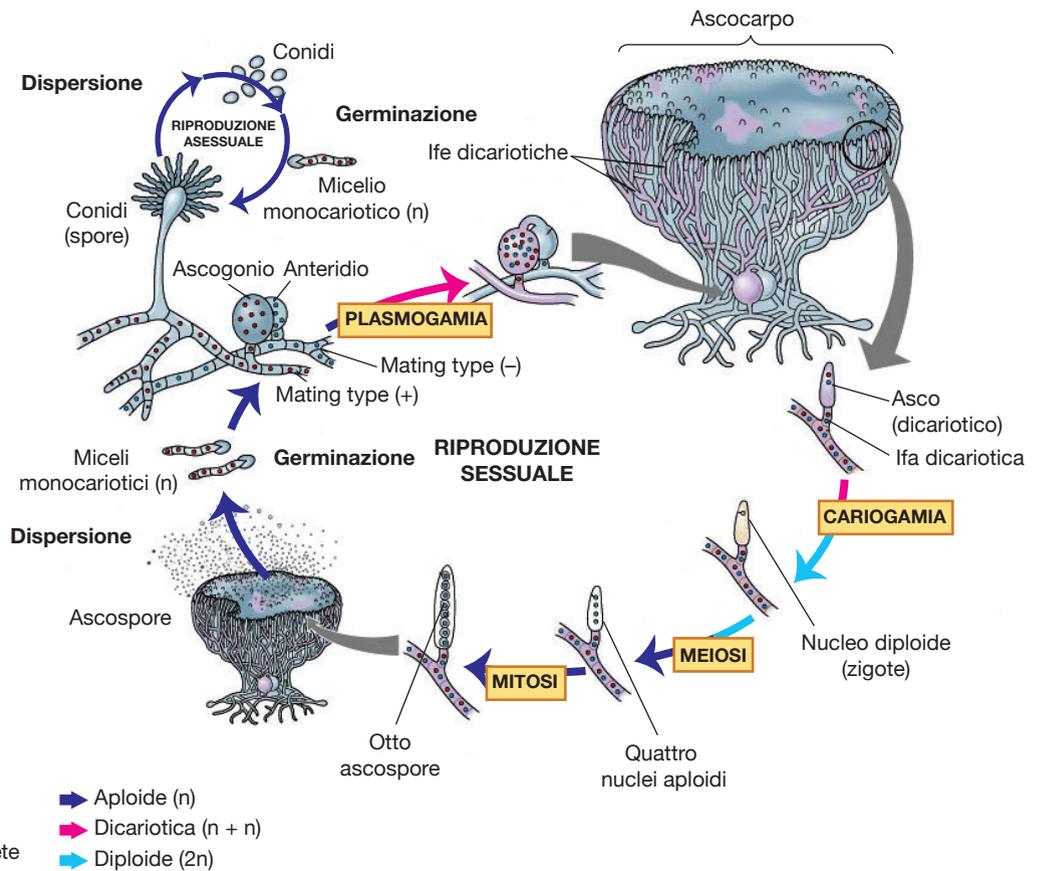


Figura 7.15 Ciclo vitale di un ascomicete tipo *Peziza*.

In alcuni ascomiceti (*omotallici*) possono partecipare a un evento sessuale anche ife appartenenti a uno stesso clone, negli altri (*eterotallici*) l'unione è invece limitata a coppie di ife geneticamente diverse, appartenenti a mating type compatibili. Negli ascomiceti il mating type è controllato da un singolo locus con due alleli (alleli multipli solo in *Glomerella cingulata*). Accanto alle vere specie eterotalliche, prevalenti nel gruppo, in cui ogni spora contiene solo un nucleo aploide con uno dei due alleli, esistono anche specie *pseudomotalliche* che producono spore con due nuclei, l'uno con uno dei due alleli, l'altro con l'altro allele, che danno immediatamente inizio a un micelio dicariotico.

Sulle ife, che sono settate (cioè divise in compartimenti cellulari), si formano strutture sessuali dette *gametangi*, che sono di due tipi: un tipo è rappresentato dagli *ascogoni*, dai quali emerge un'ifa sottilissima, il *tricogino*, che si fonde con un gametangio dell'altro tipo (*anteridio*) di un micelio di mating type diverso. I nuclei dell'anteridio migrano così nell'ascogonio. La plasmogamia non è seguita subito dalla cariogamia, per cui si forma un'ifa dicariotica, con coppie di nuclei, ciascuno derivante da una delle due ife entrate in anastomosi. A ogni mitosi, i due nuclei si dividono in maniera sincrona. Quest'ifa dicariotica (*ifa ascogena* o *ifa fertile*) si associa a un micelio vegetativo formato da ife sterili monocariotiche, dando origine a un corpo fruttifero, l'*ascocarpo*, dotato di una superficie fertile (*imenio*). Qui, all'apice delle ife ascogene si sviluppano escrescenze a forma di gancio ripiegato all'indietro. Per divisione mitotica, i due nuclei (geneticamente diversi) presenti nella regione apicale dell'ifa si sdoppiano e la successiva formazione di due pareti viene a separare tre compartimenti nei quali i quattro nuclei si ripartiscono: uno nella porzione basale dell'ifa, uno nel gancio e due (geneticamente diversi) nella sezione a forma di U nella quale avviene la cariogamia. Si arriva pertanto alla formazione di uno zigote diploide il quale si sviluppa in un *asco*, una capsula allungata che va incontro a meiosi; si producono così quattro nuclei aploidi, i nuclei di altrettante *ascospore*. Disperse dai moti dell'aria o "sparate" a distanza all'apertura dell'asco, le ascospore germinano, formando nuove ife aploidi. La meiosi può essere seguita da una o più mitosi prima del rilascio delle ascospore: di conseguenza, un asco può contenere anche otto o più spore, fino a un massimo di circa 7000 spore per asco, valore riscontrato in *Trichobolus*.

7.5.5 Basidiomiceti

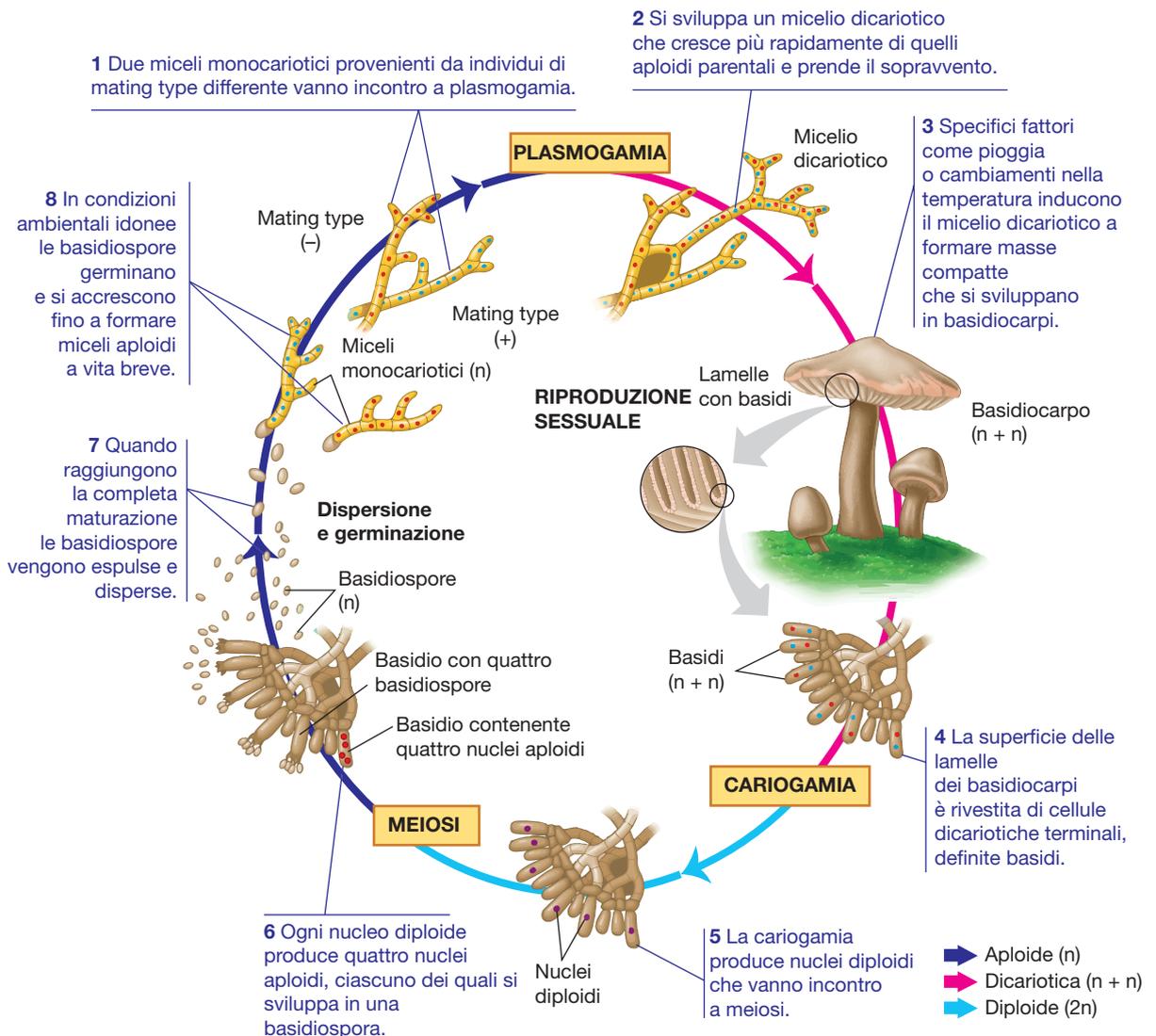
Il micelio della maggior parte dei basidiomiceti (Figura 7.16) è costituito da lunghe ife settate, cioè divise in compartimenti cellulari. Le ife aploidi monocariotiche sono di regola caratterizzate da un mating type basato sulle differenze alleliche in uno (*mating type unifattoriale*) o due loci (*mating type bifattoriale*), ma in alcune specie il numero di mating type può arrivare al migliaio. Due ife monocariotiche di mating type compatibile si uniscono, permettendo la plasmogamia: i nuclei dell'uno migrano nell'altro micelio e si appaiano con i nuclei residenti. La cariogamia è però ritardata, per cui i nuclei compatibili rimangono a coppie e il micelio che si sviluppa viene detto *dicariotico*. La condizione dicariotica può prolungarsi anche per molti anni, fino alla formazione dei corpi fruttiferi, sui quali si differenziano i *basidi*, cellule specializzate (di solito, a forma di clava) nelle quali avviene la cariogamia. Questa è subito seguita dalla meiosi, i prodotti della quale sono quattro *basidiospore* aploidi, che di solito sono portate all'apice del basidio dal quale si distaccano e si disperdono nell'ambiente. Dalla basidiospora si genera un nuovo micelio aploide.

Durante la meiosi si ha segregazione degli alleli che controllano il mating type, per cui le quattro spore prodotte da un basidio appartengono a due tipi diversi nel caso di mating type unifattoriali e a quattro tipi diversi nel caso di mating type bifattoriali. Da questo schema base si allontanano però numerose specie. Vi sono, innanzitutto, basidiomiceti *omotallici*, in cui non si riconoscono mating type, per cui ci può essere fusione fra due ife dello stesso micelio. In altre specie, nel corso della meiosi due nuclei

di mating type diverso, ma tra loro compatibili, migrano in ogni basidiospore, per cui la condizione dicariotica è già presente fin dalla fondazione del nuovo micelio. Molte di queste specie, ma non tutte, formano solo due spore per ogni basidio. In altri basidiomiceti, la meiosi è seguita, quando le spore sono ancora sul basidio, da uno o più cicli di divisione mitotica, per cui da ogni basidio si forma un numero di basidiospore maggiore di quattro, ma non necessariamente multiplo di questo numero, a causa di asimmetrie nella migrazione dei nuclei o della degenerazione di alcuni di essi. Ad esempio, *Craterellus* produce spesso sei spore per basidio e nel comune prataiolo (*Agaricus bisporus*) le spore prodotte da ciascun basidio variano da una a quattro.

Particolarmente complessi sono i cicli biologici di molte **pucciniali** (o ruggini), minuscoli basidiomiceti parassiti delle piante. Il passaggio da una generazione alla successiva è qui mediato da tipi diversi di spore. I basidi delle ruggini sono prodotti dalle *teleospore*, forme di resistenza con le quali il fungo supera l'inverno.

Figura 7.16 Ciclo vitale di un basidiomicete tipo *Agaricus*.



Da una basidiospora aploide, prodotto della meiosi, si sviluppa il micelio primario che si allunga all'interno di una foglia della pianta ospite, emergendo sulla pagina superiore di questa mediante piccoli corpiccioli a forma di fiasco, i *picnidi* (o *spermogoni*), che contengono i minuscoli *spermazi*, frammisti a *ife recettive*. Venuti a contatto con un'ifa recettiva di mating type opposto, in uno spermogonio diverso da quello in cui si sono formati, gli spermazi rilasciano il loro nucleo; quest'ultimo, attraverso l'ifa che attraversa i tessuti interni della foglia, raggiunge un *ecidio* (una pustola gialla sporgente dalla pagina inferiore della foglia), che diventa binucleato. Da quest'ultimo si originano le *ecidiospore*, anch'esse binucleate, al pari del micelio che da esse si forma, sviluppandosi nei tessuti di una nuova pianta ospite sulla quale determina la formazione degli *uredosori*, pustule lineari dai quali si distaccano le *uredospore*, ancora dicariotiche. Alla fine della buona stagione, negli uredosori si producono coppie di cellule che vanno incontro a cariogamia, producendo le teleutospore diploidi. In molte specie, peraltro, il ciclo è più semplice, fino a quello delle specie *microcicliche* che non prevede la formazione di picnidi e di ecidi e neppure il cambiamento di ospite.

Le **ustilaginali** (o carboni) sono un altro gruppo di basidiomiceti parassiti delle piante, caratterizzati da spore pulverulente nerastre, le *teliospore*; queste sono inizialmente dicariotiche, ma in esse avviene la cariogamia, seguita dalla meiosi, proprio al momento della germinazione. I cicli biologici delle ustilaginali sono complessi e vari e spesso prevedono l'alternanza fra una fase unicellulare vegetativa, paragonabile a un lievito, e una fase miceliare. Frequente è la fusione a coppie delle basidiospore prima del loro rilascio.

7.5.6 Licheni

I licheni sono associazioni simbiotiche tra un organismo fotoautotrofo (in genere una clorofita, altrimenti un cianobatterio) e un fungo (in genere un ascomicete). La componente fungina è di norma quella più specializzata, il che giustifica che ne parliamo in questo paragrafo.

Nei funghi coinvolti in simbiosi licheniche si può avere riproduzione vegetativa con meccanismi che rispettano l'associazione fra il simbionte fungino e il simbionte algale, ma anche riproduzione sessuale, che comporta la dissociazione del fungo dall'alga e la successiva ricostituzione della simbiosi lichenica nella generazione successiva. La riproduzione vegetativa può avvenire per semplice frammentazione, oppure attraverso la produzione di *soredi*, piccole masse di ife e di cellule algali.

Nel lichene *Veizdaea aestivalis*, la cui componente fungina è un ascomicete, l'ascospora non produce un micelio, bensì una breve ifa che rilascia un conidio. Sarà quest'ultimo a produrre un nuovo micelio. Conidi possono essere prodotti dalle spore sessuali anche da funghi non impegnati in simbiosi licheniche (alcune specie di ascomiceti dei generi *Ascocoryne*, *Nectria* e *Runstroemia* e alcune specie di basidiomiceti dei generi *Calocera*, *Dacrymyces* e *Exobasidium*).

7.5.7 Microsporidi

Accenniamo da ultimo ai microsporidi, piccolissime forme unicellulari, che rappresentano il più cospicuo gruppo di eucarioti privi di mitocondri e che fino al 1999 erano classificati fra i protozoi. La loro appartenenza ai funghi è comunque oggi universalmente accettata. Sono tutti parassiti intracellulari, soprattutto di insetti, ma anche di crostacei e di pesci e, occasionalmente, anche dell'uomo. Alcuni microsporidi sembrano avere un ciclo puramente asessuale, in altri invece si ha alternanza tra riproduzione sessuale e asessuale, generalmente associata al passaggio a un ospite diverso. Accenniamo al ciclo di un microsporidio noto in quanto responsabile di patologie intestinali occasio-

nali nell'uomo (*Enterocytozoon bieneusi*). Qui una spora (l'unica fase non parassitaria del ciclo), venuta in contatto con un ospite, emette un tubulo polare attraverso il quale il contenuto della spora stessa (*sporoplasma*) viene iniettato in una cellula dell'ospite. Lo sporoplasma va quindi incontro a divisione binaria o multipla (schizogonia). Finalmente, in uno speciale *vacuolo sporangioforo* della cellula ospite, o liberamente nel citoplasma di questa, il parassita va incontro a sporogenesi; per rottura della cellula dell'ospite, le spore si liberano e passano a infettare altre cellule.

7.6 Metazoi

I metazoi hanno ciclo vitale diplonte. La riproduzione sessuale è nota per tutti i gruppi principali ed è spesso accompagnata da forme diverse di riproduzione asessuale, di importanza variabile da gruppo a gruppo.

7.6.1 Poriferi

I poriferi (o spugne) si riproducono di regola per via sessuale; la riproduzione asessuale è abituale solo nelle specie d'acqua dolce, presso le quali si ha la formazione di *gemmule* (prodotte peraltro anche da un piccolo numero di spugne marine), rivestite da una robusta parete di spongina e da spicole di forma caratteristica, che sopravvivono alla morte dell'individuo che le ha formate, resistendo anche a lungo al disseccamento. Da ogni gemmula prenderà origine, di regola, una nuova spugna. Tuttavia, giovani spugne derivanti da più di una gemmula (e anche da più larve, in alcune specie) possono fondersi fra loro dando origine a un unico individuo.

Le spugne hanno capacità rigenerative superiori a quelle di quasi tutti gli altri metazoi; questa capacità permette anche una occasionale riproduzione per frammentazione.

Nei poriferi non vi sono gonadi differenziate. Le specie d'acqua dolce sono per lo più gonocoriche, quelle marine sono spesso ermafrodite proterandre o proterogine. Gli spermatozoi sono per lo più provvisti di flagello, ma quelli delle spugne calcaree ne sono privi, per cui sono immobili e vengono condotti da cellule portatrici a prendere contatto con i gameti femminili. Presso i poriferi dotati di spermatozoi flagellati, la fecondazione può essere esterna oppure interna.

7.6.2 Cnidari

Gli cnidari (vedi Fautin 1992) hanno un ciclo vitale metagenetico, con un'alternanza di generazioni di polipo e medusa, o da questo derivato (Figura 7.17). Lo spermatozoo è di tipo primitivo e privo di acrosoma.

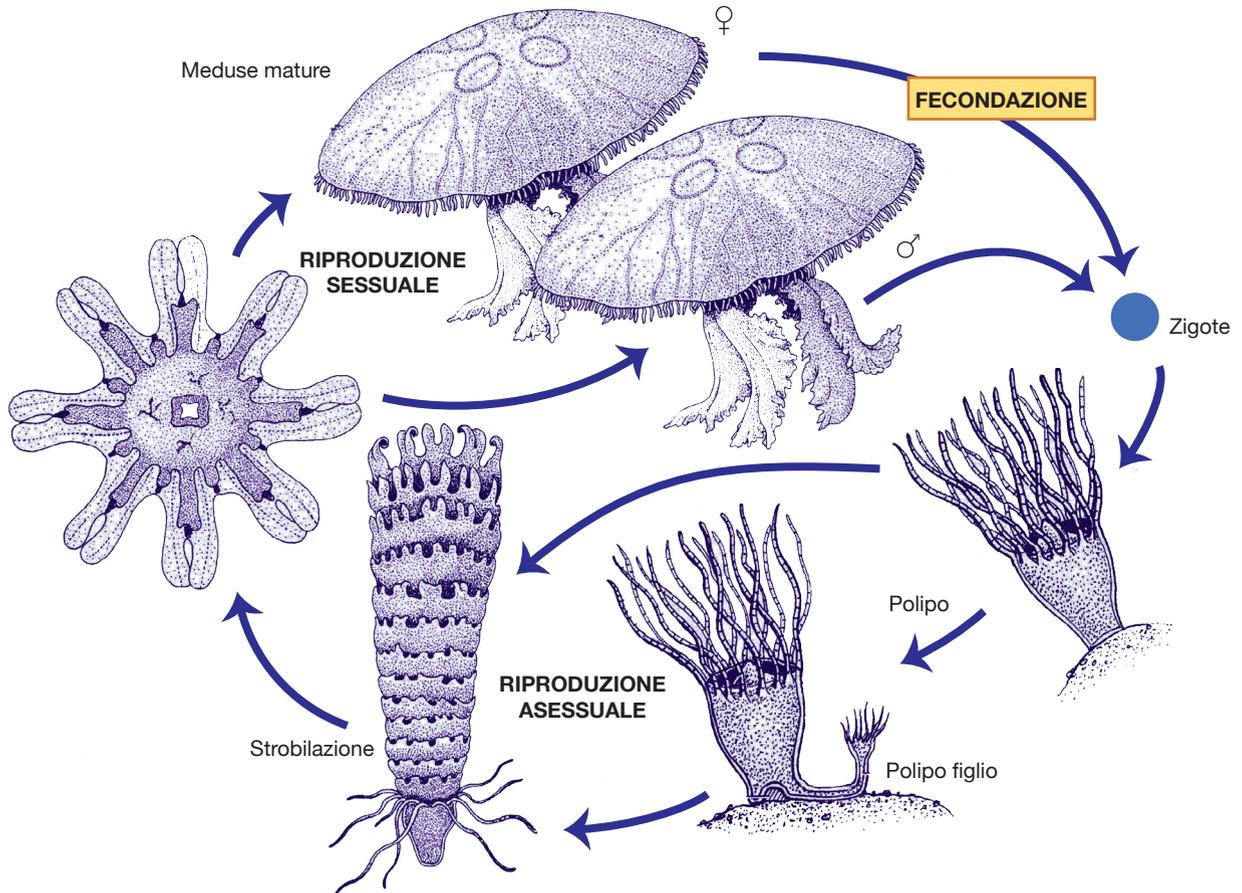
La maggior parte degli cnidari è gonocorica. L'ermafroditismo si manifesta in alcune specie con la capacità di un individuo di cambiare sesso, un po' più spesso in forma di ermafroditismo simultaneo, una condizione più frequente negli antozoi (molte attinie e forse tutti i ceriantari), più rara negli scifozoi (*Nausithoe eumedusoides*, *Chrysaora isoscella*) e negli idrozoi (*Eleutheria dichotoma*).

La riproduzione asessuale è molto diffusa e può portare alla produzione (i) di polipi a partire da altri polipi, (ii) di meduse a partire da altre meduse o (iii) di meduse a partire da polipi. In molti antozoi, la generazione di nuovi polipi a partire da un polipo genitore, o da uno stolone che ne rappresenta un prolungamento, non è seguita dal distacco dei nuovi polipi, per cui si originano delle colonie. Analoga formazione di colonie avviene anche in molti idrozoi, ma in questo caso la colonia comprende di frequente, oltre a un numero variabile di polipi, anche unità interpretabili come meduse modificate. Presso gli antozoi, la riproduzione asessuale può avvenire con modalità molto diverse. In alternativa alla divisione binaria dell'intero polipo genitore, si può avere la formazio-

ne di nuovi polipi per lacerazione (nota in *Metridium senile* e *Aiptasia diaphana*), cioè a partire da un frammento distaccatosi dal piede di un polipo.

La produzione di meduse a partire da altre meduse è limitata agli idrozoi, dove peraltro può manifestarsi in molti modi: i nuovi individui possono infatti prendere origine sul manubrio, alla base dei tentacoli o in prossimità delle gonadi; in *Cladonema radiatum* si osserva invece la divisione longitudinale dell'intera medusa madre.

Figura 7.17 Ciclo vitale metagenetico del medusozoo *Aurelia aurita*.



La riproduzione sessuale avviene generalmente per anfigonia, con fecondazione interna o esterna, a seconda delle specie. La partenogenesi è nota in poche specie, fra le quali gli antozoi *Actinia equina* e *Cereus pedunculatus*. La maggior parte delle specie è ovipara; alcune però praticano cure parentali, provvedendo all'incubazione delle uova all'interno di tasche del loro sistema gastrovascolare (alcuni antozoi e cubozoi) o in altre parti del corpo. Alcuni cubozoi, come *Carybdea marsupialis* e *Alatina alata*, sono vivipari.

Fra gli antozoi, *Alcyonium digitatum* può essere sia gonocorico che ermafrodita, mentre *Cereus pedunculatus* include sia popolazioni partenogenetiche vivipare che popolazioni sessuali gonocoriche ovipare e popolazioni sessuali ermafrodite vivipare. Nelle idre d'acqua dolce, in *Podocoryne*, in *Aurelia* e in *Cyanea*, la fase sessuale è indotta dall'affollamento (alto valore di CO_2).

Nei cubozoi *Copula sivickisi* e *Tripedalia cystophora* c'è un vistoso dimorfismo sessuale e un vero e proprio comportamento di corteggiamento da parte del maschio. Aiutandosi con i tentacoli, il maschio induce la femmina a ingerire una spermatofora, che attraverso la cavità gastrovascolare raggiunge una sorta di spermateca, dove rimane per alcune ore (Marques *et al.* 2015).

SCHEMA 7.2

Casi particolari del ciclo vitale degli cnidari

Nell'idrozoo marino *Margelopsis haeckeli* il polipo, che è solitario e pelagico, genera per gemmazione la medusa, la quale produce sia uova subitane, che si sviluppano subito in polipi, sia uova durevoli, il cui sviluppo in polipo è rinviato alla primavera successiva. Secondo Werner (1955, 1963), le uova durevoli sarebbero uova non ridotte che si sviluppano per partenogenesi ameiotica, per cui l'intero ciclo equivarrebbe di fatto, dal punto di vista genetico, a una semplice riproduzione clonale.

Alla base del polipo di alcuni scifozoi, come *Chrysaora isoscella* e *Aurelia aurita*, può formarsi una specie di capsula dalla quale esce una sorta di larva (*planuloide*) capace di metamorfosarsi in un polipo simile a quello che l'ha generata. Analoga è la formazione di un nuovo polipo a partire da un frustulo pluricellulare che si distacca dalla parete del corpo del polipo in alcuni idrozoi, fra i quali *Craspedacusta sowerbyi*, una specie d'acqua dolce provvista anche dello stadio di medusa.

Planuloidi si formano altresì per via asessuale all'interno della cavità gastrovascolare di alcune *Actinia*, anche da individui di sesso maschile.

Nell'idrozoo *Pegantha smaragdina*, nella cavità gastrovascolare della medusa genitrice si formano per gemmazione larve che vengono successivamente liberate come meduse. In un altro idrozoo, *Cunina proboscidata*, grandi meduse di sesso femminile producono uova che possono svilupparsi con o senza fecondazione. Le uova fecondate danno luogo a larve gamma, che si trasformano in meduse nane di sesso maschile. Le uova non fecondate si sviluppano invece in larve alfa, che per gemmazione danno origine a larve beta. Sia le larve alfa che le larve beta si sviluppano in meduse nane di sesso femminile. Le meduse che derivano da larve alfa producono uova che si sviluppano partenogeneticamente in meduse grandi di sesso femminile; quelle che derivano da larve beta producono uova che vengono fecondate dai maschi nani e si sviluppano in meduse grandi di sesso maschile.

Alcuni cnidari praticano cure parentali: uova e larve di alcuni scifozoi e dell'antozoo *Actinia equina* vengono liberate nell'acqua e poi entrano in altri anemoni di mare, praticando una specie di commensalismo o parassitismo intraspecifico. Le planule di alcuni scifozoi sono allevate esternamente da "genitori adottivi" di altra specie. Gli scifozoi che vivono nell'oceano aperto producono grandi uova che si sviluppano direttamente in piccole meduse o *efire* (*Pelagia*), oppure praticano l'incubazione di polipi (*scifistomi*) modificati, e lo stadio che si libera è la medusa che se ne forma (*Stygiomedusa*).

7.6.3 Ctenofori

Gli ctenofori sono per lo più ermafroditi e capaci di autofecondazione. Alcune specie presentano *dissogonia*: nel corso della vita, un individuo attraversa due distinti periodi riproduttivi, uno giovanile e uno successivo in età adulta. Una popolazione di *Mertensia ovum* del bacino centrale del Mar Baltico si riproduce solo per pedogenesi e pertanto è costituita esclusivamente da larve (Jaspers *et al.* 2012). I gameti vengono generalmente liberati all'esterno, tuttavia sono noti casi di cure parentali (*Tjalfiella* trattiene le uova in tasche incubatrici) e di *larviparia*, cioè di rilascio della prole, da parte dell'organismo parentale, quando essa si trova già in uno stadio larvale.

La riproduzione vegetativa è confrontabile con la lacerazione di alcuni antozoi ed è limitata a due generi che conducono vita bentonica strisciante (*Ctenoplana* e *Coeloplana*).

7.6.4 Placozoi, ortonettidi, diciemidi

I **placozoi** sono minuscoli animali marini bentonici a forma di dischetto, con organizzazione semplicissima. La loro riproduzione è mal conosciuta. Vi è comunque riproduzione asessuale, con formazione di sfere cave di 40-60 μm , atte alla dispersione, e riproduzione sessuale: sono stati osservati spermatozoi e uova, all'interno di uno stesso individuo, ma non si hanno informazioni su meiosi o cariogamia.

Gli **ortonettidi** sono parassiti di invertebrati marini diversi. La forma più comune è rappresentata da un plasmodio derivato da cellule dell'ospite, che si riproduce mediante frammentazione. All'interno del plasmodio si accumulano alcuni nuclei (i cosiddetti *agamonti*) del parassita, che si dividono ripetutamente, producendo gli indi-

vidui sessuati cellularizzati. A seconda della specie, un plasmodio può produrre maschi, femmine o individui di entrambi i sessi. Gli stadi sessuali abbandonano il plasmodio e l'ospite. Nell'acqua, il maschio aderisce alla femmina, che è assai più grande, e i suoi spermatozoi molto piccoli penetrano all'interno di essa attraverso un poro genitale. In alcuni casi l'intero maschio penetra nella femmina in occasione della fecondazione.

Lo zigote si sviluppa in larva ciliata di dispersione, inizialmente avvolta da un rivestimento pluricellulare e con cellule interne libere. In seguito alla lacerazione della parete corporea, la larva abbandona la femmina e attacca un nuovo ospite. Raggiuntolo, la larva perde il proprio rivestimento esterno e ogni cellula interna induce nell'ospite la produzione di un plasmodio.

I **diciemidi** adulti sono parassiti renali dei cefalopodi. Nel caratteristico stadio vermiforme detto *nematogeno* si riconosce un'epidermide che riveste una grande cellula assile. Il nematogeno può riprodursi per via asessuale, per mezzo di *assoblasti* che si originano dalla cellula assile. L'animale giovane abbandona il genitore in seguito alla lacerazione della parete corporea. Un'eccessiva densità di popolazione negli organi escretori dell'ospite innesca nei nematogeni la produzione di *rombogeni* dotati di gonadi ermafrodite, al cui interno ha luogo la fecondazione.

7.6.5 Acelomorfi

A questo gruppo (la cui monofilia è controversa) vengono ascritti gli **aceli** e i **nemertodermatidi**, fino a pochi anni fa inquadrati nei platelminti. Sono poche centinaia di specie di minuscoli animali vermiformi dall'organizzazione molto semplice. Alcune di esse praticano la riproduzione asessuale, per architomia, paratomia o gemmazione. Quest'ultima modalità, ad esempio, è presente in *Convolutriloba retrogemma*, in cui si ha formazione di gemme dall'estremità posteriore del corpo.

La riproduzione sessuale di questi piccoli metazoi ermafroditi prevede la fecondazione interna, che in alcuni nemertodermatidi avviene per via ipodermica.

7.6.6 Gastrotrichi

I gastrotrichi sono ermafroditi. I macrodasiidi, proterandri, si riproducono esclusivamente per anfigonia, mentre nei chetonotidi si ha un'alternanza fra partenogenesi e anfigonia (ciclo eterogonico), oppure una riproduzione esclusivamente partenogenetica. In quasi tutti i gastrotrichi le uova mature vengono rilasciate in seguito alla lacerazione della parete del corpo.

In alcuni macrodasiidi gli organi riproduttori maschili non sboccano in corrispondenza dell'organo copulatore, ma a qualche distanza, per cui l'organo copulatore deve raccogliere lo sperma già emesso all'esterno per trasferirlo poi al partner (si ha cioè una trasmissione indiretta degli spermatozoi, come nelle libellule e nei ragni). Gli spermatozoi vengono iniettati nel corpo del partner oppure vengono attaccati alla superficie corporea esterna di questo, riuniti in spermatofore.

7.6.7 Gnatostomulidi e micrognatozoi

Tutti gli **gnatostomulidi**, minuscoli invertebrati della fauna interstiziale marina, sono ermafroditi. I loro spermatozoi sono spesso privi di flagello e la fecondazione è interna. Mancando i gonodotti, le uova fecondate vengono rilasciate in seguito alla lacerazione dell'epidermide dorsale.

Dei **micrognatozoi**, piccolissimi metazoi la cui unica specie nota (*Limnognathia maerski*) è stata descritta solo nel 2000, si conoscono solo individui di sesso femminile. Questi possiedono un ovario pari, al cui interno matura solo una cellula uovo alla volta. Vengono prodotti due tipi di uova, le une subitane, le altre durevoli.

7.6.8 Sindermi

Sotto il nome di sindermi sono stati recentemente riuniti insieme i tre gruppi (seasonidei, monogononti e bdelloidei) di minuscoli invertebrati acquatici tradizionalmente classificati come **rotiferi**, assieme agli **acantocefali**, animali parassiti di dimensioni assai maggiori.

Tutti i sindermi sono gonocorici e praticano la fecondazione interna, quando non sono partenogenetici. I seasonidei sono anfigonici e praticano la fecondazione per spermatofore. I bdelloidei sono tutti partenogenetici.

Molte specie di monogononti hanno ciclo eterogonico, con alternanza fra anfigonia e partenogenesi, come abbiamo visto nel Paragrafo 2.3 (Figura 7.18). Durante la stagione favorevole, la popolazione è costituita esclusivamente da femmine amittiche, che si riproducono per partenogenesi telitoca (diploide).

Alla fine della stagione favorevole, femmine mittiche, sviluppatasi sotto lo stimolo di specifici segnali ambientali, producono uova aploidi attraverso regolare meiosi. Le uova non fecondate si svilupperanno in maschi aploidi, i cui spermatozoi potranno fecondare altre uova aploidi prodotte dalle femmine mittiche. Le uova fecondate trascorreranno in quiescenza la stagione avversa, per dare origine alla prima generazione di femmine amittiche del nuovo anno.

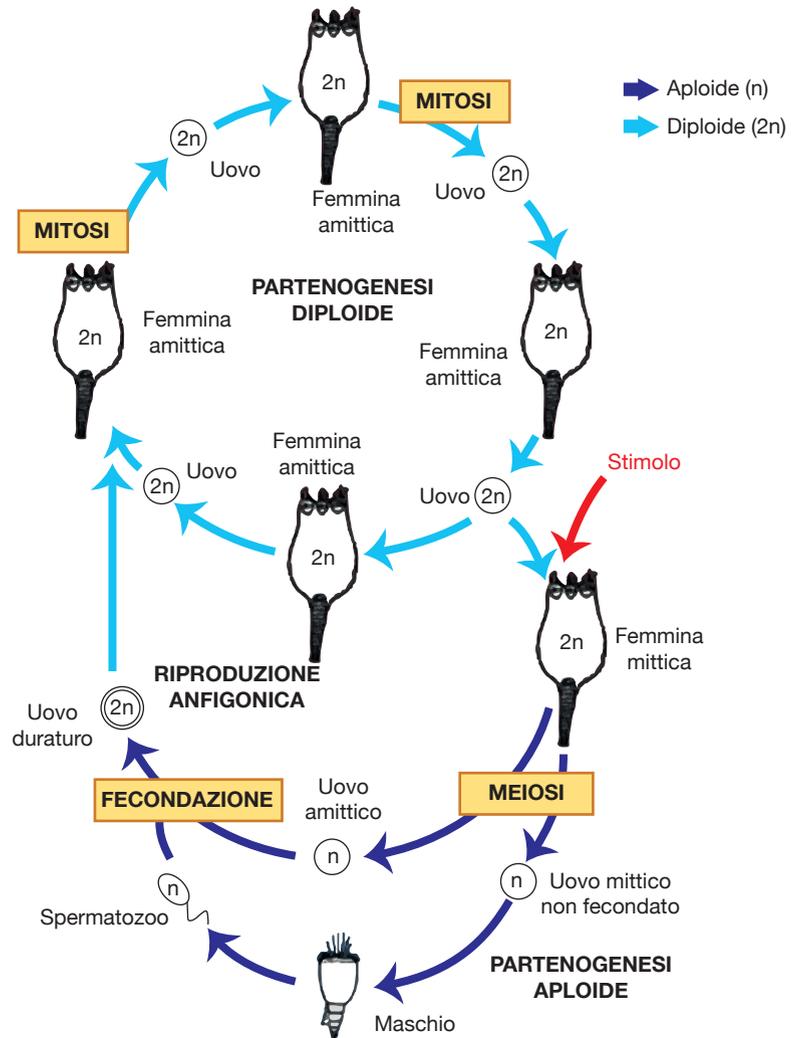


Figura 7.18 Ciclo vitale eterogonico di un rotifero monogononte tipo *Keratella*.

Di regola, una singola femmina di rotiferi monogononti produce esclusivamente uova di un tipo (mittiche oppure amittiche), ma in *Asplanchna*, *Sinantherina* e *Conochiloides* sono stati descritti casi di femmine che hanno prodotto uova dell'uno e dell'altro tipo. Alcune *Asplanchna* sono vivipare. I maschi dei monogononti sono molto più piccoli delle femmine e mancano di intestino, quindi non si alimentano; si trovano spermatozoi attivi in rotiferi maschi già quando essi sono ancora nell'uovo.

7.6.9 Platelmini (rabortofori e catenulidi)

I recenti sviluppi della sistematica zoologica hanno portato a una radicale revisione della classificazione dei cosiddetti vermi piatti. Nell'ambito del tradizionale phylum dei plateminti vengono infatti riconosciuti quattro linee principali. Due di queste, aceli e nemertodermatidi, alle quali abbiamo già fatto cenno, hanno solo affinità remote con gli altri vermi piatti. Qui trattiamo, sotto il nome tradizionale di plateminti, delle altre due linee, quella – ricchissima di specie – dei rabortofori e quella, che comprende solo un piccolo numero di specie, dei catenulidi.

Molti plateminti praticano la riproduzione asessuale e/o sono dotati di notevoli capacità rigenerative. Nelle forme a vita libera sono note sia l'architomia che la paratomia. Quest'ultima può portare alla formazione temporanea di una catena di individui (zoidi) che può contare anche qualche centinaio di unità, come nel catenulide *Africatenula riuruae*.

In alcuni cestodi, come l'echinococco (*Echinococcus granulosus*), la larva (*oncosfera*) che schiude dall'uovo si trasforma in uno stadio cistico (*idatide*) che può andare incontro a riproduzione vegetativa, dando origine a un numero, anche elevato, di *protoscolici*, ciascuno dei quali rappresenta l'abbozzo di una futura tenia adulta.

Quasi tutti i plateminti sono ermafroditi proterandri. Fra le poche forme a sessi separati vi sono i digenei del genere *Schistosoma* e le tenie del genere *Dioecocestus*.

La partenogenesi è molto diffusa, sia quale unica modalità riproduttiva di singole popolazioni, come in alcune planarie d'acqua dolce (forme a vita libera appartenenti al gruppo dei tricladi), sia quale modalità riproduttiva che si alterna all'anfigonia in un complesso ciclo biologico multigenerazionale, come nei digenei.

La fecondazione è interna e molto spesso reciproca; talvolta avviene addirittura nell'ovario, oppure nell'ovidotto (planarie). Gli spermatozoi (provvisi di regola di due flagelli e privi di acrosoma, una condizione insolita presso i metazoi; senza flagello nei catenulidi e nei macrostomorfi) vengono quasi sempre trasferiti per mezzo di un pene. In alcune forme a vita libera il trasferimento degli spermatozoi avviene per via ipodermica (Paragrafo 3.5.1.1). Rara è la produzione di spermatofore. Non sono poche invece le specie che praticano l'autofecondazione, ad esempio il triclade d'acqua dolce *Cura foremanii* e soprattutto le grandi tenie delle quali l'ospite alberga un solo individuo, il caratteristico "verme solitario". Il canale genito-intestinale di alcuni vermi piatti può permettere la digestione di spermi e/o l'autofecondazione.

In alcuni policladi si ha *dissogonia*, vi sono cioè due distinti periodi riproduttivi nel corso della vita, uno a uno stadio giovanile, l'altro da adulto.

Il ciclo biologico di molti plateminti parassiti è molto complesso e di interpretazione ancora incerta. Nel caso dei digenei si riconoscono due fasi, una a riproduzione sessuale (*marita*) e una a riproduzione asessuale (spesso però interpretata come partenogenetica, da cui il nome di *partenita*). La fase asessuale può comprendere, a sua volta, più generazioni di sporocisti e/o di redie.

Il ciclo biologico dei monogenei è, invece, monogenerazionale. Va ricordato il genere *Diplozoon*, i cui rappresentanti, ermafroditi come tutti i membri di questo clade, si uniscono a coppie in unione permanente, con fusione di tessuti e congiungimento della vagina dell'uno con il dotto deferente dell'altro. Sono tutti ovipari, con la sola

eccezione dei *Gyrodactylus*, che presentano poliembrionia accompagnata da viviparità (Paragrafo 3.1.2.4).

In alcuni cestodi il ciclo biologico è distintamente bigenerazionale, per l'intercalazione nel ciclo sessuale del verme di uno stadio (come l'idatide di *Echinococcus granulosus* o la cisti multiloculare di *E. multilocularis*) a partire dal quale si produce per via asessuale un numero, anche molto elevato, di individui capaci di raggiungere la maturità sessuale.

7.6.10 Cicliofori

I cicliofori, descritti per la prima volta nel 1993, comprendono solo due specie, che vivono sulle appendici boccali degli scampi. Il dimorfismo sessuale è molto forte: le femmine misurano quasi mezzo millimetro, mentre i maschi raggiungono a stento i 40 μm e sono formati da non più di 60 cellule. Il ciclo biologico è molto complesso e multigenerazionale. Possiamo partire dalla riproduzione asessuale, che prevede la formazione di una *larva pandora* all'interno di una camera incubatrice di quello che viene considerato convenzionalmente l'adulto (*stadio trofico*) dell'animale. Abbandonato attraverso l'ano l'individuo che lo ha generato, la larva pandora si insedia nelle vicinanze di questo e si trasforma in un nuovo stadio trofico. Poco prima che il crostaceo ospite compia la muta, il ciclioforo si riproduce per via sessuale: cessa di nutrirsi e produce al proprio interno un maschio primario (*larva prometeo*) che, abbandonato il genitore, si attacca a un adulto che è ancora in fase trofica, inducendo in quest'ultimo la formazione di un abbozzo femminile. Questo produrrà un unico oocita, mentre il maschio primario, che è rimasto all'esterno, produce per gemmazione da uno a tre maschi secondari. Dopo la fecondazione la femmina abbandona l'individuo genitore e aderisce alla cuticola dell'ospite in forma di cisti. Da quest'ultima si differenzia un ulteriore tipo di larva (*larva cordoide*), che andrà in cerca di un nuovo ospite, sul quale si svilupperà in stadio trofico.

7.6.11 Entoprotti

Gli entoprotti sono piccoli invertebrati marini (una sola specie è dulcacquicola) bentonici, a forma di polipo individuale o coloniale. Praticano sia la riproduzione asessuale, con formazione di gemme alla base dello stelo o sul lato orale del calice, che la riproduzione sessuale. I loxosomatidi sono generalmente ermafroditi proterandri e i pedicellinidi sono per lo più ermafroditi simultanei, mentre i barentsiidi formano colonie in cui i singoli individui polipiformi sono unisessuali, ma individui dei due sessi coesistono nella stessa colonia. Sono note cure parentali: le uova vengono fecondate quando sono ancora nell'ovario e vengono trattenute in due tasche laterali dell'intestino terminale fino alla liberazione della larva.

7.6.12 Nemertini

La maggior parte dei nemertini è capace di rigenerazione e alcuni (*Lineus* spp.) possono riprodursi per architomia. Quasi tutti i nemertini sono gonocorici; fra le rare specie ermafrodite vi è *Pantionemertes agricola*, uno dei pochissimi nemertini terrestri. La fecondazione è quasi sempre esterna, anche se a volte, invece che nell'acqua libera, avviene all'interno di un manicotto di muco che si forma attorno ai due partner (*pseudocopulazione*). Esistono però anche specie a fecondazione interna e vivipare, come *Proisorhochmus claparedii* e *Pantionemertes agricola*.

7.6.13 Briozoi, foronidei, brachiopodi

I **briozoi** sono animali coloniali, per lo più marini (poche le specie d'acqua dolce); ciascuna unità della colonia (zooide) comprende un cistide e un polipide, dei quali il primo rappresenta una teca entro la quale il secondo può essere retratto. Sono in massima

parte ermafroditi (fanno eccezione gli stenolemi e una parte dei cheilostomi): più precisamente, ermafroditi (a volte simultanei, più spesso proterandri) sono quasi sempre i singoli individui della colonia. La fecondazione è generalmente interna. Quasi tutti i briozoi prestano cure parentali: ospitano infatti le uova nel celoma (alcuni ctenostomi), oppure in particolari strutture degli zooidi o in zooidi specializzati.

Nei briozoi stenolemi, molte specie si riproducono regolarmente per poliembrionia. I primi blastomeri dell'embrione si separano l'uno dall'altro, ma poi si riuniscono di nuovo a formare un embrione primario dal quale si formano per gemmazione embrioni secondari che si sviluppano prevalentemente in larve, ma in alcune specie produrranno invece numerosi embrioni terziari (Zimmer 1997).

I foronidei – tutti marini, al pari dei brachiopodi – hanno sessi separati o sono ermafroditi proterandri. La fecondazione può essere esterna o interna: nelle specie gonocoriche, le femmine catturano lo spermatozoo con il lofoforo; gli spermatozoi raggiungono le uova attraverso l'intestino oppure attraverso i tentacoli, attraversando uno dei mesenterici che suddividono la cavità generale del corpo in quattro compartimenti. In *Phoronis ovalis* gli embrioni vengono incubati nel tubo abitativo dell'adulto.

La maggior parte dei **brachiopodi** ha sessi separati, ma alcune specie sono ermafrodite proterandre. La fecondazione ha luogo nell'acqua. Alcune specie praticano cure parentali.

7.6.14 Molluschi

Nei molluschi esiste solo la riproduzione sessuale, a parte il singolare caso di un bivalve d'acqua dolce africano (*Mutela bourguignati*), il quale produce larve che conducono un periodo di vita parassitaria su pesci, come avviene anche in altri bivalvi d'acqua dolce, ma in questo caso la larva, anziché subire l'attesa metamorfosi, produce una gemma ed è quest'ultima a metamorfosarsi in adulto (Fryer 1961): un caso di riproduzione asessuale al confine con lo sviluppo (vedi Scheda 2.3).

Fra i molluschi hanno sessi separati i cefalopodi, i caudofoveati, gli scafopodi (a dispetto di qualche individuo ermafrodita occasionalmente osservato in un paio di specie) e la maggior parte dei monoplacofori (fa eccezione *Micropilina arntzi*) e dei polioplacofori. Sono ermafroditi molti solenogastri, gasteropodi e bivalvi, con modalità diverse. I bivalvi sono per lo più a sessi separati; gonocorismo ed ermafroditismo possono peraltro coesistere anche fra specie strettamente imparentate. Fra gli ermafroditi, alcuni hanno ovario e testicolo distinti, altri possiedono invece una singola gonade ermafrodita. Non è raro l'ermafroditismo successivo, più spesso proterandro, più raramente proterogino, oppure alternato, come in *Ostrea edulis*, in cui la prima fase sessualmente matura è maschile. Sono noti anche sistemi misti di distribuzione dei ruoli sessuali, come in *Crassostrea virginica*, dove all'interno di una stessa popolazione vi sono individui con identità sessuale permanente, maschi e femmine, e individui ermafroditi successivi (trioicia). I gasteropodi con caratteri più primitivi sono gonocorici, con qualche eccezione come *Crepidula fornicata* (Paragrafo 3.3.2.2), e con qualche caso di partenogenesi telitoca, come in *Melanoides tuberculata*.

In molti gasteropodi, accanto agli spermatozoi tipici vengono prodotti anche spermatozoi atipici con contenuto cromatinico anormale, che hanno la funzione di portare gli spermatozoi tipici fino all'incontro con l'uovo.

La fecondazione è esterna nei caudofoveati, nella maggior parte dei polioplacofori, nei più primitivi fra i gasteropodi e nella maggior parte dei bivalvi e degli scafopodi; spesso, tuttavia, la fecondazione avviene nella cavità del mantello e può preludere a cure parentali. La fecondazione è interna nei solenogastri, nella maggior parte dei gasteropodi e in tutti i cefalopodi e comporta abitualmente l'utilizzo di organi copulatori molto vari per natura e posizione oppure la formazione di spermatofores, o ancora gli uni e le altre insieme.

Nei bivalvi non ci sono organi copulatori; la fecondazione è quasi sempre esterna, ma in qualche caso avviene nella cavità del mantello dell'animale.

Nei gasteropodi a fecondazione interna, gli organi copulatori possono derivare da un tentacolo cefalico, dal margine del mantello oppure dal piede; diffusa è la produzione di spermatofore, sia da parte di specie prive di organo copulatore, sia di specie che ne sono provviste. In alcuni gruppi di gasteropodi, accanto alle uova fertili viene prodotto un numero, anche elevato, di uova trofiche: in alcuni casi il loro contenuto verrà trasferito nelle uova fertili durante l'ovogenesi, in altri casi si avrà oofagia da parte degli embrioni che da quest'ultime si svilupperanno.

I gasteropodi eterobranchi (che corrispondono approssimativamente ai polmonati più gli opistobranchi delle classificazioni tradizionali) sono quasi tutti ermafroditi, per lo più proterandri.

Nelle specie ermafrodite, lo scambio di gameti può essere reciproco, come in *Helix*, oppure unidirezionale. Alcune chioccioline (*Helix*, *Cepaea*) possiedono uno stiletto calcareo, il cosiddetto *dardo d'amore*: nella fase che precede lo scambio dei gameti, questo viene spinto nei tessuti del piede del partner, nel corpo del quale libera un feromone che porta all'eliminazione di eventuali spermatozoi che questo potrebbe aver ricevuto nel corso di uno scambio sessuale precedente. Spesso gli spermatozoi vengono immagazzinati in sacchi spermatici dove si conservano vitali fino a due anni.

Fra i poliplacofori alcune specie sono ovovivipare, altre prestano cure parentali trattando gli embrioni nella cavità del mantello, come fa pure il monoplacoforo *Micropilina arntzi*. Numerose specie di bivalvi trattengono le uova nella cavità del mantello o in tasche marsupiali delle branchie, rilasciando poi larve pronte a disperdersi nell'acqua. Anche presso i gasteropodi si conoscono casi di cure parentali, nei quali le uova (o anche le larve, in gruppi a vita acquatica) vengono ospitate nella cavità del mantello oppure sotto il piede; la specie marina *Janthina janthina* produce un galleggiante, fatto di bolle piene d'aria, al quale le uova vengono appese.

Numerose specie di cefalopodi hanno un notevole dimorfismo sessuale, evidente soprattutto nelle minori dimensioni del maschio e nella trasformazione di uno o due braccia di questo in un organo copulatore, che prende il nome di *ectocotile*, grazie al quale le spermatofore vengono trasferite nei ricettacoli seminali della femmina. In alcune specie, l'ectocotile si distacca dal corpo del maschio e raggiunge in maniera autonoma la cavità del mantello della femmina, seguendo la traccia dei feromoni prodotti da questa.

Si è tradizionalmente ritenuto che i cefalopodi, con la sola eccezione del nautilus (che libera gameti una volta all'anno, anche per vent'anni), fossero semelpari, cioè che si riproducessero una sola volta nella loro vita, anche se per un periodo abbastanza lungo, fino a sette mesi nella seppia (*Sepia officinalis*) (Rocha *et al.* 2001). A questa regola si sottrae però il calamaro vampiro (*Vampyroteuthis infernalis*), per lo meno le femmine della specie che sembra possano avere anche una ventina di periodi di deposizione delle uova, separati da periodi di riposo riproduttivo (Hoving *et al.* 2015).

7.6.15 Anellidi (inclusi pogonofori, sipunculi ed echiuri)

Fra i tradizionali phyla dei metazoi, quello degli anellidi appare a tutt'oggi uno dei più difficili da circoscrivere. I recenti sviluppi della sistematica molecolare hanno indotto a portare (o riportare) al suo interno diversi gruppi, spesso privi di ogni evidenza di divisione del corpo in segmenti, che erano tradizionalmente attribuiti a phyla diversi e ai quali faremo cenno alla fine di questo paragrafo. Inoltre, è venuta a cadere anche la tradizionale distinzione fra policheti (quasi esclusivamente marini, per lo più a sessi separati e provvisti in genere di brevi appendici locomotorie, i parapodi) e clitellati (per lo più d'acqua dolce o terrestri, ermafroditi, sempre privi di parapodi e provvisti invece, a maturità, di

un clitello, una regione specializzata prossima alle aperture genitali ricca di ghiandole specializzate per la produzione di muco utilizzato per formare un manicotto attorno ai due partner nella pseudocopulazione, e un bozzolo per le uova). I clitellati (ai quali appartengono lombrichi e sanguisughe) risultano essere uno dei rami dell'estesa radiazione adattativa dei policheti, per cui quest'ultimo termine si riferisce a un raggruppamento parafilético. Continueremo qui però a usarlo in senso informale (come "policheti") in riferimento ai gruppi marini ai quali l'uso del termine era un tempo ristretto.

Negli anellidi la riproduzione asessuale è diffusa e può avvenire per architomia (frammentazione spontanea in singoli segmenti, come nel polichete *Dodecaceria caulleryi*, o in gruppi di più segmenti, come nell'oligochete enchitreide *Enchytraeus fragmentosus*, seguita in ogni caso dalla rigenerazione dei segmenti mancanti) oppure per paratomia. In quest'ultimo caso, l'individuo genitore si trasforma in uno stolone costituito da una serie di zooidi che progressivamente si differenziano e si distaccano dalla catena. Questa modalità riproduttiva è conosciuta per alcune forme d'acqua dolce (eolosomatidi, alcuni naididi) e marine. In alcuni sillidi si può avere invece la formazione di una serie di gemme all'estremità posteriore del corpo.

I sessi sono separati nella maggior parte dei policheti, mentre i clitellati (oligocheti e irudinei) sono ermafroditi simultanei. L'ermafroditismo è però presente anche in rappresentanti di numerosi cladi di policheti, con soluzioni morfologiche e funzionali differenti. Gli esionidi del genere *Microphthalmus* sono ermafroditi simultanei; nella metà anteriore del loro corpo, che è provvisto di organi copulatori, maturano gli spermatozoi, mentre le uova maturano nei segmenti posteriori. I minuscoli dorvilleidi del genere *Ophryotrocha* sono ermafroditi proterandri, ma in particolari condizioni ambientali possono ritornare dalla fase femminile a una nuova fase maschile.

Fra gli anellidi a sessi separati ve ne sono diversi con determinazione ambientale del sesso (*Bonellia*) e alcuni con determinazione progamica del sesso (*Dinophilus*) (Paragrafo 6.3).

Negli anellidi non vi sono vere gonadi e i gameti vengono spesso espulsi attraverso gli organi escretori (metanefridi), più o meno modificati, e in qualche caso per semplice lacerazione della parete del corpo. Piuttosto rara è la presenza di organi copulatori, che nei policheti del genere *Pisione* (dove – com'è la regola nei policheti – si ha gametogenesi diffusa sulla parete delle cavità celomatiche) sono presenti in molte paia (fino oltre 30, un paio per segmento); un pene è presente anche in alcune sanguisughe, ad esempio in *Haemopsis*.

Sono noti alcuni casi di dimorfismo sessuale estremo. Classico è l'esempio di *Bonellia viridis* e specie affini, appartenenti al gruppo degli echiuri. In *Bonellia*, il maschio nano (1-3 mm) vive all'interno del corpo della femmina, che può raggiungere una lunghezza di una decina di cm, più un prostomio ('proboscide') retrattile che può estendersi fino a un metro. Fortemente dimorfici sono anche i policheti del genere *Osedax*, il cui primo rappresentante è stato descritto solo nel 2004. Si tratta di forme di acque marine profonde, che vivono sui fondali, nei resti scheletrici dei cetacei; i maschi, piccolissimi, vivono in grande numero all'interno dei tubi gelatinosi prodotti dalle femmine, anche a centinaia per tubo.

La partenogenesi è diffusa presso gli oligocheti (una quindicina di lumbricidi, come le comuni *Aporrectodea trapezoides* e *Eiseniella tetraedra*, e alcuni enchitreidi).

In alcuni gruppi di policheti, il corpo comprende una parte anteriore sterile (*atoca*) e una parte posteriore fertile (*epitoca*), formate da segmenti molto diversi anche nell'aspetto esterno. A maturità, la parte epitoca può staccarsi, liberando i gameti in essa maturati.

Nella maggior parte degli anellidi marini la fecondazione è esterna, ma è naturalmente interna nelle poche specie dotate di peni, molte delle quali (ad esempio pisionidi, esionidi e dinofilidi) sono di minuscole dimensioni e vivono nell'ambiente interstiziale, cioè negli spazi tra i granuli di sabbia dei fondali marini. Molti policheti depongono le uova in bozzoli di muco e praticano cure parentali.

Nei lombrichi (oligocheti) si ha *pseudocopulazione*: due individui, orientati in verso opposto tra loro, si accostano in modo che il poro genitale maschile dell'uno si apponga sull'apertura della spermateca dell'altro, così da riversarvi lo sperma. Le sanguisughe (irudinei) non hanno spermateche; l'inseminazione può essere ipodermica, oppure attraverso l'inserimento di un pene nel poro genitale femminile del partner; la fecondazione, in ogni caso, è interna. Mediante la secrezione di cellule ghiandolari del clitello (la regione del corpo ingrossata a maturità, negli oligocheti e negli irudinei), viene prodotto un bozzolo che avvolge le uova, immerse in un liquido trofico pure prodotto da cellule del clitello; negli oligocheti, l'incontro dei gameti avviene nel bozzolo.

All'interno degli anellidi vengono oggi classificati tre gruppi di metazoi dalla biologia riproduttiva interessante, tradizionalmente attribuiti a phyla distinti: i *pogonofori* (che formano attualmente il taxon dei siboglinidi), i sipunculi e gli echiuri.

In linea generale, i **siboglinidi** hanno sessi separati; fa eccezione *Siboglinum poseidoni*. La fecondazione avviene probabilmente all'interno dei tubi in cui vivono le femmine o forse negli ovidotti di queste. Si ritiene che gli spermatozoi (uniti in fasci o in vere e proprie spermatofore) possano essere trasferiti nei tubi delle femmine per mezzo dei tentacoli.

I **sipunculi** sono gonocorici (ma senza dimorfismo sessuale), con la sola eccezione di *Nephasoma minutum*, che è un ermafrodita proterandro; una specie (*Themiste lageniformis*) si riproduce per partenogenesi telitoca. La riproduzione vegetativa è conosciuta in due specie (*Sipunculus robustus* e *Aspidosiphon elegans*), dove avviene, rispettivamente, per gemmazione e per divisione trasversale del corpo.

Tutte le specie di **echiuri** hanno sessi separati ed è nota solo la riproduzione sessuale. Di regola la fecondazione ha luogo nell'acqua aperta. I due sessi sono morfologicamente indistinguibili, a eccezione dei bonelliidi, che sono caratterizzati da un dimorfismo sessuale estremo, con maschi nani. In *Bonellia viridis* i maschi vivono sul corpo della femmina o all'interno di questa. La fecondazione delle uova ha luogo nei nefridi delle femmine. *Bonellia viridis* costituisce l'esempio classico di determinazione del sesso da interazione con conspecifici, ma sembra che sia in gioco anche una componente genetica. In ogni caso, le larve si sviluppano nella maggior parte dei casi in femmine, a meno che non soggiornino per alcuni giorni, durante una fase critica dello sviluppo, sul corpo di una femmina, nel qual caso si sviluppano preferenzialmente in maschi.

7.6.16 Tardigradi e onicofori

Quasi tutti i **tardigradi** sono gonocorici, ma le specie del genere *Isohypsibius* presentano ermafroditismo simultaneo. Nelle specie terrestri e d'acqua dolce è diffusa la partenogenesi, generalmente ameiotica, non di rado associata a poliploidia. Di molti echiniscidi non si conoscono i maschi. La fecondazione è generalmente interna, tuttavia in alcune forme acquatiche l'inseminazione è esterna, in quanto gli spermatozoi sono rilasciati dal maschio nello spazio fra la vecchia e la nuova cuticola di una femmina in muta: di qui gli spermatozoi raggiungono la cloaca della femmina e quindi le uova, che vengono fecondate all'interno del corpo materno.

Gli **onicofori** hanno sessi separati e sono quasi sempre anfigonici, ma è nota una popolazione partenogenetica telitoca di *Epiperipatus imthurni*. La fecondazione, nota peraltro solo per poche specie, avviene per mezzo di spermatofore che il maschio attacca in prossimità dell'apertura genitale della femmina (ad esempio in *Peripatus*) oppure a un punto qualsiasi del corpo di questa (*Peripatopsis*). Vi sono specie vivipare matrotrofiche (tutti i peripatidi e alcuni peripatopsidi), vivipare non matrotrofiche (alcuni peripatopsidi) e ovipare (altri peripatopsidi). Le specie ovipare (per esempio *Ooperipatus*, *Ooperipatellus*), ma anche una specie vivipara non matrotrofica (*Austroperipatus eridelos*), possiedono un ovopositore.

7.6.17 Nematomorfi, priapulidi, loriciferi e chinorinchi

Nematomorfi, priapulidi, loriciferi e chinorinchi sono tutti gonocorici. La fecondazione è esterna nei priapulidi (con la possibile eccezione delle piccole specie interstiziali), interna nei nematomorfi (nel genere marino *Nectonema* per vera copulazione, nei gordiacei invece per *pseudocopulazione*, cioè in maniera simile a quanto avviene nei lombrichi), nei loriciferi e, probabilmente, nei chinorinchi. In quest'ultimi, la lunghezza di uno spermatozoo può essere pari a un quinto della lunghezza dell'intero animale. Una specie di nematomorfi, *Paragordius obamai*, è partenogenetica (Hanelt *et al.* 2012).

7.6.18 Nematodi

Nella maggior parte dei nematodi i sessi sono separati. Organi riproduttori a parte, i due sessi possono essere praticamente identici, ma in alcune specie il dimorfismo sessuale è notevole, fino al caso estremo di *Sphaerularia bombi*, un parassita dei bombi (imenotteri sociali). Nelle femmine di questa specie si realizza un'efficace soluzione all'altrimenti insanabile contrasto fra la minima elasticità della cuticola che avvolge il corpo e la produzione di una voluminosa massa di uova. A maturità, infatti, si ha il prolasso dell'enorme utero, che può raggiungere un volume di 300 volte superiore a quello del minuscolo verme, che finisce per apparire come una minuscola appendice del suo enorme apparato riproduttore estroflesso. I rhabditidi saprobi e zooparassiti sono a volte ermafroditi, somigliano esternamente a femmine e praticano l'autofecondazione. In diverse specie dei generi *Caenorhabditis*, *Pristionchus* e *Oscheius* coesistono individui ermafroditi e individui di sesso maschile. In *Meloidogyne* si riscontrano, accanto all'anfigonia, forme di partenogenesi telitoca, sia meiotica che ameiotica. Alcune specie d'acqua dolce e del suolo si riproducono esclusivamente per partenogenesi, meiotica in *Rhabditis*, ameiotica negli eteroderidi, o per pseudogamia in alcuni rhabditidi.

La fecondazione è interna. Gli spermatozoi, privi di flagello, vengono inseriti dal maschio nell'apertura genitale della femmina e di qui si spostano con movimenti ameboidi fino alle cellule uovo.

Alcune specie sono vivipare, sia tra i nematodi a vita libera (per esempio, *Anoplostoma viviparum*) sia fra quelli parassiti, come la trichina (*Trichinella spiralis*) e la filaria di Medina (*Dracunculus medinensis*).

7.6.19 Artropodi

Negli artropodi – le cui capacità rigenerative sono quasi sempre ridottissime o nulle – la riproduzione asessuale è limitata alla poliembrionia, conosciuta soprattutto in alcuni imenotteri (Paragrafo 3.1.2.4).

La condizione gonocorica è nettamente prevalente e si accompagna molto spesso a un vistoso dimorfismo sessuale. Le dimensioni dei maschi sono spesso assai ridotte rispetto a quelle delle femmine (emblematico è il caso dei ragni del genere *Nephila*, ad esempio una lunghezza del corpo di 35 mm nelle femmine e non più di 5 mm nel maschio di *N. plumipes*); molto diversa è spesso anche la livrea: per questa ragione, è capitato che maschio e femmina della stessa specie siano stati inizialmente descritti come specie diverse. In molti insetti solo il maschio è capace di volare, mentre la femmina possiede ali assai ridotte e non funzionali, o ne è del tutto priva: ciò si verifica ad esempio in molte lucciole (coleotteri lampiridi), in molti imenotteri, nei lepidotteri psichidi e in molti omotteri (cocciniglie). Notevole è il dimorfismo sessuale delle cocciniglie: le loro femmine sono attere e larviformi e in molti casi, dopo aver attraversato un primo stadio a vita libera, si fissano definitivamente sulla pianta ospite, assumendo un aspetto a scudetto, con zampe e antenne fortemente regredite; i maschi invece sono mobili e generalmente alati.

Le forme più estreme di dimorfismo sessuale si osservano però fra i crostacei parassiti, in particolare in alcune famiglie di isopodi e di copepodi, dove la femmina matura, oltre a raggiungere dimensioni gigantesche, assume un aspetto che nulla conserva della consueta architettura di un artropode.

L'ermafroditismo non è raro fra i crostacei: sono ermafroditi simultanei i remipedi e i cefalocaridi; ermafroditi sono anche quasi tutti i cirripedi (ma alcuni toracici sono androdioici; vedi Paragrafo 3.3.3) e poche specie di altri gruppi (gli ascotoracidi tetracidi; alcuni gamberetti, proterandri; alcuni isopodi, proterandri o proterogini). In alcune specie di branchiopodi, accanto ai maschi ci sono individui con gonade ermafrodite, che si comportano da femmine in presenza di maschi, ma da ermafroditi sufficienti automittici in assenza di quelli. Tra i tanaidacei, alcune specie sono gonocoriche, altre ermafrodite simultanee, altre ancora ermafrodite proterogine, con accentuato polimorfismo maschile.

L'ermafroditismo è invece rarissimo negli altri gruppi di artropodi.

La partenogenesi telitoca è diffusa. Fra gli aracnidi, la si incontra in un piccolo numero di scorpioni, ambipigi, ragni, palpigradi, pseudoscorpioni, opilioni e in molti acari; fra i miriapodi, in pochissimi chilopodi e diplopodi. Fra i crostacei, la partenogenesi è apparentemente obbligata negli ostracodi darwinulidi, in qualche cladocero e in qualche isopode terrestre; facoltativa in altri ostracodi; alternata all'anfigonia, in un ciclo eterogonico, in buona parte dei cladoceri (Figura 7.19; vedi Paragrafo 2.3).

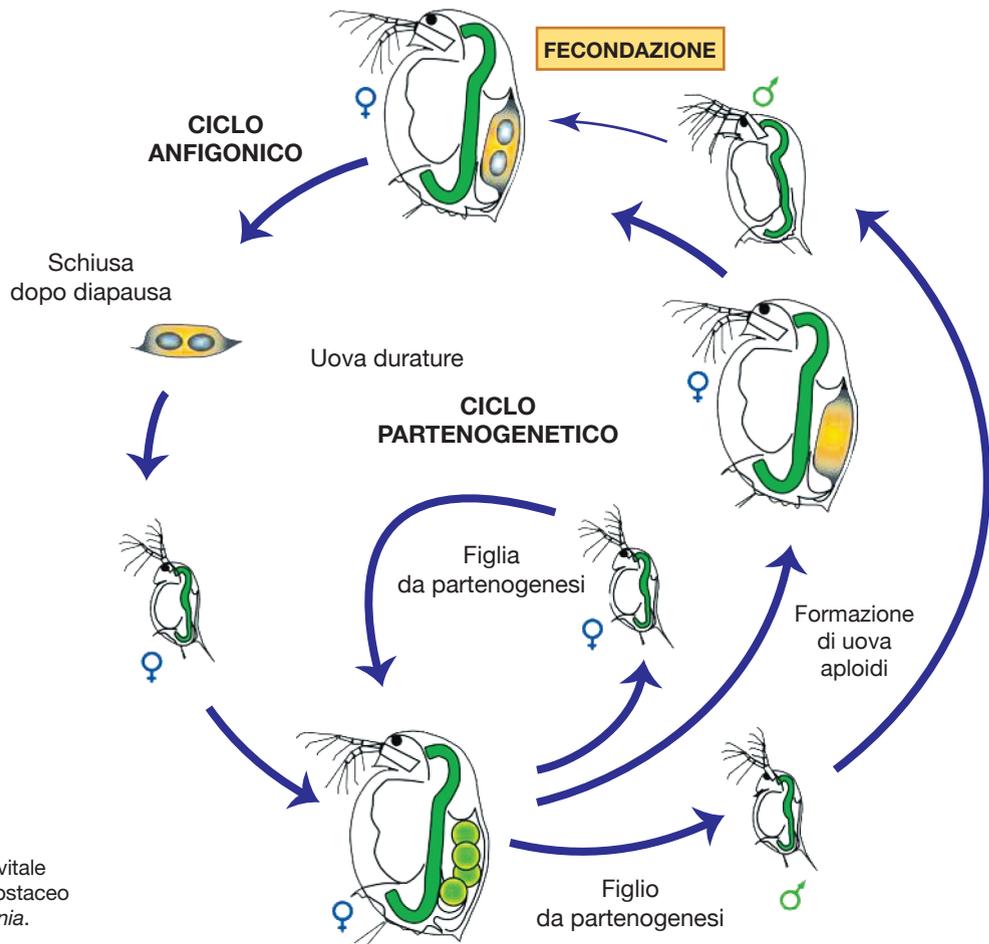


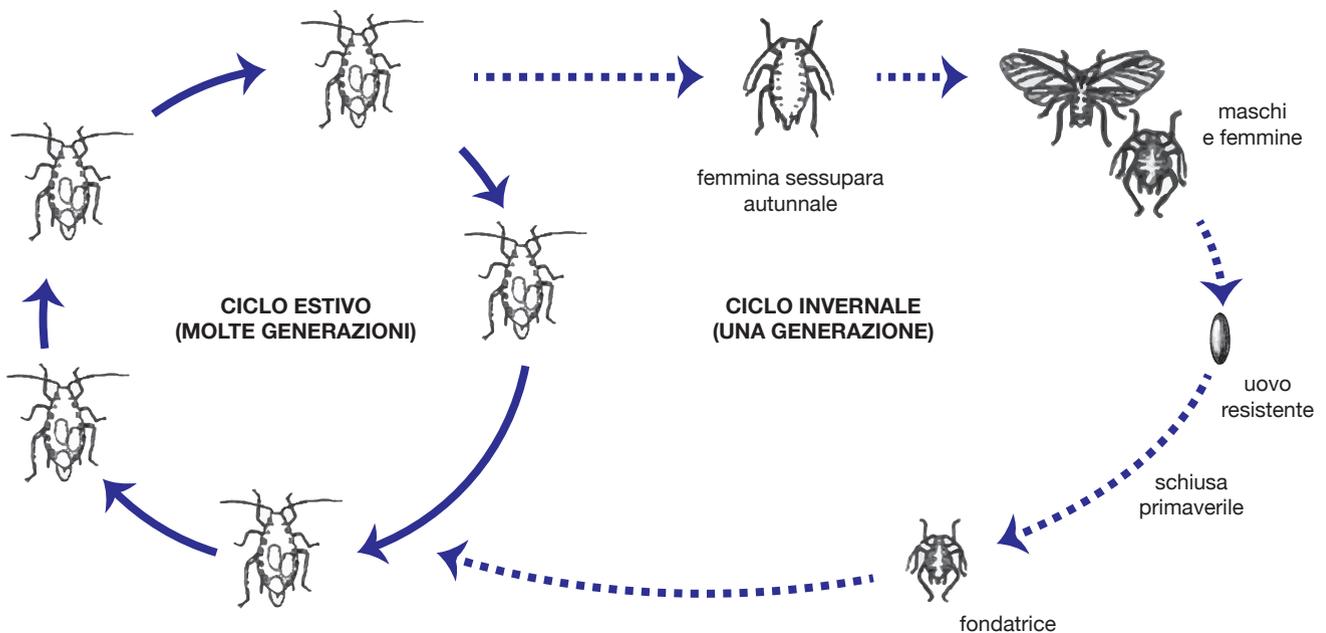
Figura 7.19 Ciclo vitale eterogonico di un crostaceo cladocero tipo *Daphnia*.

Fra gli insetti, la partenogenesi è nota in alcune mantidi, molti fasmidi (obbligatoria o facoltativa), psocotteri (obbligatoria o facoltativa), alcuni tisanotteri, omotteri (alcune cocciniglie, alcuni aleurodidi). La partenogenesi ha talora carattere geografico, soprattutto fra i coleotteri curculionidi (Paragrafo 3.6.2) e si alterna all'anfigonia, in un ciclo eterogonico, nella maggior parte degli afidi (Figura 7.20; vedi Paragrafo 2.3).

La fecondazione è quasi sempre interna, anche nelle forme acquatiche; le uniche eccezioni sono rappresentate dagli xifosuri e dai pantopodi. Il trasferimento degli spermatozoi può avvenire con modalità molto diverse e non sempre implica un contatto diretto dei due partner. Nei chelicerati il trasferimento degli spermatozoi è diretto (tramite gonopodi o peni) in ragni, opilioni, ricinulei, solifugi e alcuni acari, indiretto negli altri, a volte tramite spermatofore. Negli scorpioni queste hanno forma complessa e vengono trasferite al termine di lunghi rituali di corteggiamento. Utilizzano spermatofore, sempre fra i chelicerati, anche uropigi, amblipigi e pseudoscorpioni; fra i miriapodi, tutti i chilopodi, i sinfili, i pauropodi e i diplopodi penicillati; un grande numero di crostacei, i cui spermatozoi sono in genere privi di flagello; fra gli esapodi i proturi, i collemboli, i dipluri, gli archeognati, gli zigentomi e alcuni gruppi di insetti alati. Non sempre le spermatofore vengono accolte dalla femmina nelle sue vie genitali esterne. Nei sinfili, in particolare, le spermatofore vengono raccolte con la bocca e conservate in tasche parabuccali; le uova riceveranno lo sperma all'esterno del corpo materno, subito dopo essere state deposte.

La grande maggioranza degli artropodi è ovipara, tuttavia non mancano le forme vivipare lecitotrofiche (la maggior parte degli scorpioni, alcuni blattodei, psocotteri e tisanotteri, i dermatteri *Marava arachidis* e *Chaetospania borneensis* (Kočárek 2009), gli eterotteri polictenidi). Sono vivipare matrotrofiche alcune specie di scorpioni e di blattodei e due generi molto specializzati di dermatteri, entrambi epizoi su mammiferi: *Hemimerus* e *Arizenia*.

Figura 7.20 Ciclo vitale eterogonico di un afide tipo *Aphis*.



Le cure parentali sono molto diffuse. Nei picnogonidi le uova vengono portate dal maschio fino alla schiusa. Nei ragni le uova vengono deposte in bozzoli di seta che in alcune famiglie vengono fissati al substrato, in altre vengono portati in giro dalla femmina, fissati ventralmente all'opistosoma (la parte posteriore del corpo), oppure trattenuti fra le appendici boccali (cheliceri), per tutta la durata dello sviluppo embrionale. Dopo la schiusa, i giovani dei licosidi rimangono sul corpo della madre fino alla prima muta, quelli di altri ragni (alcuni *Coelotes*, *Theridion* e *Stegodyphus*) rimangono anche successivamente sulla tela di caccia della madre e ricevono cibo da questa.

Negli pseudoscorpioni, le uova fecondate vengono portate dalla femmina in un sacco da essa secreto e attaccato in prossimità della sua apertura genitale, dalla quale esce un fluido nutritivo prodotto nell'ovario, che viene aspirato dagli embrioni, a volte in modo assai veloce, grazie alla particolare conformazione del faringe embrionale. Negli amblipigi le uova vengono trattenute per 3-4 mesi dalla femmina in un marsupio ventrale. Le femmine di alcuni solifugi si trattengono presso le uova fino alla schiusa.

Nell'ambito dei miriapodi sono note cure parentali prestate dalla madre nei chilopodi craterostigmomorfi, scolopendromorfi e geofilomorfi; dalla madre o dal padre in alcuni diplopodi.

Nei crostacei le uova vengono spesso portate dalla femmina, ad esempio da parte dei branchiopodi in un ovisacco in corrispondenza dell'undicesimo paio di appendici del tronco, dalla maggior parte dei copepodi in uno o due sacchi ovigeri (alcune specie però rilasciano le uova singolarmente nell'acqua), in molti ostracodi in uno spazio dorsale all'interno del carapace bivalve, sotto al carapace nei termosbenacei, fra le appendici toraciche (pereiopodi) nei leptostraci, in molti stomatopodi e in alcuni eufausiacci, attaccate alle appendici addominali (pleopodi) in tutti i decapodi esclusi i peneidi, che le liberano nell'acqua. Le femmine dei peracaridi (misidacei, anfipodi, tanaidacei, isopodi) possiedono un marsupio, formato da espansioni laminari (oostegiti) delle appendici toraciche.

In molti insetti (ad esempio, nella maggior parte dei dermatteri, in numerosi eterotteri, embiotteri e coleotteri idrofilidi) la femmina protegge l'ovatura con il proprio corpo. Cure parentali prolungate sono note in numerose specie di coleotteri crisomelidi cassidini e in alcuni gruppi di imenotteri sinfiti (tentredinidi, panfilidi), mentre gli eterotteri tingidi del genere *Gargaphia* e di vari generi di omotteri membracidi rimangono con la loro prole fino a che questa raggiunge l'età adulta.

Astucci protettivi per le uova (ooteche) sono realizzati da mantidi e blatte e dalle termiti più primitive (*Mastotermes*). Forme molto raffinate e complesse di cure parentali sono presenti negli imenotteri, fino alle forme legate all'eusocialità (api, vespe, formiche), che si è evoluta indipendentemente anche negli isotteri (termiti).

Molto varia, all'interno degli artropodi, è la distribuzione temporale dello sforzo riproduttivo (Minelli e Fusco 2013). A un estremo dello spettro troviamo le effimere (efemerotteri), fragili insetti la cui vita adulta difficilmente si prolunga oltre un giorno o pochissimi giorni, quanto basta per un unico accoppiamento, subito seguito, nelle femmine, dall'ovideposizione. In molti altri artropodi il periodo fertile è nettamente più lungo e occupa una frazione più o meno estesa dello stadio finale (adulto) dello sviluppo, senza tuttavia che intervengano ulteriori mute dopo l'inizio dell'attività riproduttiva. Questa è la condizione in cui si trovano praticamente tutti gli insetti pterigoti, oltre ai proturi, alla maggior parte degli aracnidi, una parte dei diplopodi, i paupodi, i copepodi e alcuni ostracodi fra i crostacei. In molti altri artropodi, però, l'attività riproduttiva si prolunga in una successione più o meno lunga di stadi, morfologicamente simili fra loro ma separati da mute. Così si comportano i pantopodi, una parte dei diplopodi, i chilopodi, i sinfilii, molti crostacei compresi i malacostraci e

gli esapodi diversi dai proturi e dagli pterigoti: nell'ambito di quest'ultimi vanno però considerati a parte gli efemeroteri, nei quali, una muta separa il fugace stadio adulto dal precedente e altrettanto fugace stadio di subimmagine. Limitata a pochi gruppi è invece la *periodomorfosi*, in cui l'animale attraversa due o più stadi fertili, separati però da uno o più stadi intercalari in cui gonadi e appendici sessuali sono più o meno estesamente regrediti: il fenomeno è conosciuto nei maschi di alcuni diplopodi julidi e in alcuni collemboli. Simile è il comportamento delle femmine dei crostacei isopodi, dove ciascun periodo riproduttivo si estende su due stadi: nel primo, la femmina possiede uno spazio ventrale (*marsupio*) per l'incubazione delle uova, delimitato da lamine (*oostegiti*) portate da alcune paia di zampe, ed è questa la condizione in cui può venire inseminata; nel secondo, nel quale si prolunga l'incubazione, gli oostegiti sono ridotti e la femmina non può venire inseminata. La *muta parturiale* che si accompagna al rilascio della prole dal marsupio della madre apre a questa un nuovo ciclo riproduttivo.

7.6.20 Chetognati

I chetognati sono ermafroditi proterandri. Nel genere *Spadella*, bentonico, la fecondazione è incrociata e reciproca, mentre per le forme pelagiche non è esclusa l'autofecondazione, che è stata osservata in laboratorio in specie che tuttavia possono anche ricorrere alla fecondazione incrociata. La fecondazione è interna, mancano però gli organi copulatori, per cui gli spermatozoi vengono semplicemente applicati, a pacchetti, sulla superficie del corpo del partner, dove si spostano fino a raggiungere il poro genitale e quindi gli organi riproduttori interni.

7.6.21 Echinodermi

Gli echinodermi sono in prevalenza gonocorici; sono ermafrodite alcune specie di ofiuroidei, asteroidei e oloturoidei, generalmente di dimensioni inferiori a 1 cm, che sono spesso vivipare o prestano cure parentali. Poche specie, fra le quali la comune stella di mare *Asterias rubens*, sono partenogenetiche. La fecondazione è quasi sempre esterna; fanno eccezione solo una specie abissale di oloturie e pochissime specie di asteroidei e di ofiuroidei.

Cure parentali sono note per un piccolo numero di specie, distribuite però in tutti i gruppi principali di echinodermi. In alcune comatule (crinoidi non pedunculati) gli embrioni si sviluppano in tasche incubatrici (marsupi) scavate in particolari pinnule delle braccia. Camere incubatrici sono presenti anche in alcuni ricci (spatangidi), mentre altri ricci (cidaridi) proteggono la prole fra le spine di cui sono ricoperti. Alcune stelle di mare (*Hymenaster*, *Peltaster*) trattengono gli embrioni nella camera respiratoria della faccia aborale, altre in tasche gastriche. Negli ofiuroidei lo sviluppo può svolgersi in tasche incubatrici note come *borse genitali*. Anche nei cetrioli di mare l'incubazione può avvenire in sedi diverse: tra i tentacoli (dendrochiroti), sotto la suola strisciante (*Psolus*), in varie camere incubatrici del rivestimento corporeo e perfino nel celoma (sinaptidi).

Nelle larve degli asteroidei può avvenire una riproduzione asessuale, per paratomia (con il distacco di larve figlie dalla punta delle braccia), oppure per autotomia (distacco spontaneo) della porzione anteriore del lobo preorale oppure ancora per il distacco dall'estremità delle braccia di individui simili a embrioni precoci. In alcune specie è possibile la riproduzione asessuale anche negli adulti, per scissione al centro o per rigenerazione da parti distaccatesi per autotomia che però comprendano almeno una parte del disco centrale.

7.6.22 Emicordati

Negli enteropneusti i sessi sono separati e la fecondazione è esterna.

Gli pterobranchi sono mal conosciuti dal punto di vista della riproduzione e della sessualità. Nelle forme coloniali, zooidi maschili e zooidi femminili possono coesistere nella stessa colonia. In *Rhabdopleura normani* la fecondazione avviene all'interno dei tubi in cui vive la colonia e nei quali vengono trattenuti gli embrioni fino alla formazione della larva. La riproduzione vegetativa per gemmazione è un fenomeno diffuso, sia nei cefalodiscidi che nei rhabdopleuridi.

7.6.23 Cefalocordati

I cefalocordati (o *acrani*) sono gonocorici. I gameti vengono liberati in seguito alla lacerazione delle pareti dello spazio peribranchiale sopra le gonadi e raggiungono l'acqua attraverso il poro atriale. La fecondazione è esterna.

7.6.24 Tunicati

I tunicati sono ermafroditi, con la sola eccezione di una specie di appendicolare (*Oikopleura dioica*). Praticano sia la riproduzione sessuale che quella asessuale (Gasparini *et al.* 2015).

Nelle ascidie si ha ermafroditismo simultaneo. La fecondazione avviene spesso nello spazio peribranchiale, dove si compie l'intero sviluppo embrionale; in rari casi (*Botrylloides*, *Hypsistozoa*) si arriva alla viviparità matrotrofica: le uova fecondate vengono trattenute nel segmento terminale dell'ovidotto, dove ricevono nutrimento dal genitore.

La riproduzione asessuale può dare origine alle strutture multiple rappresentate dalle cosiddette ascidie sociali, in cui i diversi zooidi derivati da una sola larva sono uniti da uno stolone, e dalle sinascidie, nelle quali l'integrazione fra gli zooidi si estende fino alla condivisione della tunica e del sistema circolatorio e a volte anche alla formazione di uno spazio cloacale comune nel quale riversano insieme i loro sifoni esalanti.

I taliacei (salpe e dolioli) hanno un ciclo vitale metagenetico, con alternanza di generazioni a riproduzione sessuale e asessuale. La salpa *Thalia democratica* è un ermafrodita sufficiente con fecondazione interna (Boldrin *et al.* 2009); la forma solitaria (oozoide) è prodotta sessualmente. Essa genera uno stolone ventrale, che a sua volta produce una catena di 25-50 paia di blastozooidi. Per strobilazione, lo stolone si articola in 1-3 catene di blastozooidi sessuali. Da queste, si distaccano a uno a uno i blastozooidi, ermafroditi proterogini. L'ovario produce un solo uovo che viene fecondato da uno spermatozoo prodotto dallo stesso blastozooide.

Nei tunicati coloniali sono noti, complessivamente, molti meccanismi di riproduzione asessuale (Brown e Swalla 2012):

- *gemmazione stoloniale aggregata*, un meccanismo di gemmazione molto modificato, evolutosi nei tunicati pelagici (salpe) nei quali si sviluppa una catena laterale (stolone), all'estremità della quale si differenziano progressivamente le gemme di nuovi zooidi;
- *gemmazione peribranchiale* delle ascidie coloniali appartenenti agli stolidobranchi (es., *Botryllus*, *Botrylloides*) a partire da un'estroflessione degli epiteli esterni che circondano il sacco branchiale e l'integrazione di cellule mesodermiche e del sangue che circondano il cestello branchiale;
- *gemmazione pilorica*, tipica delle ascidie coloniali appartenenti agli aplusobranchi (es., *Didemnum*, *Diplosoma*) a partire da due gemme opposte che si

sviluppano simultaneamente nella regione epicardica alla base dell'endostilo o dell'esofago di un individuo. Una gemma si differenzia in una nuova sacca branchiale e si fonde con il vecchio addome, l'altra si differenzia in un nuovo addome che si fonde con il vecchio sacco branchiale, formando così due nuovi individui;

- *gemmazione stoloniale*, praticata da alcune ascidie coloniali appartenenti agli aplusobranchi e ai flebobranchi (per esempio, *Perophora*), che si verifica a intervalli regolari lungo lo stolone;
- *strobilazione*, una forma di gemmazione di alcune ascidie coloniali appartenenti agli aplusobranchi (per esempio, *Aplidium*), che prevede il distacco di una porzione dell'individuo in corrispondenza della sua estremità posteriore-addominale;
- *gemmazione terminale*, che si verifica in alcune ascidie coloniali appartenenti ai flebobranchi (per esempio, *Perophora*) per rilascio dall'estremità dello stolone di una gemma pelagica;
- *gemmazione vascolare*, tipica delle ascidie coloniali appartenenti agli stolidobranchi (per esempio, *Botryllus*, *Botrylloides*, *Symplegma*) che si verifica per incapsulamento di cellule derivate dal sangue da parte dell'epitelio vascolare, lungo i vasi sanguigni che collegano gli zooidi all'interno della tunica comune.

7.6.25 Cranioti (vertebrati)

Il termine cranioti si riferisce a tutti gli animali tradizionalmente chiamati vertebrati, tra i quali tuttavia il gruppo dei missinoidi non possiede vertebre. Il termine vertebrati andrebbe così riferito ai cranioti non missinoidi.

I cranioti si riproducono quasi esclusivamente per via sessuale, l'unica eccezione essendo rappresentata dai rari casi di poliembrionia (Paragrafo 3.1.2.4).

Nella maggior parte dei casi i sessi sono separati, ma tra i pesci ossei non sono poche le specie ermafrodite, come descritto nel Capitolo 3; una specie ermafrodita è nota anche presso i condroitti: lo squalo *Apristurus longicephalus* (Iglésias *et al.* 2005).

Nei cranioti gonocorici la determinazione del sesso è più spesso cromosomica, ma è invece ambientale (dipendente, in genere, dalla temperatura) in diversi pesci ossei (cicliidi, aterinidi, peciliidi), alcuni serpenti, alcune lucertole, diverse tartarughe e tutti i cocodrilli in cui il fenomeno è stato finora studiato. Fra le specie di teleostei, anfibi e rettili con determinazione genetica del sesso sono note sia l'eterogametia femminile che l'eterogametia maschile; in alcuni serpenti e lucertole è noto anche il sistema XO. Gli uccelli hanno eterogametia femminile, i mammiferi di norma eterogametia maschile, sebbene siano noti anche sistemi con eterocromosomi multipli, tra i quali spiccano per complessità quelli che si trovano tra i monotremi (Paragrafo 6.1.1).

Della partenogenesi e di altri fenomeni metasessuali nei vertebrati si è detto nel Capitolo 3.

La fecondazione è interna nei condroitti, in alcuni osteitti (peciliidi, anablepidi, emiranfidi, goodeidi) e in tutti i rettili, compresi gli uccelli, e in tutti i mammiferi. Nell'ambito degli anfibi, la fecondazione avviene per mezzo di spermatofore nella maggior parte degli urodeli (eccetto sirenidi, inobiidi e criptobranchidi che praticano la fecondazione esterna), è interna presso le cecilie ed è quasi sempre esterna negli anuri. In quest'ultimo gruppo, la fecondazione interna è conosciuta solo in *Ascaphus truei* (la "rana con la coda", il cui maschio possiede una cloaca estroflettibile che funge da organo copulatore), in due generi di rospi africani (*Nectophrynooides* e *Nimbaphrynooides*), in una specie estinta che viveva a Porto Rico (*Eleuterodactylus jasperii*) e nel

dicroglosside di Sulawesi *Limnonectes larvaepartus*. Quest'ultimo è unico tra gli anuri a fecondazione interna a partorire girini (Iskandar *et al.* 2014), mentre le poche altre specie depongono in breve tempo le uova fecondate, oppure, al contrario, le trattengono nel loro corpo, dove la prole si sviluppa fino a raggiungere l'organizzazione definitiva.

Quasi tutti i tetrapodi, con poche eccezioni (vedi Paragrafo 2.9), sono iteropari con ciclo vitale di durata superiore all'anno. È quindi degno di nota il caso del camaleonte *Furcifer labordi*, che è semelparo con un ciclo annuale. Maschi e femmine di questa specie vivono circa 7 mesi come embrione e solo 4-5 mesi a vita libera, il che fa assomigliare il loro ciclo vitale a quello di molti insetti (Karsten *et al.* 2008).

Coda

Siamo giunti al termine di questa escursione attraverso i fenomeni della riproduzione dei viventi. Non è stato un viaggio breve, ma il lettore si sarà certo reso conto che avrebbe potuto essere ancora più lungo, e di molto. In ciascun gruppo tassonomico la riproduzione coinvolge processi biologici molto diversi: dalle trasformazioni del genoma al comportamento sociale, dalla resistenza a condizioni ambientali avverse alle migrazioni. Con questi “altri aspetti” della biologia di un organismo la riproduzione confina e negli stessi spesso sconfinava. Cos'è di comune allora a tutti questi fenomeni riproduttivi? In altre parole, cos'è in definitiva la riproduzione?

Nell'Introduzione e nel Capitolo 1 abbiamo presentato diverse argomentazioni sulla base delle quali si affermava che fornire una rigorosa definizione del concetto di riproduzione e segnare i suoi confini rispetto ad altre attività dei viventi, o rispetto ad altri processi biologici, non sono affatto operazioni facili. Adottando una strategia pragmatica per la nostra esposizione, da subito abbiamo fornito un certo numero di definizioni operative e di precisazioni su concetti fondamentali della biologia, allo scopo di introdurre un linguaggio comune per tutti gli argomenti e i taxa che avremmo trattato. Queste enunciazioni iniziali ci hanno accompagnato per l'intero libro, ma avevamo anche promesso che alla fine, più informati, saremmo tornati su questo tema.

Che dire quindi adesso, dopo che abbiamo visto figli procreati solo allo scopo di nutrirne altri, piante che affidano il proprio polline ai pipistrelli, vermi nel cui ciclo vitale si susseguono fasi riproduttive che più diverse non potrebbero essere, rotiferi che non conoscono il sesso da decine di milioni di anni e alberi apparentemente immortali? Dopo che abbiamo visto processi riproduttivi sfumare in quelli della crescita, della rigenerazione e della metamorfosi? Siamo nella posizione di avanzare una nuova e migliore definizione di “riproduzione” rispetto a quella abbozzata quasi trecento pagine più indietro? In effetti, un'altra domanda potrebbe sorgere spontanea. Se per tutto il libro ne abbiamo fatto sostanzialmente a meno, e siamo tuttavia riusciti ad addentrarci in un'esplorazione ragionata dei processi riproduttivi e delle loro interazioni con altri processi biologici, apparentemente senza perderci o disperderci, ne abbiamo veramente bisogno? Questo dubbio è analogo a quello recentemente avanzato da alcuni autori riguardo la necessità o meno di una definizione del concetto di “sviluppo” (Pradeu *et al.* 2016). In verità, sono numerosi i concetti in biologia che costituiscono fondamentali strumenti di lavoro, ma al tempo stesso mancano di una definizione univoca e condivisa, e sono difficili da circoscrivere in modo rigoroso. Tra questi, i concetti di “specie” e di “omologia” e lo stesso concetto di “vivente”.

Questi problemi, che molti biologi lascerebbero volentieri alla discussione dei filosofi, sconfinano effettivamente nell'epistemologia e su di essi si sono spesi fiumi di inchiostro. Senza addentrarci quindi in una discussione che ci porterebbe lontano dal tema di questo libro, nonché dalle competenze dei suoi autori, accenniamo so-

lamente a quella che, più che una soluzione del problema, rappresenta una presa d'atto dell'impossibilità di risolverlo nei termini che si vorrebbe.

Vi sono concetti e fenomeni che per loro natura non si prestano a essere circoscritti e definiti.

Nelle *Ricerche filosofiche* (1953), il filosofo Ludwig Wittgenstein chiama a modello un concetto apparentemente semplice come quello di "gioco". Nonostante la nostra familiarità con esso, il tentativo di trovare un insieme di condizioni necessarie e sufficienti affinché un'attività possa essere definita un gioco sembra essere destinato al fallimento. Non vi è alcuna funzione o caratteristica condivisa da tutti i giochi e solo dai giochi. Una definizione abbastanza ampia da includere attività così disparate come i giochi da tavolo, i giochi di carte, i giochi con la palla, i giochi di ruolo e i giochi sportivi includerà facilmente anche molti "non-giochi". Al contrario, una definizione abbastanza stretta da escludere tutti i non-giochi escluderà di certo anche molti giochi tipici. Invece di elencare un insieme di condizioni necessarie e sufficienti a separare i giochi dai non-giochi, Wittgenstein suggerisce di pensare a una rete di relazioni che attraversano il paesaggio linguistico multidimensionale occupato dal concetto di "gioco". Alcune di queste relazioni possono collegare più tipi, o esempi, di gioco, altre ne collegano ulteriori esempi, e altre ancora uniscono alcuni (ma non tutti) gli esempi di diverse classi di giochi.

Il concetto di gioco, in altre parole, è individuato da un insieme relativamente fluido di caratteristiche, così che i giochi sono riconoscibili attraverso una rete di relazioni che per analogia Wittgenstein ha denominato "somiglianza di famiglia". Infatti, i membri di una famiglia umana potrebbero somigliarsi non perché *condividono tutti una particolare caratteristica*, ma piuttosto perché ciascun membro *condivide qualche caratteristica con qualche altro membro della stessa*. Per esempio, alcuni membri potrebbero avere occhi simili, mentre altri potrebbero avere capelli simili, o gesticolare o camminare in modo simile, ma nessuna di queste caratteristiche si troverà in tutti i membri della famiglia, ed esclusivamente in questi. Alcuni membri della famiglia potrebbero addirittura non assomigliare affatto ad altri, ma essere a questi assimilabili attraverso una catena di somiglianze ad altri membri.

Tornando alla riproduzione e adottando il punto di vista di Wittgenstein, sembra evidente che la nostra incapacità di pervenire a una definizione precisa di "riproduzione" non dipende dal fatto che non sappiamo cosa sia questo fenomeno, o che difettiamo di fantasia nel cercare di formularne un enunciato rigoroso. Il punto è che non esiste un insieme di condizioni necessarie e sufficienti a delimitare tutte le diverse forme di riproduzione che abbiamo incontrato. Il concetto di riproduzione è di per sé vago e sfumato. Questo non lo rende un concetto inutile o scabro, a patto però che lo si tratti per quello che è. L'unico vero rischio è quello di volerlo a tutti i costi imbrigliare attraverso arbitrarie scelte classificatorie rigide. Sarebbe un tentativo destinato a fallire e che ci allontanerebbe dalla vera natura del fenomeno. Nelle parole di Eraclito, "la natura ama nascondersi", e questo è solo uno dei tanti modi.

Possiamo così rilassarci pensando alla riproduzione come "una famiglia di concetti affini", che ruotano attorno all'idea intuitiva e familiare di riproduzione e che, in un senso o in un altro, coinvolgono la generazione dei viventi.

Di là da classificazioni e teorizzazioni, questa nostra escursione nella biologia della riproduzione ci riporta alla fine alle "infinite forme bellissime" dei viventi celebrate da Darwin ne *L'origine delle specie* (1859), in particolare all'enorme varietà di espedienti attraverso i quali si realizza, giorno dopo giorno, la loro continuità attraverso il tempo, come speriamo di aver mostrato nelle pagine di questo libro.

Bibliografia

- Ackermann, M., Stearns, S., Jenal, U. 2003. Senescence in a bacterium with asymmetric division. *Science* 300: 1920.
- Adamson, M. L. 1989. Evolutionary biology of the Oxyurida (Nematoda): biofacies of a haplodiploid taxon. *Adv. Parasitol.* 28: 175-228.
- Adamson, M., Ludwig, D. 1993. Oedipal mating as a factor in sex allocation in haplodiploids. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B* 341: 195-202.
- Agrawal, A. F. 2001. Sexual selection and the maintenance of sexual reproduction. *Nature* 411: 692-695.
- Agrawal, S. C. 2012. Factors controlling induction of reproduction in algae—review: the text. *Folia Microbiol.* 57: 387-407.
- Aisenberg, A., Peretti A. V. 2011. Sexual dimorphism in immune response, fat reserve and muscle mass in a sex role reversed spider. *Zoology* 114: 272-275.
- Ajzenberg, D., Bañuls, A. L., Su, C., Dumètre, A., Demar, M., Carme, B., Dardé, M. L., 2004. Genetic diversity, clonality and sexuality in *Toxoplasma gondii*. *Int. J. Parasitol.* 34: 1185-1196.
- Alberts, B., Johnson, A., Lewis, J., Raff, M., Roberts, K., Walter, P. 2015. *Molecular biology of the cell*, VI ed. Garland Science, New York.
- Alby, K., Schaefer, D., Bennett, R. J. 2009. Homothallic and heterothallic mating in the opportunistic pathogen *Candida albicans*. *Nature* 460: 890-893.
- Alcock, J. 2013. *Animal behavior. An evolutionary approach*, X ed. Sinauer Associates, Sunderland, Ma.
- Andrade, M. C. B. 1996. Sexual selection for male sacrifice in the Australian redback spider. *Science* 271: 70-72.
- Arnold, A. P. 2012. The end of gonad-centric sex determination in mammals. *Trends Genet.* 28: 55-61.
- Aron, S., de Menten, L., Van Bockstaele, D. R., Blank, S. M., Roisin, Y. 2005. When hymenopteran males reinvented diploidy. *Curr. Biol.* 15: 824-827.
- Arroyo, M. T. K., Uslar, P. 1993. Breeding systems in a temperate Mediterranean-type climate montane sclerophyllous forest in central Chile. *Bot. J. Linn. Soc.* 111: 83-102.
- Asplen, M. K., Whitefield, J. B., De Boer, J. G., Heimpel, G. E. 2009. Ancestral state reconstruction analysis of hymenopteran sex determination mechanisms. *J. Evol. Biol.* 22: 1762-1769.
- Avise, J. C. 2008. *Clonality. The genetics, ecology and evolution of sexual abstinence in vertebrate animals*. Oxford University Press, New York.
- Avise, J. C. 2011. *Hermaphroditism: a primer on the biology, ecology, and evolution of dual sexuality*. Columbia University Press, New York.
- Bachtrog, D., Kirkpatrick, M., Mank, J. E., McDaniel, S. F., Pires, J. C., Rice, W., Valenzuela, N. 2011. Are all sex chromosomes created equal? *Trends Genet.* 27: 350-357.

- Balon, E. K. 1975. Reproductive guilds in fishes: a proposal and definition. *J. Fish. Res. Bd. Canada* 32: 821-864.
- Balon, E. K. 1984. Patterns in the evolution of reproductive styles in fishes. In G. W. Potts, R. J. Wootton (a cura di) *Fish reproduction: strategies and tactics*, pp. 35-53. Academic Press, London.
- Barske, L. A., Capel, B. 2010. Sex determination: an avian sexual revolution *Nature* 464: 171-172.
- Bauer, R. T., Newman, W. A. 2004. Protandric simultaneous hermaphroditism in the marine shrimp *Lysemata californica* (Caridea: Hippolytidae). *J. Crustac. Biol.* 24: 131-139.
- Bauer, R. T. 1986. Sex change and life history pattern in the shrimp *Thor manningi* (Decapoda: Caridea): a novel case of partial protandric hermaphroditism. *Biol. Bull.* 170: 11-31.
- Bauer, R. T. 2000. Simultaneous hermaphroditism in caridean shrimps: a unique and puzzling sexual system in the Decapoda. *J. Crust. Biol.* 20 (special number 2): 116-128.
- Baurain, D., Brinkmann, H., Petersen, J., Rodríguez-Ezpeleta, N., Stechmann, A., Demoulin, V., Roger, A. J., Burger, G., Lang, B. F., Philippe, H. 2010. Phylogenomic evidence for separate acquisition of plastids in cryptophytes, haptophytes, and stramenopiles. *Mol. Biol. Evol.* 27: 1698-1709.
- Bell, G. 1980. The costs of reproduction and their consequences. *Am. Nat.* 116: 45-76.
- Bell, G. 1982. *The masterpiece of nature. The evolution and genetics of sexuality*. Croom Helm, London e Canberra.
- Bell, G. 1988. *Sex and death in Protozoa: The history of an obsession*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Bell, G., Praiss, M. 1986. Optimality and constraint in a self-fertilized alga. *Evolution* 40: 194-198.
- Beukeboom, L. W., van de Zande, L. 2010. Genetics of sex determination in the haplodiploid wasp *Nasonia vitripennis* (Hymenoptera: Chalcidoidea). *J. Genet.* 89: 333-339.
- Beukeboom, L., Vrijenhoek, R. C. 1998. Evolutionary genetics and ecology of sperm-dependent parthenogenesis. *J. Evol. Biol.* 11: 755-782.
- Bewley J.D., Bradford K., Hilhorst H. Honogaki H. 2012. *Seeds: physiology of development, germination and dormancy*, III ed. Springer, New York.
- Bickel, R. D., Cleveland, H. C., Barkas, J., Jeschke, C. C., Raz, A. A., Stern, D. L., Davis, G. K. 2013. The pea aphid uses a version of the terminal system during oviparous, but not viviparous, development. *EvoDevo* 4:10.
- Biddle, F. G., Eden, S. A., Rossler, J. S., Eales, B. A. 1997. Sex and death in the mouse: genetically delayed reproduction and senescence. *Genome* 40: 229-235.
- Birkhead, T. R., Hosken D. J., Pitnick S. S. (a cura di) 2008. *Sperm biology. An evolutionary perspective*. Academic Press, London.
- Bogart, J., Bi, K., Fu, J., Noble, D. W. A., Niedzwiecki, J. 2007. Unisexual salamanders (genus *Ambystoma*) present a new reproductive mode for eukaryotes. *Genome* 50: 119-136.
- Boldrin, F., Martinucci, G., Holland, L. Z., Miller, R. L., Burighel, P. 2009. Internal fertilization in the salp *Thalia democratica*. *Can. J. Zool.* 87: 928-940.
- Bonner, J. T. 2000. *First signals*. Princeton University Press, Princeton.
- Bonnet, X. 2011. The evolution of semelparity. In R. D. Aldridge, B. C. Jellen, D. S. Siegel, S. S. Wisniewski (a cura di) *Reproductive biology and phylogeny of snakes*, pp. 645-672. Science Publishers, Enfield, NH.

- Boschetti, C., Leasi, F., Ricci, C. 2011. Developmental stages in diapausing eggs: an investigation across monogonont rotifer species. *Hydrobiologia* 662: 149-155.
- Bouillon, J., Gravili, C., Pagès, F., Gili, J.-M., Boero, F. 2006. *An introduction to Hydrozoa. (Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle, 194)*. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.
- Bourlière, F. 1964. *The natural history of mammals*, III ed. Knopf, New York.
- Boyden, A. 1950. Is parthenogenesis sexual or asexual reproduction? *Nature* 166: 820.
- Brakefield, P. M., Zwaan, B. J. 2011. Seasonal polyphenisms and environmentally-induced plasticity in the Lepidoptera - the coordinated evolution of many traits on multiple levels. In T. Flatt, A. Heyland (a cura di) *Mechanisms of life history evolution*, pp. 243-252. Oxford University Press, Oxford.
- Brien, P. 1973. Les démosponges. Morphologie et reproduction. In P. P. Grassé (a cura di) *Traité de zoologie*, Vol. 3, pp. 133-461. Masson, Paris.
- Brown, F. D., Swalla, B. J. 2012. Evolution and development of budding by stem cells: ascidian coloniality as a case study. *Dev. Biol.* 369: 151-162.
- Buble, W. J., Pashuk, O. 2010. Life history of a simultaneously hermaphroditic fish, *Diplectrum formosum*. *J. Fish Biol.* 77: 676-691.
- Buckley, D., Alcobendas, M., García-París, M., Wake, M. H. 2007. Heterochrony, cannibalism, and the evolution of viviparity in *Salamandra salamandra*. *Evol. Dev.* 9: 105-115.
- Bull, J. J. 1983. *Evolution of sex determining mechanisms*. Benjamin/Cummings, Menlo Park, CA.
- Buss, L. 1987. *The evolution of individuality*. Princeton University Press, Princeton.
- Butterfield, N. J. 2000. *Bangiomorpha pubescens* n. gen. n. sp.: implications for the evolution of sex, multicellularity and the Mesoproterozoic/Neoproterozoic radiation of eukaryotes. *Paleobiology* 26: 386-404.
- Casiraghi, M. 2011. Simbiosi. In M. Ferraguti, C. Castellaci (a cura di) *Evoluzione. Modelli e processi*, pp. 272-293. Pearson Italia, Milano.
- Casselton, L. A. 2002. Mate recognition in fungi. *Heredity*, 88: 142-147.
- Cavallin, M. 1971. La polyembryonie substitutive et la probléme de l'origine de la lignée germinale chez le phasme *Carausius morosus* Br. *C. R. Acad. Sci. Paris* 272: 462-465.
- Cavicchioli, R. (a cura di) 2007. *Archaea: molecular and cellular biology*. ASM Press, Washington, DC.
- Chaparro, O. R., Schmidt, A. J., Pardo, L. M., Andrade, P. V., Wagner, C. E., Cubillos, V. M. 2011. Reproductive strategy of the semelparous clam *Gaimardia bahamondei* (Bivalvia, Gaimardiidae). *Invert. Zool.* 130: 49-59.
- Chapman, H., Houliston, G. J., Robson, B., Iline, I. 2003. A case of reversal: the evolution and maintenance of sexuals from parthenogenetic clones in *Hieracium pilosella*. *Int. J. Plant Sci.* 164: 719-728.
- Charlesworth, B., Dempsey, N. D. 2001 A model of the evolution of the unusual sex chromosome system of *Microtus oregoni*. *Heredity*, 86: 387-394.
- Charlesworth, D. 2002. Plant sex determination and sex chromosomes. *Heredity* 88: 94-101.
- Chemisquy, A. 2015. Peramorphic males and extreme sexual dimorphism in *Monodelphis dimidiata* (Didelphidae). *Zoomorphology* 184: 587-599.
- Clark, J. R. 1983. Age-related changes in trees. *J. Arboriculture*, 9: 201-205.

- Clark, W. R. 1996. *Sex and the origin of death*. Oxford University Press, New York.
- Clifton, K. E. 1997. Mass spawning by green algae on coral reefs. *Science* 275: 1116-1118.
- Cohan, F. M. 1999. Genetic structure of prokaryotic populations. In R. S. Singh, C. B. Krimbas (a cura di) *Evolutionary genetics: from molecules to morphology*, pp. 475-489. Cambridge University Press, Cambridge.
- Cook, J.M. 2002. Sex determination in invertebrates. In I. C. W. Hardy (a cura di) *Sex ratios. concepts and research methods*, pp. 178-194. Cambridge University Press, Cambridge.
- Cordaux, R., Bouchon, D., Grève, P. 2011. The impact of endosymbionts on the evolution of host sex-determination mechanisms. *Trends Genet.* 27: 332-341.
- Craig, S. F., Slobodkin, L. B., Wray, G. A., Biermann, C. H. 1997. The 'paradox' of polyembryony: a review of the cases and a hypothesis for its evolution. *Evol. Ecol.* 11: 127-143.
- Crespi, B. J. 1992. Cannibalism and trophic eggs in subsocial and eusocial insects. In M. Elgar, B. J. Crespi (a cura di) *Cannibalism: ecology and evolution among diverse taxa*, pp. 176-213. Oxford University Press, Oxford.
- Cronberg, N., Natcheva, R., Hedlund, K. 2006. Microarthropods mediate sperm transfer in mosses. *Science*, 313: 1255.
- D'Souza, T. G., Michiels, N. K. 2010. The costs and benefits of occasional sex: theoretical predictions and a case study. *J. Hered.* 101(Supplement 1): S34-S41.
- Dallai, R. 2014. Overview on spermatogenesis and sperm structure of Hexapoda. *Arthr. Struct. Dev.* 43, 257-290.
- Danovaro, R., Dell'Anno, A., Pusceddu, A., Gambi, C., Heiner, I., Kristensen, R. M. 2010. The first metazoa living in permanently anoxic conditions. *BMC Biology* 8, 30.
- Darwin, C. R. 1859. *On the origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races on the struggle for life*. Murray, London.
- De Meeûs, T., Prugnolle, F., Agnew, P. 2007. Asexual reproduction: genetics and evolutionary aspects. *Cell. Mol. Life Sci.* 64: 1355-1372.
- Deakin, J. E., Hore, T. A., Koina, E., Graves, J. A. M. 2008. The status of dosage compensation in the multiple X chromosomes of the platypus. *PLoS Genet.* 4(7): e1000140.
- Den Bakker, H. C., VanKuren, N. W., Morton, J. B., Pawlowska, T. E. 2010. Clonality and recombination in the life history of an asexual arbuscular mycorrhizal fungus. *Mol. Biol. Evol.* 27: 2474-2486.
- Devlin, R. H., Nagahama, Y. 2002. Sex determination and sex differentiation in fish: an overview of genetic, physiological and environmental influences. *Aquaculture* 208: 191-364.
- Dournon, C., Houillon, C., Pieau, C. 1990. Temperature sex-reversal in amphibians and reptiles. *Int. J. Dev. Biol.* 34: 81-92.
- Dutrillaux, A. M., Pluot-Sigwalt, D., Dutrillaux, B. 2010. (Ovo-)viviparity in the darkling beetle, *Alegoria castelnaui* (Tenebrioninae: Ulomini), from Guadeloupe. *Eur. J. Entomol.* 107: 481-485.
- Eisen, J. A., Coyne, R. S., Wu, M., Wu, D., Thiagarajan, M. et al. 2006. Macronuclear genome sequence of the ciliate *Tetrahymena thermophila*, a model eukaryote. *PLoS Biol* 4(9): e286.
- Ellegren, H. 2008. Sex chromosomes: platypus genome suggests a recent origin for the human X. *Curr. Biol.* 18: R557-R559.

- Embley, T. M. 2006 Multiple secondary origins of the anaerobic lifestyle in eukaryotes. *Philos. Trans. R. Soc. B* 361: 1055-1067.
- Erickson, J. W., Quintero, J. J. 2007. Indirect effects of ploidy suggest X chromosome dose, not the X:A ratio, signals sex in *Drosophila*. *PLoS Biol.* 5(12): e332.
- Evans, J. P., Kelley, J. L., Bisazza, A., Finazzo, E., Pilastro, A. 2004. Sire attractiveness influences offspring performance in guppies. *Proc. R. Soc. London B* 271: 2035-2042.
- Evans, P. C., Lambert, N., Maloney, S., Furst, D. E., Moore, J. M., Nelson, J. L. 1999. Long-term fetal microchimerism in peripheral blood mononuclear cell subsets in healthy women and women with scleroderma. *Blood* 93: 2033-2037.
- Extavour, C. G., Akam, M. 2003. Mechanisms of germ cell specification across the metazoans: epigenesis and preformation. *Development* 130: 5869-5884.
- Fahy, G.M. 2010. Precedents for the biological control of aging: experimental postponement, prevention, and reversal of aging processes. In G. M. Fahy (a cura di) *The future of aging. Pathways to human life extension*, pp. 127-225. Springer, Dordrecht.
- Farrar, D. R. 1990. Species and evolution in asexually reproducing independent fern gametophytes. *Syst. Biol.* 15: 98-111.
- Fautin, D. G. 1992. Cnidaria. In K.G. Adiyodi, R.G. Adiyodi (a cura di) *Reproductive biology of invertebrates*, Vol. V, pp. 31-52. Oxford & IBH Publishing, New Delhi.
- Fernando, D. D., Lazzaro, M. D., Owens, J. N. 2005. Growth and development of conifer pollen tubes. *Sexual Plant Reprod.* 18: 149-162.
- Finch, C. E. 1990. *Longevity, senescence, and the genome*. The University of Chicago Press, Chicago, Il.
- Fitch, H. S. 1985. Variation in clutch and litter size in New World reptiles. *Univ. Kans. Mus. Nat. Hist. Misc. Publ.* 76: 1-76.
- Flatt, T., Heyland, A. (a cura di) 2011. *Mechanisms of life history evolution*. Oxford University Press, Oxford.
- Flindt, R. 2003. *Amazing numbers in biology*. Springer, Berlin.
- Flinn, K. M. 2006. Reproductive biology of three fern species may contribute to differential colonization success in post-agricultural forests. *Am. J. Bot.* 93: 1289-1294.
- Flores-Renteria, L., Molina-Freaner, F., Whipple, A. V., Gehring, C. A., Dominguez, C. A. 2013. Sexual stability in the nearly dioecious *Pinus johannis* (Pinaceae). *Am. J. Bot.* 100: 602-612.
- Flot, J.-F., Hespels, B., Li, X., Noel, B., Arkhipova, I., Danchin, E. G. J. 2013. Genomic evidence for ameiotic evolution in the bdelloid rotifer *Adineta vaga*. *Nature* 500: 453-457.
- Fraser, C., Hanage, W. P., Spratt, B. G. 2007. Recombination and the nature of bacterial speciation. *Science* 315: 476-480.
- Fraser, J. A., Heitman, J. 2004. Evolution of fungal sex chromosomes. *Mol. Microbiol.* 51: 299-306.
- Freeman, D. C., Wachocki, B. A., Stender, M. J., Goldschlag, D. E., Michaels, H. J. 1994. Seed size and sex ratio in spinach: application of the Trivers-Willard hypothesis to plants. *Ecoscience* 1: 54-63.
- Fritsch, F. E. 1935. *The structure and reproduction of the Algae*, Vol. 1. Cambridge University Press, London e New York.
- Fryer, G. 1961. The developmental history of *Mutela bourguignati* (Ancey) Bourguignat (Mollusca: Bivalvia). *Philos. Trans. R. Soc. London B Biol. Sci.* 244: 259-298.

- Fusco, G. 2011. Biologia evolutivistica dello sviluppo. In M. Ferraguti, C. Castellacci (a cura di), *Evoluzione. Modelli e processi*, pp. 172-203. Pearson Italia, Milano.
- Fusco, G., Minelli, A. 2010. Phenotypic plasticity in development and evolution: facts and concepts. *Philos. Trans. R. Soc. London B* 365: 547-556.
- Futuyma, D. J. 2017. *Evolution*, IV ed. Sinauer Associates, Sunderland, Ma.
- Galaktionov, K. V., Dobrovolskij, A. A. 2003. *The biology and evolution of trematodes*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Gardner, S. N., Mangel, M. 1997. When can a clonal organism escape senescence? *Am. Nat.* 150: 462-490.
- Gasparini, F., Manni, L., Cima, F., Zaniolo, G., Burighel, P., Caicci, F., Franchi, N., Schiavon, F., Rigon, F., Campagna, D., Ballarin, L. 2015. Sexual and asexual reproduction in the colonial ascidian *Botryllus schlosseri*. *Genesis* 53: 105-120.
- Georgiades, P., Watkins, M., Burton, G. J., Ferguson-Smith, A. C. 2001. Roles for genomic imprinting and the zygotic genome in placental development. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 98: 4522-4527.
- Ghiselin, M. T. 1974. A radical solution to the species problem. *Syst. Zool.* 23: 536-544.
- Gilbert, S. F. 2010. *Developmental biology*, IX ed. Sinauer Associates, Sunderland, Ma.
- Gilbert, S. F., Epel, D. 2015. *Ecological developmental biology: the environmental regulation of development, health, and evolution*, II ed. Sinauer Associates, Sunderland, Ma.
- Gladyshev, E. A., Arkhipova, I. R. 2010. Genome structure of bdelloid rotifers: shaped by asexuality or desiccation? *J. Hered.* 101 (suppl 1): S85-S93.
- Godfrey-Smith, P. 2009. *Darwinian populations and natural selection*. Oxford University Press, New York.
- Gordon, J. L., Armisen, D., Proux-Wera, E., Oheigeartaigh, S. S., Byrne, K. P., Wolfe, K. H. 2011. Evolutionary erosion of yeast sex chromosomes by mating-type switching accidents. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 108: 20024-20029.
- Gorelik, R. 2012. Mitosis circumscribes individuals; sex creates new individuals. *Biol. Philos.* 27: 871-890.
- Grbic, M., Ode, P. J., Strand, M. R. 1992. Sibling rivalry and brood sex ratios in polyembryonic wasps. *Nature* 360: 254-256.
- Green, R. F., Noakes, D. L. G. 1995. Is a little bit of sex as good as a lot? *J. Theor. Biol.* 174: 87-96.
- Grosberg, R. K., Strathmann, R. R. 1998. One cell, two cell, red cell, blue cell: the per-sistence of a unicellular stage in multicellular life histories. *Trends Ecol. Evol.* 13:112-116.
- Gunstream, S. E., Chew, R. M. 1967. The ecology of *Psorophora confinnis* (Diptera: Culicidae) in southern California. II. Temperature and development. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 60: 434-439.
- Halary, S., Malik, S. B., Lildhar, L., Slamovits, C. H., Hijri, M., Corradi, N. 2011. Conserved meiotic machinery in *Glomus* spp., a putatively ancient asexual fungal lineage. *Genome Biol. Evol.* 3: 950-958.
- Hanelt, B., Bolek, M. G., Schmidt-Rhaesa, A. 2012. Going solo: discovery of the first parthenogenetic gordiid (Nematomorpha: Gordiida). *PLoS ONE* 7: e34472.
- Harada, Y., Takagaki, M., Saito, T., Yamada, L., Taniguchi, H., Shoguchi, E., Sawada, H. 2008. Mechanism of self-sterility in a hermaphroditic chordate. *Science* 320: 548-550.

- Harrath, A. H., Sluys, R., Zghal, F., Tekaya, S. 2009. First report of adelphophagy in flatworms during the embryonic development of the planarian *Schmidtea mediterranea* (Benazzi, Baguñà, Ballester, Puccinelli & Del Papa, 1975) (Platyhelminthes, Tricladida). *Invert. Rep. Dev.* 53: 117-124.
- Harrison, P. L. 2011. Sexual reproduction of scleractinian corals. In Z. Dubinsky, N. Stambler (a cura di) *Coral reefs: an ecosystem in transition*, pp. 59-85. Springer, London-New York.
- Hechinger, R. F., Wood, A. C., Kuris, A. M. 2011. Social organization in a flatworm: trematode parasites form soldier and reproductive castes. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 278: 656-665.
- Hedtke, S. M., Stanger-Hall, K., Baker, R. J., Hillis, D. M. 2008. All-male asexuality: origin and maintenance of androgenesis in the Asian clam *Corbicula*. *Evolution* 62: 1119-1136.
- Heiner, I., Kristensen, R. M. 2008. *Urnaloricus gadi* nov. gen. et nov. sp. (Loricifera, Urnaloricidae nov. fam.), an aberrant Loricifera with a viviparous pedogenetic life cycle. *J. Morphol.* 270: 129-153.
- Heming, B. S. 2003. *Insect development and evolution*. Comstock, Ithaca, NY.
- Henderson, K. A., Gottschling, D. E. 2008. A mother's sacrifice: what is she keeping for herself? *Curr. Opin. Cell Biol.* 20: 723-728.
- Hinman, V., Cary, G. in stampa. Conserved processes of metazoan whole-body regeneration identified in sea star larvae. bioRxiv; doi: <http://dx.doi.org/10.1101/118232>.
- Hoving, H. J. T., Laptikhovskiy, V. V., Robison, B. H. 2015. Vampire squid reproductive strategy is unique among coleoid cephalopods. *Curr. Biol.* 25: R321-R323.
- Hughes, R. N. 1989. *A functional biology of clonal animals*. Chapman & Hall, New York.
- Huxley, J. 1912. *The individual in the animal kingdom*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Iglésias, S. P., Sellos, D. Y., Nakaya, K. 2005. Discovery of a normal hermaphroditic chondrichthyan species: *Apristurus longicephalus*. *J. Fish Biol.* 66: 417-428.
- Ignace, D. D., Dodson, S. I., Kashian, D. R. 2011. Identification of the critical timing of sex determination in *Daphnia magna* (Crustacea, Branchiopoda) for use in toxicological studies. *Hydrobiologia*, 668: 117-123.
- Iskandar, D. T., Evans, B. J., McGuire, J. A. 2014. A novel reproductive mode in frogs: a new species of fanged frog with internal fertilization and birth of tadpoles. *PLoS ONE* 9: e115884.
- Jablonka, E., Lamb, M. J. 2005. *Evolution in four dimensions: genetic, epigenetic, behavioral, and symbolic variation in the history of life*. MIT Press, Cambridge, Ma.
- Janousek, B., Mrackova, M. 2010. Sex chromosomes and sex determination pathway dynamics in plant and animal models. *Biol. J. Linn. Soc.* 100: 737-752.
- Jany, J., Pawlowska, T. E. 2010. Multinucleate spores contribute to evolutionary longevity of asexual Glomeromycota. *Am. Nat.* 175: 424-435.
- Janzen, D. H. 1977. What are dandelions and aphids? *Am. Nat.* 111: 586-589.
- Jaspers, C., Haraldsson, M., Bolte, S., Reusch, T. B. H., Thygesen, U. H., Kiørboe, T. 2012. Ctenophore population recruits entirely through larval reproduction in the central Baltic Sea. *Biology Letters* 8: 809-812.
- Jetz, W., Sekercioglu, C. H., Böhning-Gaese, K. 2008. The worldwide variation in avian clutch size across species and space. *PLoS Biol.* 6(12): e303.

- Johnson, G. D., Paxton, J. R., Sutton, T. T., Satoh, T. P., Sado, T., Nishida, M., Miya, M. 2009. Deep-sea mystery solved: astonishing larval transformations and extreme sexual dimorphism unite three fish families. *Biology Letters* 5: 235-239.
- Jordal, B. H., Beaver, R. A., Normark, B. B., Farrell, B. D. 2002. Extraordinary sex ratios and the evolution of male neoteny in sib-mating *Ozopemon* beetles. *Biol. J. Linn. Soc.* 75: 353-360.
- Jordal, B. H., Normark, B. B., Farrell, B. D. 2000. Evolutionary radiation of an inbreeding haplodiploid beetle lineage (Curculionidae, Scolytinae). *Biol. J. Linn. Soc.* 71: 483-499.
- Juarez, C., Banks, J. A. 1998. Sex determination in plants. *Curr. Opin. Plant. Biol.* 1: 68-72.
- Kaiser, V. B., Bachtrog, D. 2010. Evolution of sex chromosomes in insects. *Annu. Rev. Genet.* 44: 91-112.
- Karsten, K. B., Andriamandimbarisoa L. N., Fox S. F., Raxworthy C. J. 2008. A unique life history among tetrapods: an annual chameleon living mostly as an egg. *Proc. Natl Acad. Sci. U.S.A.* 105: 8980-8984.
- Khosla, S., Mendiratta, G., Brahmachari, V. 2006. Genomic imprinting in the mealybugs. *Cytogenet. Genome Res.* 113: 41-52.
- Kirk, D. L. 2001. Germ-soma differentiation in *Volvox*. *Dev. Biol.* 238: 213-223.
- Knoflach, B., van Harten, A. 2000. Palpal loss, single palpal copulation and obligatory mate consumption in *Tidarren cuneolatum* (Tullgren, 1910) (Araneae, Theridiidae). *J. Nat. Hist.* 34: 1639-1659.
- Knoflach, B., van Harten, A. 2001. *Tidarren argo* sp. nov. (Araneae: Theridiidae) and its exceptional copulatory behaviour: emasculation, male palpal organ as a mating plug and sexual cannibalism. *J. Zool.* 254: 449-459.
- Kočárek, P. 2009. A case of viviparity in a tropical non-parasitizing earwig (Dermaptera Spongiphoridae). *Trop. Zool.* 22: 237-241.
- Komma, D. J., Endow, S. A. 1995. Haploidy and androgenesis in *Drosophila*. *Proc. Natl Acad. Sci. U.S.A.* 92: 11884-11888.
- Koopman, P. 2009. Sex determination: the power of *DMRT1*. *Trends Genet.* 25: 479-481.
- Kopp, A. 2012. *Dmrt* genes in the development and evolution of sexual dimorphism. *Trends Genet.* 28: 175-184.
- Kraak, S. B. M., Pen, I. 2002. Sex-determining mechanisms in vertebrates. In I. C. W. Hardy (a cura di) *Sex ratios. Concepts and research methods*, pp. 158-177. Cambridge University Press, Cambridge.
- Krebs, J. E., Goldstein, E. S., Kilpatrick, S. T. 2011. *Lewin's Genes X*. Jones & Bartlett, Sudbury, Ma.
- Kreulen, D. J. W. 1972. Spore output of moss capsules in relation to ontogeny of archesporial tissue. *J. Bryol.* 7: 61-74.
- Kuo, L.-Y., Chen, C.-W., Shinohara, W., Ebihara, A., Kudoh, H., Sato, H., Huang, Y.-M., Chiou, W.-L. 2017. Not only in the temperate zone: independent gametophytes of two vittarioid ferns (Pteridaceae, Polypodiales) in East Asian subtropics. *J. Plant. Res.* 130: 255-262.
- LaFave, M. C., Sekelsky, J. 2009. Mitotic recombination: why? when? how? where? *PLoS Genet.* 5(3): e1000411.
- Lapierre, P., Gogarten, P. 2009. Estimating the size of the bacterial pan-genome. *Trends Genet.* 25: 107-110.
- Larsen, K. 2005. *Deep-sea Tanaidacea (Peracarida) from the Gulf of Mexico* (Crustacean Monographs 5). Brill, Leiden.

- Leeb, M., Wutz, A. 2010. Mechanistic concepts in X inactivation underlying dosage compensation in mammals. *Heredity* 105: 64-70.
- Lehtonen, J., Jennions, M.D., Kokko, H. 2012. The many costs of sex. *Trends Ecol. Evol.* 27: 172-178.
- Levin, T. C., King, N. 2013. Evidence for sex and recombination in the choanoflagellate *Salpingoeca rosetta*. *Curr. Biol.* 23: 2176-2180.
- Li, S. I., Purugganan, M. D. 2011. The cooperative amoeba: *Dictyostelium* as a model for social evolution. *Trends Genet.* 27: 48-54.
- Lindås, A. C., Karlsson, E. A., Lindgren, M. T., Ettema, T. J., Bernander, R. 2008. A unique cell division machinery in the Archaea. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 105: 18942-18946.
- Lloyd, D. G., Webb, C. J. 1977. Secondary sex characters in plants. *Bot. Rev.* 43: 177-216.
- Lundmark, M., Saura, A. 2006. Asexuality alone does not explain the success of clonal forms in insects with geographical parthenogenesis. *Hereditas* 143: 23-32.
- Lushai, G., Loxdale, H. D. 2002. The biological improbability of a clone. *Genet. Res.* 79: 1-9.
- Lynch, M., Koskella, B., Schaack, S. 2006. Mutation pressure and the evolution of organelle genomic architecture. *Science*, 311: 1727-1730.
- Lynch, M. 2010. Evolution of the mutation rate. *Trends Genet.* 26: 345-352.
- Makarova, K. S., Yutin, N., Bell, S. D., Koonin, E. V. 2010. Evolution of diverse cell division and vesicle formation systems in Archaea. *Nat. Rev. Microbiol.* 8: 731-741.
- Malik, S. B., Pightling, A. W., Stefaniak, L. M., Schurko, A. M., Logsdon, J. M. Jr. 2008. An expanded inventory of conserved meiotic genes provides evidence for sex in *Trichomonas vaginalis*. *PLoS ONE* 3(9): 10.1371
- Manabe, H., Ishimura, M., Shinomiya, A., Sunobe, T. 2007. Field evidence for bi-directional sex change in the polygynous gobiid fish *Trimma okinawae*. *J. Fish Biol.* 70: 600-609.
- Mann, T. 1984. *Spermatophores: development, structure, biochemical attributes, and role in the transfer of spermatozoa*. Springer, Berlin.
- Mantovani, B., Passamonti, M., Scali, V. 1999. Genomic evolution in parental and hybrid taxa of the genus *Bacillus* (Insecta, Phasmatodea). *It. J. Zool.* 66: 265-272.
- Mantovani, B., Scali, V. 1992. Hybridogenesis and androgenesis in the stick-insect *Bacillus rossius-grandis benazzii* (Insecta, Phasmatodea). *Evolution* 46: 783-796.
- Marescalchi, O., Pijnacker, L. P., Scali, V. 1993. Automictic parthenogenesis and its genetic consequence in *Bacillus atticus atticus* (Insecta Phasmatodea). *Invert. Reprod. Dev.* 24: 7-12.
- Marin, I., Baker, B. S. 1998. The evolutionary dynamics of sex determination. *Science* 281: 1990-1994.
- Marques, A. C., García, J., Ames, C. L. 2015. Internal fertilization and sperm storage in cnidarians: a response to Orr and Brennan. *Trends Ecol. Evol.* 30: 435-436.
- Martín-Durán, J. M., Egger, B. 2012. Developmental diversity in free-living flatworms. *EvoDevo* 3: 7.
- Martínez, D. E. 1997. Mortality patterns suggest lack of senescence in hydra. *Exptl. Gerontol.* 33: 217-225.
- Maruyama, D., Hamamura, Y., Takeuchi, H., Susaki, D., Nishimaki, M., Kurihara, D. et al. 2013. Independent control by each female gamete prevents the attraction of multiple pollen tubes. *Dev. Cell* 25: 317-323.
- Mauseth, J. D. 1988. *Plant anatomy*. Benjamin/Cummings, Menlo Park, Ca.

- McCabe, J., Dunn, A. M. 1997. Adaptive significance of environmental sex determination in an amphipod. *J. Evol. Biol.* 10: 515-527.
- McCurdy, D. G., Painter, D. C., Kopec, M. T., Lancaster, D., Cook, K. A., Forbes, M. R. 2008. Reproductive behaviour of intersexes of an intertidal amphipod *Corophium volutator*. *Invert. Biol.* 127: 417-425.
- McKone, M. J., Halpern, S. L. 2003. The evolution of androgenesis. *Am. Nat.* 161: 641-656.
- Michalik P., Uhl G. 2005. The male genital system of the cellar spider *Pholcus phalangioides* (Fuesslin, 1775) (Pholcidae, Araneae): development of spermatozoa and seminal secretion. *Front. Zool.* 2:12.
- Minelli, A. 2009. *Perspectives in animal phylogeny and evolution*. Oxford University Press, Oxford.
- Minelli, A. 2014. Developmental disparity. In A. Minelli, T. Pradeu (a cura di) *Towards a theory of development*. Oxford University Press, Oxford.
- Minelli, A., Brena, C., Deflorian, G., Maruzzo, D., Fusco, G. 2006. From embryo to adult - beyond the conventional periodization of arthropod development. *Dev. Genes Evol.* 216: 373-383.
- Minelli, A., Fusco, G. 2010. Developmental plasticity and the evolution of animal complex life cycles. *Philos. Trans. R. Soc. B*, 365: 631-640.
- Minelli, A., Fusco, G. 2013. Arthropod post-embryonic development. In A. Minelli, G. Boxshall, G. Fusco (a cura di) *Arthropod biology and evolution. Molecules, development, morphology*, pp. 91-122. Springer, Heidelberg.
- Ming, R., Bendahmane, A., Renner, S. S. 2011. Sex chromosomes in land plants. *Annu. Rev. Plant Biol.* 62: 485-514.
- Miya, M., Pietsch, T. W., Orr, J. W., Arnold, R. J., Satoh, T. P., Shedlock, A. M., Ho, H.-C., Shimazaki, M., Yabe, M., Nishida, M. 2010. Evolutionary history of anglerfishes (Teleostei: Lophiiformes): a mitogenomic perspective. *BMC Evol. Biol.* 10: 58.
- Mogie, M. 1992. *The evolution of asexual reproduction in plants*. Chapman & Hall, London.
- Monaghan, P., Haussmann, M. F. 2006. Do telomere dynamics link lifestyle and lifespan? *Trends Ecol. Evol.* 21: 47-53.
- Morison, I. M., Ramsay, J. P., Spencer, H. G. 2005. A census of mammalian imprinting. *Trends Genet.* 21: 457-465.
- Munday, P. L., Kuwamura, T., Kroon, F. J. 2010. Bidirectional sex change in marine fishes. In K. S. Cole (a cura di), *Reproduction and sexuality in marine fishes: patterns and processes*, pp. 241-271. University of California Press, Berkeley, Ca.
- Nath, P., Bouzayen, M., Mattoo, A. K., Pech, J. C. (a cura di) 2014. *Fruit ripening: physiology, signalling and genomics*. CABI, Boston.
- Naurin, S., Hansson, B., Bensch, S., Hasselquist, D. 2010. Why does dosage compensation differ between XY and ZW taxa? *Trends Genet.* 26: 15-20.
- Nguyen, K. B., Smart, G. C. Jr. 1990. *Heterorhabditis* spp. nematode parasites of insects. *Nematology circular 173*. Florida Department of Agriculture & Consumer Service, Division of Plant Industry, Gainesville, Fl.
- Nielsen, C. 2012. *Animal evolution: interrelationships of the living phyla*, III ed. Oxford University Press, Oxford.
- Noda, I. 1960. The emergence of winged viviparous female in aphids. VI. Difference in the rate of development between the winged and the unwinged forms. *Jap. J. Ecol.* 10: 97-102.

- Nogler, G. A. 1984. Genetics of apospory in apomictic *Ranunculus auricomus*: 5. Conclusion. *Bot. Helv.* 94: 411-423.
- Normark, B. B. 2003. The evolution of alternate genetic systems in insects. *Annu. Rev. Entomol.* 48: 397-423.
- Noro, C., López-Greco, L. S., Buckup, L. 2007. Gonad morphology and type of sexuality in *Parastacus defossus* Faxon 1898, a burrowing, intersexed crayfish from southern Brazil (Decapoda: Parastacidae). *Acta Zool.* 89: 59-67.
- O'Gorman, C. M., Fuller, H. T., Dyer, P. S. 2009. Discovery of a sexual cycle in the opportunistic fungal pathogen *Aspergillus fumigatus*. *Nature* 457: 471-474.
- Okasha, S. 2006. *Evolution and the levels of selection*. Oxford University Press, New York.
- Oliveira, R. F., Taborsky, M., Brockmann, H. J. (a cura di) 2008 *Alternative reproductive tactics: an integrative approach*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Oliver, B. 2007. Sex, dose, and equality. *PLoS Biol.* 5(12): e340.
- Omilian, A. R., Cristescu, M. E. A., Dudycha, J. L., Lynch, M. 2006. Ameiotic recombination in asexual lineages of *Daphnia*. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 103: 18638-18643.
- Ostrovsky, A. N., Lidgard, S., Gordon, D. P., Schwaha, T., Genikhovich, G., Ereskovsky, A. V. 2015. Matrotrophy and placentation in invertebrates: a new paradigm. *Biol. Rev.* DOI: 10.1111/brv.12189
- Paemelaere, E. A. D., Guyer, C., Dobson, F. S. 2011. A phylogenetic framework for the evolution of female polymorphism in anoles. *Biol. J. Linn. Soc.* 104: 303-317.
- Palevitz, B. A., Tiezzi, A. 1992. Organization, composition, and function of the generative cell and sperm cytoskeleton. *Int. Rev. Cytol.* 140: 149-185.
- Parker, G. A. 2014. The sexual cascade and the rise of pre-ejaculatory (Darwinian) sexual selection, sex roles, and sexual conflict. *Cold Spring Harbor Persp. Biol.* 6, a017509.
- Parker, J. D. 2004. A major evolutionary transition to more than two sexes? *Trends Ecol Evol.* 19: 83-86.
- Pearcy, M., Hardy, O., Aron, S. 2006. The lytokous parthenogenesis and its consequences on inbreeding in an ant. *Heredity* 96: 377-382.
- Pearson, H. 2006. What is a gene? *Nature* 441: 469-474.
- Penman, D. J., Piferrer, F. 2008. Fish gonadogenesis. Part I: genetic and environmental mechanisms of sex determination. *Rev. Fish Sci.* 16 (Suppl. 1): 14-32.
- Perrin, N. 2016. Random sex determination: When developmental noise tips the sex balance. *BioEssays* 38: 1218-1226.
- Perry, L. E., Pannell, J. R., Dorken, M. E. 2012. Two's company, three's a crowd: experimental evaluation of the evolutionary maintenance of trioecy in *Mercurialis annua* (Euphorbiaceae). *PLoS ONE* 7(4): e35597.
- Phadke, S. S., Zufall, R. A. 2009. Rapid diversification of mating systems in ciliates. *Biol. J. Linn. Soc.* 98: 187-197.
- Pichot, C., El Mataoui, M., Raddi, S., Raddi, P. 2001. Surrogate mother for endangered *Cupressus*. *Nature* 412: 39.
- Pietsch, T. W., Orr, J. W. 2007. Phylogenetic relationships of deep-sea anglerfishes of the suborder Ceratioidei (Teleostei: Lophiiformes) based on morphology. *Copeia* 2007: 1-34.
- Pilastro, A. 2007. *Sesso ed evoluzione*. Bompiani, Milano.

- Piraino, S., Boero, F., Aeschbach, B., Schmid, V. 1996. Reversing the life cycle: medusae transforming into polyps and cell transdifferentiation in *Turritopsis nutricula* (Cnidaria, Hydrozoa). *Biol. Bull.* 190: 302-312.
- Poethig, R. S. 2003. Phase change and the regulation of developmental timing in plants. *Science* 301: 334-336.
- Pommerville, J. C. 2011. *Alcamo's fundamentals of microbiology*, IX ed. Jones & Bartlett Learning, Sudbury, Ma.
- Pradeu, T., Laplane, L., Prévot, K., Hoquet, T., Reynaud, V., Fusco, G., Minelli, A., Orgogozo, V., Vervoort, M. 2016. Defining "development". *Curr. Top. Dev. Biol.* 117: 171-183.
- Pradeu, T. 2010. What is an organism? An immunological answer. *Hist. Philos. Life Sci.* 32: 247-267.
- Premoli, M. C., Sella, G. 1995. Sex economy in benthic polychaetes. *Ethol. Ecol. Evol.* 7: 27-48.
- Prévot, V., Jordaens, K., Sonet, G., Backeljau, T. 2013. Exploring species level taxonomy and species delimitation methods in the facultatively self-fertilizing land snail genus *Rumina* (Gastropoda: Pulmonata). *PLoS ONE* 8(4): e60736.
- Proctor, H. C. 1998. Indirect sperm transfer in arthropods. *Annu. Rev. Entomol.* 43: 153-174.
- Queller, D. 2005. Males from Mars. *Nature.* 435: 1167-1168.
- Radder, R. S., Pike, D. A., Quinn, A. E., Shine, R. 2009. Offspring sex in a lizard depends on egg size. *Curr. Biol.* 19: 1102-1105.
- Raigner, A., van Bovan, J. 1955. Etude taxonomique, biologique et biométrique des *Dorylus* du sou-genre *Anomma* (Hymenoptera, Formicidae). *Ann. Mus. R. Congo Belge*, n.s. 4, *Sci. Zool.* 2: 1-359.
- Raikov, I. B. 1994. The diversity of forms of mitosis in protozoa: a comparative review. *Eur. J. Protistol.* 30: 253-269.
- Ramesh, M. A., Malik, S. B., Logsdon, J. M. Jr. 2005. A phylogenomic inventory of meiotic genes: evidence for sex in *Giardia* and an early eukaryotic origin of meiosis. *Curr. Biol.* 15: 185-191.
- Ramm, S. J., Poirier, M., Scharer, L. 2015. Hypodermic self-insemination as a reproductive insurance strategy. *Proc. R. Soc. B.* 282, 20150660.
- Reinhard, F., Herle, M., Bastiansen, F., Streit, B. 2003. *Economic impact of the spread of alien species in Germany*. Federal Environmental Agency, Berlin.
- Reisinger, E., Cichocki, I., Erlach, T., Szyskowitz, T. 1974. Ontogenetische Studien an Turbellarien: ein Beitrag zur Evolution der Dotterverarbeitung im ektolecitalen Ei., II. *Z. Zool. Syst. Evolut.-Forsch.* 12: 241-278.
- Renner, S. S. 2014. The relative and absolute frequencies of angiosperm sexual systems: dioecy, monoecy, gynodioecy, and an updated online database. *Am. J. Bot.* 101: 1588-1596.
- Ricci, C. 2001. Dormancy patterns in rotifers. *Hydrobiologia* 446/447: 1-11.
- Richards, A. J. 1997. *Plant Breeding Systems*, II ed. Chapman & Hall, London.
- Rocha, F., Guerra, A., González, A. F. 2001. A review of reproductive strategies in cephalopods. *Biol. Rev.* 76: 291-304.
- Roff, D. A. 2002. *Life history evolution*. Sinauer Associates, Sunderland, MA
- Rosenstiel, T. N., Shortlidge, E. E., Melnychenko, A. N., Pankow, J. F., Eppley, S. M. (2012). Sex-specific volatile compounds influence microarthropod-mediated fertilization of moss. *Nature* 489: 431-433.

- Ross, C. N., French, J. A., Ortí, G. 2007. Germ-line chimerism and paternal care in marmosets (*Callithrix kuhlii*). *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 104: 6278-6282.
- Rouse, G. W., Pleijel, F. 2001. *Polychaetes*. Oxford University Press, Oxford.
- Russell, P. J. 2007. *I-genetica*, II ed. EdiSES, Napoli.
- Ryland, J. S. 2005. Bryozoa: an introductory overview. In E. R. Wöss (a cura di) *Moostiere (Bryozoa)*. *Denisia* 16: 9-20.
- Salje, J., Gayathri, P., Löwe, J. 2010. The ParMRC system: molecular mechanisms of plasmid segregation by actin-like filaments. *Nature Rev. Microbiol.* 8: 683-692.
- Sallon, S., Solowey, E., Cohen, Y., Korchinsky, R., Egli, M., Woodhatch, I., Simchoni, O., Kislev M. 2008. Germination, genetics, and growth of an ancient date seed. *Science*. 320: 1464.
- Salomon, M., Aflalo, E. D., Coll, M., Lubin, Y. 2015 Dramatic histological changes preceding suicidal maternal care in the subsocial spider *Stegodyphus lineatus* (Araneae: Eresidae). *J. Arachnol.* 43: 77-85.
- Sánchez, L. 2008. Sex-determining mechanisms in insects. *Int. J. Dev. Biol.* 52: 837-856.
- Sano, N., Obata, M., Ooie, Y., Komaru, A. 2011. Mitochondrial DNA copy number is maintained during spermatogenesis and in the development of male larvae to sustain the doubly uniparental inheritance of mitochondrial DNA system in the blue mussel *Mytilus galloprovincialis*. *Dev. Growth Differ.* 53: 816-821.
- Santelices, B. 1999. How many kinds of individual are there? *Trends Ecol. Evol.* 14: 152-155.
- Santelices, B., Correa, J. A., Meneses, I., Aedo, D., Varela, D., 1996. Sporeling coalescence and intra-clonal variation in *Gracilaria chilensis* (Gracilariales: Rhodophyta). *J. Phycol.* 32: 313-322.
- Sato, S., Beakes, G., Idel, M., Nagumo, T., Mann, D. G. 2011. Novel sex cells and evidence for sex pheromones in diatoms. *PLoS ONE* 6(10): e26923.
- Scali, V., Passamonti, M., Marescalchi, O., Mantovani, B. 2003. Linkage between sexual and asexual lineages: genome evolution in *Bacillus* stick insects. *Biol. J. Linn. Soc.* 79: 137-150.
- Schrader, F. 1923. The origin of the mycetocytes in *Pseudococcus*. *Biol. Bull.* 40: 259-270.
- Schroeder, P. C., Hermans, C. O. 1975. Annelida: Polychaeta. In A. C. Giese, J. S. Pearse (a cura di), *Reproduction of marine invertebrates*, pp. 1-213. Academic Press, New York.
- Schurko, A. M., Logsdon, J. M. Jr. 2008. Using a meiosis detection toolkit to investigate ancient asexual “scandals” and the evolution of sex. *BioEssays* 30: 579-589.
- Schurko, A. M., Neiman, M., Longsdon, J. M. Jr. 2009. Signs of sex: what we know and how we know it. *Trends Ecol. Evol.* 24: 208-217.
- Schut, E., Hemmings, N., Birkhead, T. R. 2008. Parthenogenesis in a passerine bird, the zebra finch *Taeniopygia guttata*. *Ibis* 150: 197-199.
- Schwander, T., Oldroyd, B. P. 2016. Androgenesis: where males hijack eggs to clone themselves. *Philos. Trans. R. Soc. B*, 371: 20150534.
- Scott, R. J., Armstrong, S. J., Doughty, J., Spielman, M. 2008. Double fertilization in *Arabidopsis thaliana* involves a polyspermy block on the egg but not the central cell. *Mol. Plant* 1: 611-619.
- Segoli, M., Larari, A. R., Rosenheim, J. A., Bouslika, A., Keasar, T. 2010. The evolution of polyembryony in parasitoid wasps. *J. Evol. Biol.* 23: 1807-1819.
- Sender, R., Fuchs, S., Milo, R. 2016. Revised estimates for the number of human and bacteria cells in the body. *PLoS Biol.* 14(8): e1002533.

- Shen-Miller, J., Mudgett, M. B., Schopf, J. W., Clarke, S., Berger R. 1995. Exceptional seed longevity and robust growth: ancient sacred lotus from China. *Am. J. Botany* 82: 1367-1380.
- Smith, R. J., Matzke-Karasz, R., Kamiya, T., De Deckker, P. 2016. Sperm lengths of non-marine cypridoidean ostracods (Crustacea). *Acta Zool.* 97: 1-17.
- Smith, S. E., Read D. J. 2008. *Mycorrhizal symbiosis*. III ed. Academic Press, London.
- Snell, T. W., Kubanek, J., Carter, W., Payne, A. B., Kim, J., Hicks, M. K., Stelzer, C.-P. 2006. A protein signal triggers sexual reproduction in *Brachionus plicatilis* (Rotifera). *Mar. Biol.* 149: 763-773.
- Sodmergen, Z. Q. 2010. Why does biparental plastid inheritance revive in angiosperms. *J. Plant Res.* 123: 201-206.
- Speijer D., Lukeš J., Eliáš M. 2015. Sex is a ubiquitous, ancient, and inherent attribute of eukaryotic life. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 112: 8827-8834.
- Spratt, B. G. 2004. Exploring the concept of clonality in bacteria. *Methods Mol. Biol.* 266: 323-352.
- Stamps, J., Krishnan, V. V. 1997. Sexual bimaturation and sexual size dimorphism in animals with asymptotic growth after maturity. *Evol. Ecol.* 11: 21-39.
- Stanley, J. S. L. 2005. The *Entamoeba histolytica* genome: something old, something new, something borrowed and sex too? *Trends Parasitol.* 21: 451.
- Stearns, S. C. 1992. *The evolution of life histories*. Oxford University Press. Oxford.
- Stearns, S.C. 1987 (a cura di). *The evolution of sex and its consequences*. Birkhaeuser Verlag, Basel.
- Stenberg, P., Saura, A. 2009. Cytology of asexual animals. In I. Schön, K. Martens, P. van Dijk (a cura di) *Lost sex*, pp. 63-74. Springer, Berlin.
- Sterelny, K., Griffiths, P. E. 1999. *Sex and death: An introduction to the philosophy of biology*. University of Chicago Press, Chicago.
- Stern, D. L. 1994. A phylogenetic analysis of soldier evolution in the aphid family Hormaphididae. *Proc. R. Soc. London Biol.* 256: 203-209.
- Stevens, O. A. 1932. The number and weight of seeds produced by weeds. *Am. J. Bot.* 19: 784-794.
- Stevens, O. A. 1957. Weights of seeds and numbers per plant. *Weeds* 5: 46-55.
- Stewart, E., Madden, R., Paul, G., Taddei, F. 2005. Aging and death in an organism that reproduces by morphologically symmetric division. *PLoS Biology* 3(2): e45.
- Strasburger, E., Noll, F., Schenck, H., Schimper, A. F. W. (fondatori) 2006. *Trattato di botanica per le università*, X ed. Delfino Editore, Roma. Tit. orig. *Lehrbuch der Botanik für Hochschulen*, XXXV ed. Spektrum-Akademischer Verlag, Heidelberg, 2002.
- Sweeney, B. W., Vannote, R. L. 1982. Population synchrony in mayflies: a predator satiation hypothesis. *Evolution* 36: 810-821.
- Taiz, L., Zeiger, E. 2010. *Plant physiology*, V ed. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Tekaya, S., Sluys, R., Zghal, F. 1997. Sperm transfer and fertilization in the marine planarian *Sabussowia dioica* (Platyhelminthes, Tricladida, Maricola). *Invert. Reprod. Dev.* 32: 143-147.
- Tindale, N. B. 1932. Revision of the Australian ghost moths (Lepidoptera Homoneura, family Hepialidae) Part I. *Rec. S. Austral. Mus.* 4: 497-536.
- Tinti, F., Scali, V. 1995. Allozymic and cytological evidence for hemiclinal, all-paternal and mosaic offspring of the hybridogenetic stick insect *Bacillus rossius-grandii grandii*. *J. Exp. Zool.* 273: 149-159.

- Togashi, T., Cox, P. A. 2001. Tidal-linked synchrony of gamete release in the marine green alga, *Monostroma angicava* Kjellman. *J. Expt. Mar. Biol. Ecol.* 264:117-131.
- Turke, P. W. 2013. Making young from old: how is sex designed to help? *Evol. Biol.* 40: 471-479.
- Van Dijk, P. 2009. Apomixis: basic for non-botanists. In I. Schön, K. Martens, P. Van Dijk (a cura di), *Lost sex*, pp. 47-62. Springer, Berlin.
- Van Voorhies, W. A. 1992. Production of sperm reduces nematode lifespan. *Nature* 360: 456-458.
- Vandel, A. 1931. *La parthénogenèse*. G. Doin, Paris.
- Veller, C., Nowak, M. A., Davis, C. C., Blasius, B. 2015. Extended flowering intervals of bamboos evolved by discrete multiplication. *Ecology letters* 18: 653-659.
- Verne, S., Johnson, M., Bouchon, D., Grandjean, F. 2012. Effects of parasitic sex-ratio distorters on host genetic structure in the *Armadillidium vulgare*-*Wolbachia* association. *J. Evol. Biol.* 25: 264-276.
- Volff, J.-N., Schartl, M. 2001. Variability of genetic sex determination in poeciliid fishes. *Genetica* 111: 101-110.
- Vortsepneva, E., Tzetlin, A., Purschke, G., Mugue, N., Haß-Cordes, E., Zhadan, A. 2008. The parasitic polychaetes known as *Asetocalamyzas laonicola* (Calamyzidae) is in fact the dwarf male of the spionid *Scolecopsis laonicola* (comb. nov.). *Inv. Biol.* 124: 403-416.
- Wang, H. Matsushita, M., Tomaru, N., Nakagawa, M. 2016. Sex change in the subdioecious shrub *Eurya japonica* (Pentaphylacaceae). *Ecol. Evol.* 2017: 1-6.
- Warburg, M. R. 2011. Scorpion reproductive strategies, allocation and potential: a partial review. *Eur. J. Entomol.* 108: 173-181.
- Waters, E., Hohn, M. J., Ahel, I., Graham, D. E., Adams, M. D., Barnstead, M., Beeson, K. Y., Bibbs, L., Bolanos, R., Keller, M., Kretz, K., Lin, X., Mathur, E., Ni, J., Podar, M., Richardson, T., Sutton, G. G., Simon, M., Soll, D., Stetter, K. O., Short, J. M., Noordewier, M. 2003. The genome of *Nanoarchaeum equitans*: insights into early archaeal evolution and derived parasitism. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 100: 12984-12988.
- Weismann, A. 1892. *Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung*. Fischer, Jena.
- Werner, B., 1955. On the development and reproduction of the anthomedusan *Margelopsis haeckeli* Hartlaus. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 62: 1-29.
- Werner, B., 1963: Effect of some environmental factors on differentiation and determination in marine Hydrozoa, with a note on their evolutionary significance. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 105: 461-488.
- Westneat, D., Foz, C. (a cura di) 2010. *Evolutionary behavioral ecology*. Oxford University Press, Oxford.
- White, M. J. D. 1973. *Animal cytology and evolution*. Cambridge University Press, Cambridge.
- White, M. J. D. 1984. Chromosomal mechanisms in animal reproduction. *Boll. Zool.* 51: 1-23.
- Whiting, P. W. 1943. Multiple alleles in complementary sex determination of *Habrobracon*. *Genetics* 28: 365-382.
- Wilkinson, M., Sherratt, E., Starace, F., Gower, D. J. 2013. A new species of skin-feeding caecilian and the first report of reproductive mode in *Microcaecilia* (Amphibia: Gymnophiona: Siphonopidae). *PLoS ONE* 8(3): e57756.

- Williams, C. G. 2009. *Conifer reproductive biology*. Springer, Dordrecht.
- Williamson, D. J. 2006. Hybridization in the evolution of animal form and life-cycle. *Biol. J. Linn. Soc.* 148: 585-602.
- Wilson, R. A., Barker M. 2013. The biological notion of individual. In E.N. Zalta (a cura di), *The Stanford encyclopedia of philosophy* (Spring 2013 Edition), URL = <http://plato.stanford.edu/archives/spr2013/entries/biology-individual/>.
- Wittgenstein, L. 1953. *Philosophical investigations*. Basil Blackwell, Cambridge.
- Wolff, N. C., Gandre, S., Kalinin, A., Gemmell, N. J. 2008. Delimiting the frequency of paternal leakage of mitochondrial DNA in chinook salmon. *Genetics* 179: 1029-1032.
- Wolpert, L. 2007. *Principles of development*, III ed. Oxford University Press, New York.
- Wourms, J. P. 1981. Viviparity: the maternal-fetal relationship in fishes. *Am. Zool.* 21: 473-515.
- Yashina, S., Gubin, S., Maksimovich, S., Yashina, A., Gakhova, E., Gilichinsky, D. 2012. Regeneration of whole fertile plants from 30,000-y-old fruit tissue buried in Siberian permafrost. *Proc. Nat. Acad. Sc. U.S.A.* 109: 4008-4013.
- Yoshizawa, K., Ferreira, R.L., Kamimura, Y., Lienhard, C. 2014. Female penis, male vagina, and their correlated evolution in a cave insect. *Curr. Biol.* 24: 1006-1010.
- Zimmer, R. L. 1997. Phoronids, brachiopods, and bryozoans, the lophophorates. In S. F. Gilbert, A. M. Raunio (a cura di), *Embryology: constructing the organism*, pp. 279-305. Sinauer Associates, Sunderland, Ma.

Classificazione dei viventi

Per aiutare il lettore a collocare in un quadro classificatorio aggiornato i numerosissimi organismi citati in questo libro, abbiamo curato di indicare di volta in volta (tranne i casi più ovvi come ape, *Drosophila*, topo) il nome di un raggruppamento sistematico più noto, o più significativo, al quale appartiene il genere (o la specie) di cui si parla. Abbiamo precisato, ad esempio, che *Montacuta* è un mollusco bivalve, *Siboglinum* un polichete, *Ginkgo* una gimnosperma. Tutti questi nomi di gruppi citati nel testo sono richiamati nel prospetto seguente, che rappresenta un estratto dell'ordinamento gerarchico della classificazione biologica, secondo le attuali conoscenze in materia di filogenesi. È opportuno che il lettore, nell'utilizzare, questo prospetto, tenga presente che

- nella sistematica biologica moderna vi è una tendenza sempre più largamente condivisa ad abbandonare le tradizionali definizioni di rango tassonomico, secondo le quali, ad esempio, i gasteropodi e i mammiferi sarebbero due classi, i lepidotteri e i primati due ordini, ecc. Tuttavia, è fondamentale prestare attenzione ai rapporti di inclusione, che nel prospetto seguente sono indicati con un rientro del taxon subordinato rispetto al taxon immediatamente sovraordinato, per esempio, ascomiceti e basidiomiceti rispetto a dicarii;
- nel prospetto seguente sono riportati tutti i gruppi ricordati nelle pagine precedenti, ma solo questi;
- i nomi (“poriferi”, “rotiferi”, “policheti”, “oligocheti”, “crostacei”, “cladoce-ri”, “omotteri”, “ipermastigini”, “gimnosperme”) qui indicati fra apici si riferiscono a raggruppamenti tassonomici molto popolari, che tuttavia – alla luce delle attuali conoscenze sulla filogenesi dei gruppi in questione – non sono più ritenuti gruppi naturali (monofiletici). Dopo aver avvisato il lettore di questa circostanza, riteniamo però utile conservare temporaneamente nell'uso questi nomi; inoltre, per evitare un eccessivo appesantimento del testo, abbiamo messo questi nomi tra apici solo nel prospetto seguente. Si noti anche l'inclusione degli uccelli in seno ai rettili;
- in grassetto sono i taxa la cui classificazione è maggiormente dettagliata nelle pagine successive.

- Eubatteri (o Batteri)
- Archei (o Archeobatteri)
- Eucarioti
 - Uniconte
 - Amebozoi
 - Conosi
 - Archeamebe
 - Dictiosteli (o muffe mucillaginose cellulari, o amebe sociali)
 - Mixogastri (o muffe mucillaginose plasmodiali)
 - Lobosi
 - Opistoconte
 - Funghi
 - Microsporidi
 - Zigomiceti
 - Chitridiomiceti
 - Glomeromiceti
 - Dicarii
 - Ascomiceti, incl. Uredinali, Ustilaginali
 - Basidiomiceti
 - Coanoflagellati
 - Animali (o Metazoi)
 - “Poriferi” (o spugne)
 - Placozoi
 - Ctenofori
 - Cnidari
 - Antozoi
 - Medusozoi
 - Idrozoi
 - Cubozoi
 - Scifozoi
 - Bilateri
 - Acelomorfi
 - Aceli
 - Nemertodermatidi
 - Protostomi** ⇒
 - Deuterostomi** ⇒
 - Biconte
 - Euglenozoi
 - Metamonadi
 - Tricomonadini
 - Diplomonadini
 - “Ipermastigini”
 - Piante s. str.** ⇒
 - Cromalveolati
 - Oomiceti
 - Aptofite, incl. Coccolitoficee
 - Eliozoi
 - Criptisti, incl. Criptomonadini
 - Ocrofite o Eteroconte p.p.** ⇒
 - Opalinei
 - Ciliati
 - Dinoflagellati (o Dinoficee)
 - Apicomplessi (o Sporozoi)
 - Emosporidi
 - Coccidi
 - Gregarine
 - Radiolari
 - Foraminiferi

⇒ **Protostomi**

Lofotrocozoi

Gastrotrichi

Micrognatozoi

Gnatostomulidi

Sindermi

“Rotiferi”

Seisonidei

Monogononti

Bdelloidei

Acantocefali

Catenulidi (o Platelminti (vermi piatti) p.p.)

Rabbitofori (o Platelminti (vermi piatti) p.p.)

Tricladi (o planarie)

Trematodi (o Digenei)

Monogenei

Cestodi

Cicliofori

Ectoprotti (o Briozoi)

Entoprotti

Ortonettidi

Rombozoi, incl. Diciemidi

Nemertini

Foronozoi

Foronidei

Brachiopodi

Molluschi

Caudofoveati (o Aplacofori p.p.)

Solenogastri (o Aplacofori p.p.)

Poliplacofori

Monoplacofori

Bivalvi

Scafopodi

Gasteropodi

Cefalopodi

Anellidi

“Policheti”, incl. Siboglinidi o Pogonofori, Echiuri, Sipunculi

Clitellati

“Oligocheti”

Irudinei

Ecdisozoi

Chinorinchi

Loriciferi

Priapulidi

Nematodi

Nematomorfi

Tardigradi

Onicofori

Artropodi ⇒

⇒ **Artropodi**

Chelicerati

Picnogonidi (o Pantopodi)

Xifosuri

Aracnidi

Acari

Ragni

Amblipigi

Uropigi

Schizomidi

Scorpioni

Opilioni

Pseudoscorpioni

Solifugi

Miriapodi

Chilopodi (o centopiedi)

Diplopodi (o millepiedi)

Paupodi

Sinfili

Pancrostaicei

“Crostaicei”

Ostracodi

Branchiopodi, incl. “Cladoceri”

Copepodi

Tantulocaridi

Cirripedi, incl. Rizocefali

Stomatopodi

Isopodi

Anfipodi

Decapodi

Esapodi

Collemboli

Proturi

Dipluri

Insetti

Efemerotteri

Odonati

Plecotteri

Ortotteri

Fasmatodei (o insetti stecco)

Dermatteri

Dittiotteri

Blattodei

Mantodei

Isotteri

Zoratteri

Psocotteri

Ftiratteri

Emitteri

“Omotteri”

Eterotteri

Tisanotteri

Coleotteri

Strepsitteri

Ditteri

Lepidotteri

Imenotteri

⇒ **Deuterostomi**

- Echinodermi
 - Crinoidei
 - Asteroidei (o stelle di mare)
 - Ofiuroidei
 - Oloturoidei
 - Echinoidei (o ricci di mare)
- Emicordati
 - Enteropneusti
 - Pterobranchi
- Cordati
 - Tunicati (o Urocordati)
 - Ascidiacei
 - Taliacei
 - Appendicolarie
 - Cefalocordati
 - Cranioti (o Vertebrati)
 - Ciclostomi (o Agnati)
 - Condroitti, incl. selaci (o pesci cartilaginei)
 - Actinopterigi, incl. teleostei (comprendono quasi tutti i pesci ossei)
 - Sarcopterigi
 - Celacantiformi
 - Dipnoi
 - Anfibi
 - Urodeli
 - Apodi
 - Anuri
 - Rettili
 - Lepidosauri
 - Sfenodontidi
 - Squamati (lucertole, anfisbene, serpenti)
 - Cheloni (o Testudinati)
 - Arcosauri
 - Coccodrilli
 - Uccelli
 - Mammiferi

⇒ **Piante s. str.**

- Glaucofite
- Rodoficee (o alghe rosse)
- Viridiplante
 - Clorofite (o alghe verdi p.p.)
 - Clorodendrofiticee
 - Cloroficee
 - Chetopeltidali
 - Clamidomonadali (o Volvocali)
 - Edogoniali
 - Sferopleali
 - Pedinoficee
 - Ulvofiticee
 - Cladoforali
 - Ulvali
 - Piramimonadoficee, incl. Pseudoscourfieldiali
 - Streptofite
 - Carofite (o alghe verdi p.p.)
 - Caroficee
 - Clorocuboficee
 - Coniugatoficee (o Zignematoficee)
 - Desmidiali
 - Zignematali
 - Klebsormidiofiticee
 - Mesostigmatoficee
 - Embriofite
 - Marcanziofite (o Epatiche)
 - Antocerote
 - Briofite s. str. (o Muschi)
 - Tracheofite
 - Licofitine
 - Equisetine
 - Marattiopsidi (o felci p.p.)
 - Polipodiopsidi (o felci p.p.)
 - Spermatopsidi (o Spermatofite, o piante a seme, o Fanerogame)
 - “Gimnosperme”
 - Cicadali
 - Ginkgoali
 - Gnetali
 - Conifere
 - Magnoliidi (o Angiosperme, o piante a fiore)

⇒ **Ocrofite o Eteroconte p.p.**

- Bacillariofiticee (o Diatomee)
- Eustigmatoficee
- Bolidoficee
- Crisoficee
- Dictiocoficee, incl. Pelagoficee
- Feoficee (o alghe brune)
- Feotamniofiticee, incl. Aurearenoficee
- Picofagee, incl. Sincromoficee
- Pinguiofiticee
- Rafidiofiticee
- Schizocladiofiticee
- Xantoficee

Classificazione dei viventi

Per aiutare il lettore a collocare in un quadro classificatorio aggiornato i numerosissimi organismi citati in questo libro, abbiamo curato di indicare di volta in volta (tranne i casi più ovvi come ape, *Drosophila*, topo) il nome di un raggruppamento sistematico più noto, o più significativo, al quale appartiene il genere (o la specie) di cui si parla. Abbiamo precisato, ad esempio, che *Montacuta* è un mollusco bivalve, *Siboglinum* un polichete, *Ginkgo* una gimnosperma. Tutti questi nomi di gruppi citati nel testo sono richiamati nel prospetto seguente, che rappresenta un estratto dell'ordinamento gerarchico della classificazione biologica, secondo le attuali conoscenze in materia di filogenesi. È opportuno che il lettore, nell'utilizzare, questo prospetto, tenga presente che

- nella sistematica biologica moderna vi è una tendenza sempre più largamente condivisa ad abbandonare le tradizionali definizioni di rango tassonomico, secondo le quali, ad esempio, i gasteropodi e i mammiferi sarebbero due classi, i lepidotteri e i primati due ordini, ecc. Tuttavia, è fondamentale prestare attenzione ai rapporti di inclusione, che nel prospetto seguente sono indicati con un rientro del taxon subordinato rispetto al taxon immediatamente sovraordinato, per esempio, ascomiceti e basidiomiceti rispetto a dicarii;
- nel prospetto seguente sono riportati tutti i gruppi ricordati nelle pagine precedenti, ma solo questi;
- i nomi (“poriferi”, “rotiferi”, “policheti”, “oligocheti”, “crostacei”, “cladoce-ri”, “omotteri”, “ipermastigini”, “gimnosperme”) qui indicati fra apici si riferiscono a raggruppamenti tassonomici molto popolari, che tuttavia – alla luce delle attuali conoscenze sulla filogenesi dei gruppi in questione – non sono più ritenuti gruppi naturali (monofiletici). Dopo aver avvisato il lettore di questa circostanza, riteniamo però utile conservare temporaneamente nell'uso questi nomi; inoltre, per evitare un eccessivo appesantimento del testo, abbiamo messo questi nomi tra apici solo nel prospetto seguente. Si noti anche l'inclusione degli uccelli in seno ai rettili;
- in grassetto sono i taxa la cui classificazione è maggiormente dettagliata nelle pagine successive.

- Eubatteri (o Batteri)
- Archei (o Archeobatteri)
- Eucarioti
 - Uniconte
 - Amebozoi
 - Conosi
 - Archeamebe
 - Dictiosteli (o muffe mucillaginose cellulari, o amebe sociali)
 - Mixogastri (o muffe mucillaginose plasmodiali)
 - Lobosi
 - Opistoconte
 - Funghi
 - Microsporidi
 - Zigomiceti
 - Chitridiomiceti
 - Glomeromiceti
 - Dicarii
 - Ascomiceti, incl. Uredinali, Ustilaginali
 - Basidiomiceti
 - Coanoflagellati
 - Animali (o Metazoi)
 - “Poriferi” (o spugne)
 - Placozoi
 - Ctenofori
 - Cnidari
 - Antozoi
 - Medusozoi
 - Idrozoi
 - Cubozoi
 - Scifozoi
 - Bilateri
 - Acelomorfi
 - Aceli
 - Nemertodermatidi
 - Protostomi** ⇒
 - Deuterostomi** ⇒
 - Biconte
 - Euglenozoi
 - Metamonadi
 - Tricomonadini
 - Diplomonadini
 - “Ipermastigini”
 - Piante s. str.** ⇒
 - Cromalveolati
 - Oomiceti
 - Aptofite, incl. Coccolitoficee
 - Eliozoi
 - Criptisti, incl. Criptomonadini
 - Ocrofite o Eteroconte p.p.** ⇒
 - Opalinei
 - Ciliati
 - Dinoflagellati (o Dinoficee)
 - Apicompleksi (o Sporozoi)
 - Emosporidi
 - Coccidi
 - Gregarine
 - Radiolari
 - Foraminiferi

⇒ **Protostomi**

Lofotrocozoi

- Gastrotrichi
- Micrognatozoi
- Gnatostomulidi
- Sindermi
 - “Rotiferi”
 - Seisonidei
 - Monogononti
 - Bdelloidei
- Acantocefali
- Catenulidi (o Platelminti (vermi piatti) p.p.)
- Rabbitofori (o Platelminti (vermi piatti) p.p.)
 - Tricladi (o planarie)
 - Trematodi (o Digenei)
- Monogenei
- Cestodi
- Cicliofori
- Ectoprotti (o Briozoi)
- Entoprotti
- Ortonettidi
- Rombozoi, incl. Diciemidi
- Nemertini
- Foronozoi
 - Foronidei
 - Brachiopodi

Molluschi

- Caudofoveati (o Aplacofori p.p.)
- Solenogastri (o Aplacofori p.p.)
- Poliplacofori
- Monoplacofori
- Bivalvi
- Scafopodi
- Gasteropodi
- Cefalopodi

Anellidi

- “Policheti”, incl. Siboglinidi o Pogonofori, Echiuri, Sipunculi
- Clitellati
 - “Oligocheti”
 - Irudinei

Ecdisozoi

- Chinorinchi
- Loriciferi
- Priapulidi
- Nematodi
- Nematomorfi
- Tardigradi
- Onicofori
- Artropodi** ⇒

⇒ **Artropodi**

Chelicerati

Picnogonidi (o Pantopodi)

Xifosuri

Aracnidi

Acari

Ragni

Amblipigi

Uropigi

Schizomidi

Scorpioni

Opilioni

Pseudoscorpioni

Solifugi

Miriapodi

Chilopodi (o centopiedi)

Diplopodi (o millepiedi)

Paupodi

Sinfili

Pancrostacei

“Crostacei”

Ostracodi

Branchiopodi, incl. “Cladoceri”

Copepodi

Tantulocaridi

Cirripedi, incl. Rizocefali

Stomatopodi

Isopodi

Anfipodi

Decapodi

Esapodi

Collemboli

Proturi

Dipluri

Insetti

Efemerotteri

Odonati

Plecotteri

Ortotteri

Fasmatodei (o insetti stecco)

Dermatteri

Dittiotteri

Blattodei

Mantodei

Isotteri

Zoratteri

Psocotteri

Ftiratteri

Emitteri

“Omotteri”

Eterotteri

Tisanotteri

Coleotteri

Strepsitteri

Ditteri

Lepidotteri

Imenotteri

⇒ **Deuterostomi**

- Echinodermi
 - Crinoidei
 - Asteroidei (o stelle di mare)
 - Ofiuroidei
 - Oloturoidei
 - Echinoidei (o ricci di mare)
- Emicordati
 - Enteropneusti
 - Pterobranchi
- Cordati
 - Tunicati (o Urocordati)
 - Ascidiacei
 - Taliacei
 - Appendicolarie
 - Cefalocordati
 - Cranioti (o Vertebrati)
 - Ciclostomi (o Agnati)
 - Condroitti, incl. selaci (o pesci cartilaginei)
 - Actinopterigi, incl. teleostei (comprendono quasi tutti i pesci ossei)
 - Sarcopterigi
 - Celacantiformi
 - Dipnoi
 - Anfibi
 - Urodeli
 - Apodi
 - Anuri
 - Rettili
 - Lepidosauri
 - Sfenodontidi
 - Squamati (lucertole, anfisbene, serpenti)
 - Cheloni (o Testudinati)
 - Arcosauri
 - Coccodrilli
 - Uccelli
 - Mammiferi

⇒ **Piante s. str.**

- Glaucofite
- Rodoficee (o alghe rosse)
- Viridiplante
 - Clorofite (o alghe verdi p.p.)
 - Clorodendrofiticee
 - Cloroficee
 - Chetopeltidali
 - Clamidomonadali (o Volvocali)
 - Edogoniali
 - Sferopleali
 - Pedinoficee
 - Ulvofiticee
 - Cladoforali
 - Ulvali
 - Piramimonadoficee, incl. Pseudoscourfieldiali
 - Streptofite
 - Carofite (o alghe verdi p.p.)
 - Caroficee
 - Clorocuboficee
 - Coniugatoficee (o Zignematoficee)
 - Desmidiali
 - Zignematali
 - Klebsormidiofiticee
 - Mesostigmatoficee
 - Embriofite
 - Marcanziofite (o Epatiche)
 - Antocerote
 - Briofite s. str. (o Muschi)
 - Tracheofite
 - Licofitine
 - Equisetine
 - Marattiopsidi (o felci p.p.)
 - Polipodiopsidi (o felci p.p.)
 - Spermatopsidi (o Spermatofite, o piante a seme, o Fanerogame)
 - “Gimnosperme”
 - Cicadali
 - Ginkgoali
 - Gnetali
 - Conifere
 - Magnoliidi (o Angiosperme, o piante a fiore)

⇒ **Ocrofite o Eteroconte p.p.**

- Bacillariofiticee (o Diatomee)
- Eustigmatoficee
- Bolidoficee
- Crisoficee
- Dictiocoficee, incl. Pelagoficee
- Feoficee (o alghe brune)
- Feotamniofiticee, incl. Aurearenoficee
- Picofagee, incl. Sincromoficee
- Pinguiofiticee
- Rafidiofiticee
- Schizocladiofiticee
- Xantoficee

Crediti delle figure

Capitolo 1

Figura di apertura capitolo Shutterstock; **Figura 1.2** Gross 2006, *PLoS Biology* 4; **Figura 1.3** Alamy; **Figura 1.4a** Cortesia di Yuuji Tsukii; **Figura 1.4b** Alamy; **Figure 1.5-1.6** Shutterstock; **Figura 1.8** Modificata da Tagami 2013, *J. Acarol. Soc. Jpn.* 22; **Figura 1.9** Vlmastra, Wikimedia commons; **Figura 1.11** Shutterstock; **Figura 1.12** Alamy; **Figura 1.13** Shutterstock; **Figura 1.14** Modificata da Santelices 1999, *Trends Ecol. Evol.* 14; **Figura 1.15** Modificata da Jones et al. 2014, *Nature* 505; **Figure 1.16-1.17** Shutterstock; **Figura 1.19** Modificata da Henderson e Gottschling 2008, *Curr. Opin. Cell Biol.* 20; **Figura 1.20** Cortesia di Udo Schmidt; **Figura 1.21** Shutterstock; **Figura 1.22** J. Zapell, Wikimedia commons; **Figura 1.23** Cortesia di Carolina Biological Supply Company.

Capitolo 2

Figura di apertura capitolo Pearson AL; **Figura 2.1** Modificata da Lecointre e Guyader 2001, *La classification phylogénétique du vivant*, Belin; **Figure 2.2 e 2.4** Modificate da Mauseth 2009, *An Introduction to Plant Biology*, Jones & Burtlett; **Figura 2.7** Cortesia di Stefano Piraino; **Figura 2.9** Shutterstock; **Figura 2.11** Pearson AL; **Figura 2.12** Cortesia di Fabio Gasparini; **Figura 2.13** Pearson AL; **Figura 2.14** Modificata da Brooks 1946, *Ecol. Monogr.* 16; **Figura 2.15** Shutterstock; **Figura 2.16** Pearson AL; **Figura 2.17** Modificata da Heming 2003, *Insect Development and Evolution*, Comstock; **Figura 2.18** Shutterstock; **Figura 2.19** Modificata da Dixon 1973, *The Biology of Aphids*, Edward Arnold; **Figura 2.20** Pearson AL; **Figura 2.21** Alamy; **Figura 2.22** Juni, Wikimedia commons.

Capitolo 3

Figura di apertura capitolo Shutterstock; **Figura 3.1** Campbell e Reece 2015, *Biologia*, Pearson Italia; **Figura 3.2** Cortesia di Weon-Gyu Kho; **Figura 3.3** Modificata da Dayal 1996, *Advances in Zoosporic Fungi*, MD Publications; **Figura 3.4** Modificata da http://www.treccani.it/scuola/lezioni/scienze_naturali/riproduzione_viventi; **Figura 3.5** Modificata da Zattara e Bely 2016, *Invert. Biol.* 135; **Figura 3.6** Modificata da Grasse 1959, *Traité de Zoologie V, 1*, Masson; **Figura 3.7** Pearson AL; **Figura 3.8** Shutterstock; **Figura 3.9** Modificata da Mauseth 2009, *An Introduction to Plant Biology*, Jones & Burtlett; **Figura 3.10** Cortesia di Laure Apothéloz-Perret-Gentil; **Figura 3.12** Pearson AL; **Figura 3.13** Shutterstock; **Figura 3.14** Warren et al. 2014, *PLoS ONE* 9; **Figura 3.15** Pearson AL; **Figure 3.16-3.17** Shutterstock; **Figura 3.18** Parent Géry, Wikimedia commons; **Figura 3.19** Pearson AL; **Figura 3.20** Modificata da Brusca e Brusca 2003, *Invertebrate Zoology*, Sinauer; **Figura 3.21** Modificata da Baldanza 2010, <http://www.fulviobaldanza.it/biologia>; **Figura 3.22** Alamy; **Figura 3.23** Cortesia di Romano Dallai; **Figura 3.24** Cortesia di Martina Magris; **Figura 3.25a** Modificata da Mauseth 2009, *An Introduction to Plant Biology*, Jones & Burtlett; **Figura 3.25b** Modificata da Koning 1994, <http://www1.biologie.uni-hamburg.de/b-online/ibc99/koning/pollenemb.html>; **Figura 3.26** Modificata da Mauseth 2009, *An Introduction to Plant Biology*, Jones &

Burtlett; **Figura 3.27** Modificata da Wikimedia commons; **Figura 3.28** Modificata da Campbell e Reece 2015, *Biologia*, Pearson Italia; **Figura 3.29** Shimamura 1937, *Cytologia (Fujii Jub. Vol.)*; **Figura 3.30** Modificata da Lampert e Scharl 2008, *Phil. Trans. R. Soc. B* 363 e Avise 2008, *Clonality*, OUP; **Figure 3.31-3.32** Pearson AL; **Figure 3.33-3.34** Shutterstock; **Figura 3.35** Modificata da Barnes 1980, *Invertebrate Zoology*, Saunders College; **Figura 3.36** Pearson AL; **Figura 3.37** Shutterstock; **Figure 3.38-3.39** Pearson AL; **Figura 3.40** Modificata da Barrett e Hodgins 2006 in Harder e Barrett *Ecology and Evolution of Flowers*, OUP; **Figura 3.41** Pearson AL; **Figura 3.42** Shutterstock; **Figura 3.43** Jedimentat44, Wikimedia commons; **Figure 3.44-3.46** Shutterstock; **Figura 3.47** Modificata da Cardoso Neves et al. 2016, *Zool. Anz.* 265; **Figura 3.48** O'Neill 2004, *PLoS Biology* e3042; **Figura 3.49** Modificata da van Dijk 2009 in Schön et al. *Lost Sex*, Springer; **Figura 3.50** Shutterstock; **Figure 3.51-3.52** Pearson AL; **Figura 3.53** Shutterstock; **Figura 3.54** H. Krisp, Wikimedia commons.

Capitolo 4

Figura di apertura capitolo Pearson AL; **Figura 4.1** Cortesia di James Lindsey; **Figura 4.2** Cortesia di Carlo Brena; **Figura 4.3** Pearson AL; **Figura 4.4** Shutterstock; **Figura 4.5** Modificata da Sterrer 1986, *Marine Fauna and Flora of Bermuda*, Wiley & Sons; **Figura 4.6** Shutterstock; **Figura 4.8** Shutterstock e Pearson AL; **Figura 4.9** Shutterstock; **Figura 4.10** Cortesia di Thomas Palmer; **Figure 4.11-4.13** Pearson AL; **Figura 4.14** Wilkinson et al. 2013, *PLoS ONE* 8; **Figura 4.15** Cortesia di Jorge Almeida; **Figura 4.16** Shutterstock; **Figura 4.17** Modificata da Sars 1895, *An account of the Crustacea of Norway*, Cammermeyer; **Figure 4.18-4.21a** Shutterstock; **Figure 4.21b-d** Pearson AL.

Capitolo 5

Figura di apertura capitolo Fotolia; **Figura 5.1** Alamy; **Figura 5.2** Pearson AL; **Figura 5.6** Shutterstock; **Figura 5.7** Robinson 2006, *PLoS Biology* e304; **Figura 5.8** Shutterstock; **Figura 5.9** Modificata da Raikov 1994, *Eur. J. Protistol.* 30; **Figura 5.10** Modificata da Barton e Charlesworth 1998, *Science* 281; **Figura 5.11** Modificata da Furuya e Lowy 2006, *Nat. Rev. Microbiology* 4; **Figura 5.16** Shutterstock; **Figura 5.17** Pearson AL; **Figura 5.18** Modificata da Sano et al. 2011, *Dev. Growth Differ.* 53; **Figura 5.19** Cortesia di Yuuji Tsukii; **Figura 5.21** Modificata da Stenberg e Saura 2009 in Schön et al. *Lost Sex*, Springer; **Figura 5.22** Shutterstock; **Figure 5.23-5.25** Modificate da Stenberg e Saura 2009 in Schön et al. *Lost Sex*, Springer; **Figura 5.26** Shutterstock; **Figura 5.27** Modificata da Stenberg e Saura 2009 in Schön et al. *Lost Sex*, Springer; **Figure 5.28-5.30** Modificate da Simon et al. 2003, *Biol. J. Linn. Soc.* 79; **Figura 5.31** Shutterstock; **Figura 5.34** Cortesia di Fatiha Abdoun; **Figura 5.35** Modificata da Eisen et al. 2006, *PLoS Biology* e286; **Figura 5.36** Modificata da <http://what-when-how.com/molecular-biology/parasexual-cycle-molecular-biology/>; **Figura 5.37** Pearson AL.

Capitolo 6

Figure 6.1a-b Modificate da Kraak e Pen 2002 in Hardy *Sex ratios*, CUP; **Figure 6.1c-d** Modificate da Ming et al. 2011, *Annu. Rev. Plant Biol.* 62; **Figura 6.2** Modificata da Silver 1995, *Mouse genetics*, OUP e Virkki et al. 1991, *Psyche*, 98; **Figura 6.3** Modificata Bachtrog et al. 2011, *Trends Genet.* 27; **Figura 6.5a** Shutterstock; **Figura 6.5b** Pearson AL; **Figura 6.6a-b** Shutterstock; **Figura 6.7** Pierre-Louis Crouan, Wikimedia commons; **Figure 6.8-6.10** Shutterstock; **Figura 6.12** Modificata da Beukeboom e van de Zande 2010, *J. Genet.* 89; **Figura 6.13** Modificata da Sabelis et al. 2002 in Hardy *Sex Ratios*, CUP; **Figura 6.14** Modificata da Kraak e Looze 1993, *Neth. J. Zool.* 43; **Figura 6.15** Modificata da Gilbert 2003, *Developmental Biology*, Sinauer; **Figure 6.16-6.22** Shutterstock; **Figura 6.23** Cortesia di James K. Adams; **Figura 6.24** Dartmouth Electron Microscope Facility.

Capitolo 7

Figure 7.1-7.2 Modificate da Campbell e Reece 2015, *Biologia*, Pearson Italia; **Figura 7.3** Modificata da Purves et al. 1998, *Life: The Science of Biology*, Freeman; **Figure 7.4-7.6** Modificate da Campbell e Reece 2015, *Biologia*, Pearson Italia; **Figura 7.7** Modificata da Megan Rocktopus, <http://www.meghanrocktopus.com/>; **Figura 7.8** Modificata da Campbell e Reece 2015, *Biologia*, Pearson Italia; **Figura 7.9** Modificata da Mauseth 2009, *An Introduction to Plant Biology*, Jones & Burtlett; **Figure 7.10-7.14** Modificate da Campbell e Reece 2015, *Biologia*, Pearson Italia; **Figura 7.15** Modificata da Campbell e Reece, 2002, *Biology*, Pearson; **Figura 7.16** Modificata da Campbell e Reece 2015, *Biologia*, Pearson Italia; **Figura 7.17** Modificata da Bayer e Owre 1968, *The free-living lower invertebrates*, Macmillan; **Figura 7.18** Modificata da Hickman et al. 1993, *Integrated principles of Zoology*, Mc Grow-Hill; **Figura 7.19** Modificata Ebert 2005, *Ecology, Epidemiology, and Evolution of Parasitism in Daphnia*, <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/entrez/query.fcgi?db=Books>; **Figura 7.20** Modificata da Flint 1998, *Pests of the Garden and Small Farm*, ANR.

Indice dei taxa

I numeri delle pagine dove il lemma è trattato specificamente o più diffusamente sono in **neretto**, quelli che si riferiscono a illustrazioni sono in *corsivo*.

A

- abete
– bianco del Pacifico v. *Abies amabilis*, 137
– di Douglas v. *Pseudotsuga menziesii*, 137
Abies
– *amabilis*, 137
– *balsamea*, 245
– *pindrow*, 245
Acanthus, 76
acantocefali, 77, 88, 139, 140, **258**, 293
acari, 50, 96, 112, 118, 139, 141, 145, 190, 221, 266, 267, 294
aceli, 61, 77, 83, 97, **257**, 292
acelomorfi, 139, 140, 146, **257**, 292
Acer, 152, 247
acero v. *Acer*, 127, 152
acetosa v. *Rumex acetosa*, 207
acetosella v. *Rumex acetosella*, 247
Achatina fulica, 79
Achillea millefolium, 131
Achnantes, 231
Acholla multispinosa, 207
Acipenser, 48
acrani v. cefalocordati, 270
acrocordidi, 139
Acropora millepora, 209
Actinia, 256
– *equina*, 255, 256
actinopterigi, 295
Actinosphaerium, 6
Adactylidium, 145, 178
adelgidi, 117
Adineta vaga, 21
Adoxa, 246
adoxacee, 120
Adoxus obscurus, 113
Aedes stimulans, 215
Aepypodius arfakaianus, 133
afelinidi, 118
afidi, 21, 38, 39, 45, 51, 111, 112, 142, 219, 267
afididi, 117
Africatenua riuruae, 259
agamidi, 139
Agapornis fischeri, 202
Agaricus, 252
– *bisporus*, 252
agave, v. *Agave americana*, 47, 48
Agave, 47
– *americana*, 47
Agkistrodon piscivorus, 129
agnati v. ciclostomi, 83, 295
Agrostis hyemalis, 130
Aiptasia diaphana, 255
airone cenerino v. *Ardea cinerea*, 49
Alagoasa bicolor, 199
alaterno v. *Rhamnus alaternus*, 152
Alatina alata, 255
alce v. *Alces alces*, 129
Alces alces, 129
Alcyonium digitatum, 255
Alegoria castelnaui, 142
aleurodidi, 113, 114, 267
alge brune v. feoficee, 28, 43, 233, 296
alge rosse v. rodoficee, 43, 149, 296, 234
alge verdi v. clorofite e carofite, 57, 100, 223, **235**, 296
alliacee, 120
Alligator mississippiensis, 49, 214
alligatore del Mississippi v. *Alligator mississippiensis*, 49
Allium, 59, 121, 187, 246
Allocosa brasiliensis, 74
allodola, 133
Allolobophora caliginosa trapezoides, 122
Alsophila pometaria, 122
Alytes obstetricans, 146, 150
amarantacee, 120
amarillidacee, 59, 120
amblipigi, 96, 266-8, 294
Ambystoma, 70, 122, 189
– *laterale*, 189
amebe sociali v. dictiosteli, 292

- amebozoi, 292
Ammannia coccinea, 131
Amoeba, 29
Amorpha fruticosa, 130
Amphiprion, 79, 80
Amsinckia, 107
 anablepidi, 139, 271
Anabrus simplex, 127
 anaconda v. *Eunectes murinus*, 49
 ananas, 151
Ananas comosus, 149
 ananas v. *Ananas comosus*, 149
 anatidi, 133
 anellidi, 25, 26, 45, 62, 83, 111, 143, 146, **262**, 293
 anemone di mare, 18, 48, 82
 anfibi, 87, 96, 105, 138, 141, 144, 202, 271, 271, 295
 anfiosso, 105
 anfipodi, 73, 139, 268, 294
 anfibene, 139, 295
 angiosperme v. piante a fiore e magnoliidi, 50, 76, 82, 90, 91, 92, 93, 106, 119, 149, 151, 202, **245**, 296
 anguidi, 139
Anguilla anguilla, 48, 101
 anguilla v. *Anguilla anguilla*, 48, 101
 anguilliformi, 79
 anguria, 150
 anillidi, 139
 animali v. metazoi, 292
 anisotteri, 138
Anolis, 75, 206
 anomopodi, 141
Anopheles, 226
Anoplostoma viviparum, 265
 anostraci, 82
Antechinus, 47
 – *swainsonii*, 47
Antennaria, 187
 antocerote, 76, 296
 antozoi, 41, 140, 255, 292
 anuri, 83, 94, 95, 146, 271, 295
 ape v. *Apis mellifera*, 18, 212
Aphelocoma coerulescens, 148
Aphelopus theliae, 64
Aphis, 267
 – *nerii*, 112
 api, 148, 268
 apicompleksi v. sporozoi, 55, 67, **226**, 292
Apis mellifera, 15, 212
Apistogramma, 216
 – *agassizii*, 216
 aplacofori, 83, 293
Aplidium, 271
 aplosobranchi, 270
 apodi, 295
Aporrectodea trapezoides, 122, 263
 appendicolare, 88, 270, 295
Apristurus longicephalus, 271
Apseudes hermaphroditus, 77
Aptenodytes forsteri, 126
Apterona helix, 113
Apteryx, 87
 aptofite, 226, 292
Apus apus, 49
 aquila reale, 133
 aquile, 109
Arabidopsis thaliana, 106
 aracee, 104, 120
 aracnidi, 114, 143, 268, 294
Aramigus, 70
 Arancio v. *Citrus sinensis*, 121, 137
Araschnia levana, 45
 araucariacee, 99
 archeamebe, 292
 archei v. archeobatteri, 54, 292
 archeobatteri v. archei, 292
 archeognati, 267
Archidium alternifolium, 133
Archipsocopsis fernandi, 142
 arcoofori, 143
 arcosauri, 295
Arctica, 18
Ardea cinerea, 49
Aريلus cristatus, 207
 Aringa v. *Clupea harengus*, 48
Ariolimax, 81
Arisaema, 217, 247
 – *triphillum*, 76
Arixenia, 142
Armadillidium vulgare, 217
 armadillo, v. *Dasyopus*, 62, 63, 179
 – dalle nove fasce v. *Dasyopus novemcinctus*, 129
Artemia, 70, 112, 113, 183
 – *parthenogenetica*, 115
 – *salina*, 202
 – *tunisiana*, 115
 artropodi, 45, 62, 72, 77, 87, 89, 111, 146, **265**, 293, 294
Ascaphus truei, 271
 ascaride v. *Ascaris*, 48
Ascaris, 48
 ascidiacei, 141, 295
 ascidie, v. ascidiacei, 63, 105, 270
Ascocoryne, 253
 ascomiceti, 57, 58, 68, 248, **250**, 292
 ascoseirali, 149, 233
 ascotoracidi, 266
Asparagus, 72
Aspergillus
 – *fumigatus*, 70
 – *nidulans*, 193, 224, 248
Asphondylia ruebsaameni, 88
Aspidiotus, 70
Aspidoscelis uniparens, 117
Aspidosiphon elegans, 62, 264
Asplanchna, 259
 – *brightwelli*, 97
Aster, 83, 247
 Asteracee, 46, 120, 121
Asterias rubens, 269
Asterina gibbosa, 81
 asterocladiali, 233
 asteroidei v. stelle di mare, 64, 83, 141, 269, 295
 atemnidi, 96
 aterinidi, 271
Atriplex canescens, 247
 attinie, 254
 attinobatteri, 55
Auchenacantha, 97
Aulacantha, 161
 aurearenoficee, 226, 296
Aurelia, 30, 255
 – *aurita*, 255, 256
Australocypris robusta, 88
Austrognathia microconulifera, 132
Austroperipatus eridelos, 264
Austropotamobius pallipes, 48
 avvoltoio grifone v. *Gyps fulvus*, 133, 49
- ## B
- bacillarioficee v. diatomee, 296
Bacillus, 123, 190, 191
 – *anthracis*, 54
 – *atticus*, 70, 115, 186
 – *grandis*, 115
 – *rossius*, 186
 – *rossius-grandii*, 123
 – *subtilis*, 54
 baco da seta, 101
 baetidi, 142
Balaena mysticetus, 49
 balani, 82
 balanoforacee, 120
Balanoglossus australiensis, 62
 balena franca v. *Balaena mysticetus*, 49
 balenottera azzurra, 136
 bambù, 21, 48, 134
Bambusea, 30
 banana v. *Musa paradisiaca*, 152
Bangiomorpha pubescens, 66
 barbagianni v. *Tyto alba*, 49
Barbula, 241
 barentsiidi, 260

- Barynotus*, 116
 basidiomiceti, 31, 57, 58, 69, 248, **251**, 292
 basommatofori, 81
Bassiana duperreyi, 220
 batteri v. eubatteri, 292
 bdelloidei, 21, 66, 69, 258, 293
Beckmannia eruciformis, 130
Bellerochea, 231
Belostoma, 148
 belostomatidi, 148
 betulacee, 120
 bicone, 292
Bicyclus, 45
Biddulphia, 231
Bidens, 152
 bietola, 150
 bighorn v. *Ovis canadensis*, 129
 bilateri, 292
Biorhiza
 – *aptera*, 114
 – *pallida*, 40
 bisonte, 136
 bititidi, 139
 bivalvi, 77, 80, 81, 83, 96, 123, 140, 261, 262, 293
Blaps
 – *gigas*, 206
 – *lethifera*, 206
 – *lusitanica*, 206
 – *mortisaga*, 206
 – *mucronata*, 206
 – *polychresta*, 206
 – *waltli*, 206
Blastophaga psenes, 74
 blatte v. blattodei, 138, 268
 blattodei, 141, 142, 267, 294
Blechnum spicant, 243
Blepharisma, 222
 boga v. *Boops boops*, 80
 boidi, 139, 202
 bolidoficee, 226, 296
Bonellia, 263
 – *viridis*, 98, 215, 263, 264
Boops boops, 80
 bopiridi, 77
 boraginacee, 120
Borneostyrax, 142
Bothrioplana semperi, 112
Bothriurus bonariensis, 47
 botrioplanidi, 61
Botrylloides, 270, 271
Botryllus, 41, 270, 271
 – *schlosseri*, 41
 bovino domestico, 64, 136
Brachionus, 97
 brachiopodi, 61, 72, 77, 83, 143, **260**, 293
Bracon hebetor, 211
 braconidi, 64, 114
 branchiopodi, 145, 266, 268, 294
 branchiuri, 88
Brassica nigra, 130
 brassicacee, 120
Brevipalpus phoenicis, 118, 217
Bridelia, 247
 briofite, 32, **240**, 296
 briozoi v. ectoprotti, 41, 61-3, 77, 83, 88, 95, 139, 140, 143, 145, 146, **260**, 293
 bromeliacee, 151
Bromius obscurus, 113
 brotulidi, 139
Bryobia, 118
Buccinum undatum, 144
Bufo bufo, 49
 bufonidi, 81
Bulbochaete, 237
Bulbochaete hiloensis, 237
Bungarus caeruleus, 206
 burmanniacee, 120
- C**
 cactacee, 120
Caecidotea communis, 139
Caenorhabditis, 209, 265
 – *elegans*, 48, 82, 126, 201, 204, 209
Cakile maritima, 152
 calamari, 47, 97
 calamaro vampiro, 262
 calcaree, 140
 calcidoidei, 114
 calla, 127
Calla palustris, 127
 calliforidi, 84
Calligrapha, 70
Callithrix, 14, 109, 194
 – *kuhlii*, 15, 194
Calocera, 253
 camaleonte v. camoleonidi, 272
 camoleonidi, 139
 cammello, 136
Campeloma, 69
 canapa v. *Cannabis sativa*, 72, 247
 canarino v. *Serinus canarius*, 49
Candida albicans, 69, 70, 248
 cane, 136, 157
 canguro, 136
 canna palustre v. *Phragmites*, 59
Cannabis, 77
 – *sativa*, 72, 247
Canoblaps nitida, 206
Capitella, 79
 carabidi, 142
 carali, **240**
Carassius auratus, 48, 65, 122
 caravella portoghese v. *Physalia physalis*, 14, 15
 carboni v. ustilaginali, 253
Carcharias taurus, 144
 cardi, 127
Cardinium, 217
 cardo campestre v. *Cirsium arvense*, 247
Caretta caretta, 137, 214
Carex
 – *stenophylla*, 130
 – *vulpinoidea*, 130
Carica papaya, 247
 caridei, 82
 caroficee, 296
 carofite v. alghe verdi, 296
Carybea marsupialis, 255
Castanea, 247
Castor canadensis, 129
 castoro, 136
 – americano v. *Castor canadensis*, 129
 casuarinacee, 120
 catenulidi, 61, 77, 143, **259**, 293
Catharus bicknelli, 109
 caudofoveati, 261, 293
Caulerpa, 33, 235
Caulobacter crescentus, 20
 cavallette, 101
 cavallo, 136
 cavalluccio marino v. *Hippocampus*, 74, 146
 cavia, 136
 cecidomiidi, 39, 46, 84, 88, 115-7
 cecilie, 139, 271
 cedro rosso occidentale v. *Thuja plicata*, 137
Cedrus, 65
Cedrus libani, 65
 cefalocaridi, 77, 266
 cefalocordati, 62, 83, 105, **270**, 295
 cefalopodi, 62, 83, 89, 96, 97, 143, 261, 262, 293
 celacantiformi, 295
 celacanto, 139
 centopiedi v. chilopodi, 294
 Centopiedi v. *Lithobius*, 48
Cepaea, 262
 cerambicidi, 142
Ceratias holboelli, 98
Ceratodon purpureus, 99, 241
Ceratopteris richardii, 216
 cerazioidei, 74, 98
Cerebratulus, 105
Cereus, 48
 – *pedunculatus*, 81, 255
 ceriantari, 254

- cernia, v. *Epinephelus marginatus*, 80, 132
 – gigante v. *Epinephelus lanceolatus*, 132
 – rossa v. *Mycteroperca rubra*, 80
Cerobasis guesstfalicus, 116
 cervo, 64, 73
 cervo volante, 75
 cestodi, 35, 61, 78, 79, 140, 143, 259, 293
 cetacei, 64, 129
 cetomimidi, 73
 cetriolo, v. *Cucumis sativus*, 150, 247
 – di mare, 269
Chaetomorpha, 238
Chaetopterus, 105
Chaetospania borneensis, 267
Chara, 29
 cheilostomi, 261
 chelicerati, 83, 294
 cheloni v. testudinati, 213, 295
Chelonoidis, 49
 – carbonaria, 6
Chelydra serpentina, 129, 214
 chenopodiacee, 120
Chenopodium
 – album, 130
 – rubrum, 130
 chetognati, 62, 77, 83, 97, 143, **269**
 chetopeltidali, 296
 chetopteridi, 62
Chilodonella uncinata, 228
 chilopodi v. centopiedi, 89, 96, 266-8, 294
 chinorhynchi, 62, 72, 77, 83, 88, 89,
 111, **265**, 293
 chiocciola v. *Helix pomatia*, 48
 chiocciole, 98, 262
 chironomidi, 84
Chironomus, 74
 chiroterri, 129
 chitridiomietti, 58, 248, **249**, 292
Chlamydomonas, 29, 30, 67, 164, 224,
 225, 235, 237
 – coccifera, 236
 – reinhardtii, 223, 235
Chlorella, 57, 236
Chlorocephalus pygerythrus, 137
Chlorogonium oogamum, 236
Chrysaora, 254
 – isocella, 254, 256
Chrysemys picta, 129
Chrysolina varians, 142
Chrysomya
 – albiceps, 218
 – rufifacies, 218
 cianobatteri, 55
 cicadali, 296
 cicadee v. cicadali, 76, 93, 99
 cicadidi, 101
 cicale v. cicadidi, 85, 101
Cichorium intybus, 131
Cicindela, 206
 ciclamino v. *Cyclamen*, 49
 cicliidi, 216, 271
 ciclofori, 35, 61, 77, 139, 140, 146,
260, 293
 ciclofillidei, 61
 ciclostomi, 140, 295
 cicogna v. *Ciconia ciconia*, 49, 133
Ciconia ciconia, 49
 cidaridi, 269
 cigno, 109
 – reale v. *Cygnus olor*, 87
 ciliati, 19, 43, 55, 68, 162, **228**, 292
Cimbex
 – connata, 114
 – lutea, 114
Cimex lectularius, 48, 88, 97, 127
 cimice dei letti v. *Cimex lectularius*, 48,
 88, 97, 127
 cimicidi, 97
 cimotoidi, 77
 cinciallegra v. *Parus major*, 49
 cinghiale v. *Sus scropha*, 129
 ciniini, 117
 cinipidi, 39, 40, 114, 117, 118
Ciona intestinalis, 5, 108
 cipolla, 150, 187
 cipresso del Sahara v. *Cupressus
 dupreziana*, 123, 191
 ciprinidi, 123
 cipriniformi, 79
 ciprinodontidi, 96
 cirillacee, 120
 cirratulidi, 62
 cirripedi, 88, 266, 294
Cirsium arvense, 247
Citellina, 97
Citrus, 65, 121, 137, 187
 – sinensis, 121
Cladium, 247
 cladoceri, 21, 38, 39, 44, 117, 141, 143,
 266, 294
 cladoforali, **238**, 296
Cladonema radiatum, 255
Cladophora, 238
 – glomerata, 238
 – vagabunda, 33, 222
Cladopsammia rolandi, 42
 clamidomonadali v. volvocali, **237**,
 238, 296
Clemelis pullata, 126
Cleome, 77
 clinidi, 139
 clitellati, 77, 87, 140, 262, 293
Clitumnus extradentatus, 116
 clorochiboficee, 226, 296
 clorodendrofiticee, 296
 cloroficee, 296
 clorofite v. alghe verdi, **235**, 296
Clupea harengus, 48
 clupeiformi, 79
Cnemidophorus, 117, 118
 – inornatus, 118
 – neomexicanus, 118
 – perplexus, 118
 – septemvittatus, 118
 – sexlineatus, 118, 129
 – tessellatus, 118
 – tigris, 118
 cnidari, 25, 35, 61, 63, 72, 77, 83, 88,
 99, 105, 140, 143, 145, 146, **254**, 292
 coanoflagellati, **231**, 292
 cobite comune v. *Cobitis taenia*, 80
Cobitis taenia, 80
 coccidi, 28, 56, 292
 cocciniglie, 77, 100, 114, 265, 267
 cocco v. *Cocos nucifera*, 151, 152
 – di mare v. *Lodoicea maldivica*, 151
 coccodrilli, 83, 213, 271, 295
 coccolitoficee, 226, 292
Coccotrypes, 114
 cocomero asinino v. *Ecballium
 elaterium*, 152, 247
Cocos nucifera, 151
Coeloplana, 61, 256
Coelotes, 268
Cognettia, 112
 coleoidei, 47
 coleotteri, 52, 88, 141, 142, 206, 294
 colibrì, 49, 87, 133
 collemboli, 83, 96, 267, 269, 294
 colombina v. *Labrus bimaculatus*, 80
 colubridi, 139
Columba livia, 116, 144
 columbidi, 133
 comatule, 269
 comeforidi, 139
 concostraci, 82
 condracantidi, 98
 cndroitii, 139, 141, 271, 295
 conifere, 76, 82, 93, 99, 103, **243**, 296
 coniugate, 57, **238**
 coniugatoficee v. zignematoficee, **238**, 296
Conochiloides, 259
 conosi, 292
Convolvulobolus retrogenus, 257
 copepodi, 89, 266, 268, 294
Copidosoma, 14, 64
Copula sivickisi, 255
 coralli, 95, 132

- Corallium*, 42
 – *rubrum*, 42
 corallo, 24
 – nero v. *Leiopathes*, 48
Coranus fuscipennis, 207
Corbicula, 123
 cordati, 36, 72, 111, 295
 cordilidi, 139
Cordylina, 59
Coris, 79
 – *julis*, 80
Corophium volutator, 222
Corotoca, 142
 corvo comune v. *Corvus frugilegus*, 49
Corvus frugilegus, 49
Corylus avellana, 49
 cranioiti v. vertebrati, 295, 271
Craspedacusta sowerbyi, 256
Crassostrea virginica, 261
Craterellus, 252
 craterostigmomorfi, 268
 creosote, v. *Larrea tridentata*, 20
Crepidula fornicata, 79, 215, 261
 criceto dorato, 136
Cricetomys, 142
 crinoidei, 83, 141, 144, 269, 295
 criptisti, 292
 criptobranchidi, 271
 criptofite, 226
 criptomonadini, 161, 292
 criptoniscidi, 77
 crisoficee, 226, 296
 crisomelidi, 142, 268
Crocota crocuta, 74
 cromadorei, 141
 cromalveolati, 226, 292
 crostacei, 83, 96, 105, 117, 294
Crotalus horridus, 129
Cryptantha, 107
 ctenodrilidi, 62
 ctenofori, 7, 51, 61, 77, 78, 83, 88, 106, 143, 256, 292
Ctenoplana, 61, 256
 ctenopodi, 141
 ctenostomi, 261
 cubozoi, 37, 62, 255, 292
 cuculo europeo v. *Cuculus canorus*, 148
Cuculus canorus, 148
Cucumaria laevigata, 79
Cucumis, 77
 – *sativus*, 247
 cucurbitacee, 120
 culicidi, 215
Cunina, 64
 – *proboscidata*, 256
Cunochantha, 64
 cupressacee, 90, 93, 99, 179
Cupressus
 – *arizonica*, 93
 – *dupreziana*, 123, 190, 191
Cura foremanii, 259
 curculionidi, 21, 117, 267
Cuscuta pentagona, 131
Cyanea, 255
Cycas, 99
 – *revoluta*, 99
Cyclamen, 49
Cygnus olor, 87
Cynoches, 152
Cynopterus, 152
- D**
- Dacrymyces*, 253
 dafnie, 117
Danaus plexippus, 101
Dangardinella, 236
Danio rerio, 22, 220
Daphnia, 44, 187, 218, 266
 – *magna*, 220
 – *retrocurva*, 44
Darevskia, 117
 – *armeniaca*, 117
 darwinulidi, 66, 70, 266
Dascyllus, 80
Dasybus, 62-4, 179
 – *hybridus*, 63
 – *kappleri*, 63
 – *novemcinctus*, 63, 129
 – *sabanicola*, 63
 – *septemcinctus*, 63
Datisca glomerata, 247
Dawsonia lativaginata, 133
 decapodi, 82, 141, 145, 221, 268, 294
Decaspermum parvifolium, 72
 delfino dal naso a bottiglia v. *Tursiops truncatus*, 49
Delosperma, 246
 demosponge, 140
Dendrobaena octaedra, 113
 dendrochiroti, 269
 dendrocignidi, 133
Dentalium, 105
Dentex gibbosus, 80
 dentice coronato v. *Dentex gibbosus*, 80
Derbesia, 32
 dermatteri, 141, 142, 206, 267, 294
Deroceras, 81
Deschampsia caespitosa, 130
 desmidiali, 238, 296
 deuteromiceti, 70, 248
 deuterostomi, 292, 295
 diamante mandarino v. *Taeniopygia guttata*, 126
Dianthus, 247
Diaptomus castor, 207
 diaspididi, 115
 diatomee v. bacillarioficee, 29, 43, 230, 296
 dicarii, 292
Dicentrarchus labrax, 220
 diciemidi, 35, 61, 88, 140, 257, 293
Dicrostonyx torquatus, 208
 dictiocoficee, 226, 296
 dictiosteli, 43, 67, 231, 292
Dictyostelium, 45, 57
 – *discoideum*, 43, 222
Dictyota, 32
Dicyema, 105
Didemnum, 270
 digenei v. trematodi, 35, 36, 64, 78, 83, 98, 140, 143, 293
Dinocras, 77
 dinoficee v. dinoflagellati, 228, 292
 dinofilidi, 263
 dinoflagellati v. dinoficee, 228, 292
Dinophilus, 105, 263
 – *gyrociliatus*, 219
Dioecocestus, 259
Diplectrum formosum, 128
Diplodus
 – *annularis*, 80
 – *sargus*, 80
Diplolaboncus, 88
 diplomonadini, 292
 diplopodi v. millepiedi, 51, 96, 266-9, 294
Diplosoma, 270
Diplozoon, 259
 – *paradoxum*, 98
 dipluri, 96, 267, 294
 dipnoi, 83, 295
Dipodascus, 29
Diprion, 112
Dipteronia, 247
Discoporella, 42
 discosporangiali, 233
 ditteri, 52, 141, 142, 145, 294
 dittioteri, 294
Ditylum, 231
Dodecaceria, 62
 – *caulleryi*, 263
Dolania americana, 47
 dolioli, 79, 270
 donzella v. *Coris*, 79, 80
 – pavonina v. *Thalassoma pavo*, 80
 dorvilleidi, 62, 263
Dorylus wilverthi, 132
Dracunculus medinensis, 265
 drago di Komodo v. *Varanus komodoensis*, 46, 116

driinidi, 64, 114
 drososifila v. *Drosophila melanogaster*, 48
 drososifilidi, 84
Drosophila, 12, 116, 143, 183, 202, 204, 208, 209, 221
 – *bifurca*, 88
 – *mangabeirai*, 113, 116
 – *melanogaster*, 15, 48, 123, 203
Dugesia, 122
 – *benazzii*, 122
 – *lugubris*, 122
 – *polychroa*, 122
Dunaliella, 236

E

Ecballium elaterium, 152, 247
 ecdisozi, 293
 echidne v. *Tachyglossus* e *Zaglossus*, 138, 205, 206
 echinococco v. *Echinococcus granulatus*, 259
Echinococcus, 64
 – *granulosus*, 259, 260
 – *multilocularis*, 260
 echinodermi, 62, 72, 77, 87, 111, 139, 141, 143-5, **269**, 295
 echinoidei v. ricci di mare, 83, 141, 295
Echinotheridion, 97
 echiuri, 62, 83, 98, 262, 263, **264**, 293
 ectocarpi, 233
Ectocarpus, 233, 205
 ectoprotti v. briozoi, 293
 Edera v. *Hedera helix*, 50, 137
 edogoniali, 237, 296
 efemerotteri, 52, 142, 269, 294
 effimere, 138
Eirene hexanemalis, 37
Eiseniella tetraedra, 263
Elaeis, 247
 elapidi, 139
 elefante, 136
 – africano v. *Loxodonta africana*, 49
 – indiano v. *Elephas maximus*, 129
 – marino meridionale v. *Mirounga leonina*, 109
Eleocharis engelmannii, 130
Elephas maximus, 129
Eleuterodactylus jasperii, 139, 271
Eleutheria dichotoma, 254
 eliozoi, 6, 55, 292
Ellobius, 207
 – *lutescens*, 207
Elymus
 – *canadensis*, 130
 – *violaceus*, 130
Elysia crispata, 97

embiotocidi, 139
 embiotteri, 268
 embriofite, 57, 58, 89, 296
 emicordati, 72, 77, 83, **270**, 295
 emioniscidi, 77, 139
 emiranfidi, 271
 emitteri, 88, 141, 294
 emosporidi, 292
Emys orbicularis, 49
Encephalartos villosus, 245
 enchitreidi, 112
Enchytraeus fragmentosus, 263
 encirtidi, 64, 118
 enoplei, 141
 ensiferi, 138
Entamoeba, 69, 226
 – *histolytica*, 55
Enterococcus faecalis, 168
Enterocytozoon bieneusi, 254
Enteromorpha, 238
 enteropneusti, 62, **270**, 295
 entoprotti, 61, 62, 63, 77, 79, 88, 95, 140, 146, **260**, 293
 epatiche v. marcanziofite, 33, 76, 93, 241, 296
Ephedra, 93, 245
Ephelota gemmipara, 56
Epilobium ciliatum, 131
Epinephelus
 – *lanceolatus*, 132
 – *marginatus*, 80
Epiperipatus imthurni, 264
Epulopiscium, 54
 equiseti v. equisetine, 149, 243
 equisetine, 296
 equiseti v. *Equisetum arvense*, 148
Equisetum arvense, 148
Equus zebra, 129
Eragrostis spectabilis, 130
Erigeron canadensis, 131
Erinaceus europaeus, 129
Eriocampa
 – *ovata*, 114
 – *umbratica*, 114
 erpobdellidi, 138
Erythronium americanum, 65
 esacoralli, 139
 esapodi, 294
 esattinellidi, 140
Escherichia coli, 20, 156, 167
 escnidi, 138
 esionidi, 263
 eterocefalo, v. *Heterocephalus glaber*, 14, 109
 eteroconte v. ocrofite, 226, 296
 eterotteri, 142, 206, 267, 268, 294

eubatteri v. batteri, 54, 55, 292
 eucarioti, 292
 eucestodi, 64
Euchlanis, 39
 eucoilidi, 118
Eucypris virens, 70, 111, 115
Eudorina, 236, 237
 – *elegans*, 57, 180, 236
 eufausiacei, 268
 eufillofite, 242
Euglena, 31
 – *spirogyra*, 159
 euglenozoi, 292
 eulofidi, 118
Eumeces fasciatus, 129
Eunectes murinus, 49
Eunice viridis v. *Palola viridis*, 100
Euplotes, 222, 229
Eurema hecabe, 217
Eurya japonica, 76
 eustigmatoficee, 226, 296
Exobasidium, 253
Eylais, 96

F

faggio v. *Fagus sylvatica*, 134, 137
 fagiato, 73
 – australiano v. *Leipoa ocellata*, 147
 fagiolo v. *Phaseolus vulgaris*, 149, 151
Fagus sylvatica, 137
 fanerogame v. spermatopsidi, 75, 242, 243, 296
 farfalla monarca, 101
Fasciola hepatica, 126, 143, 186
 fasmatodei v. fasmidi e insetti stecco, 117, 138, 294
 fasmidi v. fasmatodei, 186, 267
 felce aquilina, v. *Pteridium aquilinum*, 20
 felci, 33, 59, 76, 91, 149, 243, 296
Felis catus, 49
 fenicotteri, 144
 feoficee v. alghe brune, **233**, 296
 feotamnioficee, 226, 296
 fico, 151
Ficus
 – *carica*, 74
 – *religiosa*, 50
 figitidi, 118
 filattolemi, 78, 140
 filaria di Medina v. *Dracunculus medinensis*, 265
 finocchio, 150
Fitchia spinulosa, 207
 fitoseidi, 115
 flebobranchi, 271
 fleotripidi, 142

- floridee, 149
 foraminiferi, 43, 68, **226**, 292
 formica, 18, 75, 144, 148, 268
 – legionaria v. *Dorylus wilverthi*, 132
 foronidei, 61, 62, 77, 78, 83, 96, **260**, 293
 foronozoi, 293
Fragaria elatior, 202
 fragolino v. *Pagellus erythrinus*, 80
Franklinothrips vespiformis, 118
 frassino comune v. *Fraxinus excelsior*, 82
Fraxinus
 – *excelsior*, 82, 247
 – *ornus*, 247
 fringuello zebrato v. *Taeniopygia guttata*, 116
Fritillaria, 246
Frullania dilatata, 207
 frumento v. *Triticum*, 151
 ftiratteri, 294
 fucali, 149, 233
Fuchsia, 247
Fucus, 28, 29, 58, 233
Funaria, 241
 funghi, 57, 68, 222, **248**, 292
Furcifer labordi, 272
Fusarium moniliforme, 248
- G**
- gabbiano reale v. *Larus argentatus*, 49
Galinsoga quadriradiata, 52
Galium
 – *aparine*, 131
 – *boreale*, 131
Gallus domesticus, 116
 gambero di fiume v. *Austropotamobius pallipes*, 48
Gambusia affinis, 134
Gammarus duebeni, 216, 217
Garcinia, 72
Gargaphia, 268
 garofano v. *Dianthus*, 247
 gasteropodi, 81, 83, 96, 117, 139, 140, 144, 145, 261, 262, 293
Gastrotheca, 146
 gastrotrichi, 61, 77, 79, 83, 111, 140, 146, **257**, 293
 gatto v. *Felis catus*, 49, 136
 gattuccio, 138
 geconidi, 139
 geofilomorfi, 127, 268
Geoscaphus, 142
 geranio v. *Geranium*, 247
Geranium, 247
Gerbillus gerbillus, 206
Geum, 247
 – *triflorum*, 130
- ghiandaia della Florida v. *Aphelocoma coerulescens*, 148
Giardia, 161
 – *intestinalis*, 69, 226
 gimnolemi, 140
 gimnomorfi, 77
 gimnosperme, 91, 92, 99, 103, 119, 202, **243**, 296
 ginepro, 151, 243
 ginkgo v. *Ginkgo biloba*, 72, 76, 93, 243
Ginkgo, 99, 151
 – *biloba*, 72, 90, 93, 202
Ginkgoali, 296
Girafa camelopardalis, 49, 129
 giraffa v. *Girafa camelopardalis*, 49, 129, 136
Girafa antiquorum, 202
 girasole v. *Helianthus annuus*, 146
 girodattiloidi, 64
Glandirana rugosa, 204
 glaucofite, 226, 296
 globulariacee, 120
Glomerella cingulata, 251
 glomeridi, 96
 glomeromiceti, 69, 71, **250**, 292
Glomus, 250
 glossinidi, 142
 gnatostomulidi, 61, 77-9, 132, **257**, 293
 gnetali, 76, **245**, 296
Gnetum, 93, 245
 gobiidi, 80
Gonatopus, 114
Gonium, 237
 goodeidi, 139, 271
 gorilla v. *Gorilla gorilla*, 49
Gorilla gorilla, 49
Gracilaria chilensis, 14, 15
 graminacee v. poacee, 246
Grammatophora, 231
Grammitis, 30
Grantia, 105
 gregarine, 28, 68, 292
 grilli, 96, 101
 grillo Mormone v. *Anabrus simplex*, 127
Gurania, 247
Gymnophthalmus underwoodi, 117
Gyps fulvus, 49
Gypsophila paniculata, 130
Gyrinicola batrachiensis, 9
Gyrodactylus, 50, 260
 – *elegans*, 64
- H**
- Habrobracon hebetor*, 211
Haemopsis, 263
Halictoxenos simplicis, 64
Haplogonatopus, 114
Harpactea sadistica, 97
Harpactor fuscipes, 207
Hedera helix, 50, 137
Helianthus annuus, 146
Helicobacter pylori, 168
Heliconius, 133
Heliothrips haemorrhoidalis, 118
Helix, 262
 – *pomatia*, 48
Hemidactylus garnotii, 117
Hemimerus, 142, 267
Hemiteles
 – *aerator*, 114
 – *tenellus*, 114
Henria psallotae, 116
Hercinothrips femoralis, 118
Herpestes, 206
Heterocephalus glaber, 14, 109
Heterocypris incongruens, 70
Heterodon platyrhinos, 129
Heteronotia binoei, 117
Heteropeza, 116
 – *pygmaea*, 46, 116, 218
Heterorhabditis, 41
Hibiscus trionum, 131
Hieracium, 121, 187
 – *flagellare*, 121
 – *pilosella*, 121
Hippocampus, 74, 146
 – *comes*, 74
Hippolyte, 79
Histiosoma, 181
 – *murchei*, 9
Histriobdella, 105
Homo sapiens, 30, 201
Humulus lupulus, 207, 247
Hydra, 81, 17, 154
Hydrobates pelagicus, 87
Hydrodictyon, 223, 237
Hyla, 49
Hymenaster, 269
Hymenophyllum, 30
Hypericum perforatum, 187
Hypoplectus, 79
Hypothenemus hampei, 115
Hypsistozoa, 270
- I**
- iacintacee, 120
Icerya, 77
 iceryini, 113, 114
 icneumonidi, 114, 126, 142
 idra, 18, 26
 idrofilidi, 268
 idroidi, 64

idrozoi, 36, 37, 41, 62, 140, 254, 256, 292
 iena maculata v. *Crocota crocuta*, 74
 iguanidi, 139
 imenofillacee, 34, 243
 imenotteri, 62, 113, 114, 118, 142, 268, 294
Impatiens, 111
 inobiidi, 271
 insetti, 50, 73, 83, 87, 96, 106, 112, 143, 221, 294
 – stecco v. *fasmatoidei*, 116, 123, 190, 294
 – tipografi v. *scolitini*, 74, 114
 ipericacee, 120
 ipermastigini, 231, 292
 ippoboscidi, 142
 ippopotamo, 136
Iris, 245
 irudinei v. *sanguisughe*, 62, 79, 83, 89, 263, 293
Ischnura elegans, 75, 177
Isoetes, 76
Isohypsibius, 264
 isopodi, 73, 77, 95, 112, 139, 141, 145, 266, 268, 269, 294
 isotteri, 294

J

Jaera marina, 206
Janthina, 89
 – *janthina*, 262
 jeninsidi, 139
 julidi, 269, 51
Juncus
 – *foliosus*, 130
 – *torreyi*, 130

K

Kentropyx borckiana, 117
Keratella, 258
 Kiwi v. *Apteryx*, 87
 Klebsormidioficee, 226, 296
Kluyveromyces lactis, 223
Kryptolebias marmoratus, 78

L

labiate, 104
 labridi, 79
 labrisomidi, 139
Labroides dimidiatus, 80
Labrus bimaculatus, 80
 lacertidi, 139
Lactuca serriola, 131
Lamellibrachia, 18
Laminaria, 233
 laminariali, 233

lampiridi, 73, 102, 265
 lampreda marina, 215
Lampropeltis getulus, 129
Lamyctes emarginatus, 116
 larice v. *Larix decidua*, 50
Larix decidua, 50
Larrea tridentata, 20
Larus argentatus, 49
Lasaea, 69
Lasius, 114
Latimeria, 139
 – *chalumnae*, 137
 lattuga di mare, v. *Ulva*, 32
Lecanium, 112
 lecanoidi, 115
 lecitoeplitiati, 61
 leguminose, 46, 104
Leiopathes, 48
Leipoa ocellata, 147
 lemning, 196
 – di Norvegia, 136
 – v. *Dicrostonyx torquatus*, 208
 – v. *Myopus schisticolor*, 208
 leone v. *Panthera leo*, 49, 129, 136
Lepidodactylus lugubris, 117
Lepidophyma flavimaculatum, 116, 117
 lepidosauri, 83, 295
 lepidotteri, 52, 88, 89, 113, 142, 294
 lepiotacee, 69
Leposoma percarinatum, 117
 lepre, 136
 – europea v. *Lepus europaeus*, 129
Leptospermum scoparium, 247
Leptospironympha, 231
Lepus europaeus, 129
Lethocerus, 148
Leucanthemum vulgare, 131
Liatris punctata, 131
 libellule, 96, 138
 licheni, 253
 licofite v. *licofitine*, 76
 licofitine, 242, 296
 licopodi, 93, 242
 licosidi, 268
 lieviti, 55, 223, 248
 lievito v. *Saccharomyces cerevisiae*, 6, 20
Ligularia, 247
 liliacee, 59
Lilium, 59
 limantriidi, 102
Limax, 81
Limnognathia maerski, 257
Limnionectes larvaepartus, 272
 limone v. *Citrus*, 137
 limoniacee, 120

limulo, 95, 96
Limulus, 88
Lineus, 260
Linum, 107
Liopelma hochstetteri, 207
Liquidambar, 60
Lithobius, 48
Lithognathus mormyrus, 80
 littorinidi, 89
 lobosi, 292
Lodoicea maldivica, 151
 lofiiformi, 15
 lofotrococzi, 293
 lombrichi v. *oligocheti*, 78, 263, 264
Lonchoptera, 112
 – *dubia*, 113
 loriciferi, 62, 72, 77, 116, 141, 265, 293
 loto v. *Nelumbo nucifera*, 150
Loxodonta africana, 49
 loxosomatidi, 260
Loxothylacus panopaei, 64
 lucanidi, 75
 lucciole v. lampiridi, 73, 102, 265
 lucertola muraiola v. *Podarcis muralis*, 49
 lucertole, 271, 295
Luidia, 64
 – *sarsi*, 37
 lumbricidi, 112, 263
Lumbriculus, 25
 luppolo v. *Humulus lupulus*, 207, 247
Lymantria
 – *dispar*, 102
 – *monacha*, 102
Lymnaea peregra, 78
Lysiphlebus tritici, 114
Lysmata, 79, 82
Lythrum salicaria, 107
Lythrypnus, 80, 81

M

Macaca fuscata, 129
 macaco giapponese v. *Macaca fuscata*, 129
Macrocentrus, 64
 macrodasiidi, 257
 macrodasioidei, 88
Macromitrium, 241
Macropus eugenii, 221
 macrostomidi, 143
 macrostomorfi, 61, 259
Macrostomum hystrix, 78
 magnoliidi v. *angiosperme*, 296
 maiale, 64
 mais v. *Zea mays*, 4, 247
 malacostraci, 143

- malpighiacee, 120
Malurus splendens, 128
Malus, 137
mammiferi, 50, 64, 83, 85, 87, 96, 105, 108, 141, 146, 149, 271, 295, 202
Mangifera indica, 152
mango v. *Mangifera indica*, 152
mangostano v. *Garcinia*, 72
mangusta v. *Herpestes*, 206
mantidi, 138, 267, 268
mantodei, 294
marattiopsidi, 296
Marava arachidis, 142, 267
marcanziofite v. epatiche, 296
Marchantia polymorpha, 201
Margelopsis haeckeli, 256
marsileali, 243
marsupiali, 85, 139
Mastotermes, 268
– *darwiniensis*, 138
Medicago
– *lupulina*, 130
– *sativa*, 130
medusozoi, 35, 292
megalomicteridi, 73
Melanoides tuberculata, 261
melanzana, 150
melastomatacee, 120
Meleagris gallopavo, 116
melo v. *Malus*, 24, 137
Meloidogyne, 69, 265
melone, 150
membracidi, 268
Menetia greyi, 117
Menexenus semiarmatus, 116
Menidia menidia, 220
mercorella v. *Mercurialis annua*, 247
Mercurialis
– *annua*, 82, 247
– *perennis*, 72
Mermis subnigrescens, 216
Mertensia ovum, 256
mesostigmatoficee, 226, 296
metamonadi, 292
metazoi v. animali, 254, 292
Methanosarcina, 43
Metridium senile, 255
Miastor, 116
micetozoi v. muffe mucillaginose, 43, 231
Microbotryum violaceum, 223
Microcaecilia dermatophaga, 145
micrognatozoi, 61, 257, 293
Micromalthus, 113, 114, 117, 187
– *debilis*, 46, 142
Microphthalmus, 263
Micropilina arntzi, 261, 262
microsporidi, 253, 292
Microtus oregoni, 207
migliarina a quattro foglie v.
Polycarpon tetraphyllum, 76
millepiedi v. diplopodi, 73, 294
mirapinnidi, 73
miriapodi, 83, 266, 268, 294
Mirounga leonina, 109
mirtacee, 120
mirto v. *Myrtus communis*, 152
misidacei, 268
mistacocaridi, 88
mixobatteri, 43
mixogastridi, 43, 231, 292
Mixotheca, 29
molluschi, 45, 62, 72, 87, 99, 111, 145, 146, 261, 293
moniliformi, 242
Monodelphis dimidiata, 47
monogenei, 98, 140, 143, 259, 293
monogononti, 21, 38, 39, 114, 140, 258, 293
Monopsis, 142
monoplacofori, 261, 262, 293
Monostroma angicava, 99
monotremi, 87, 138, 144, 271
Montacuta
– *phascolionis*, 82
– *tenella*, 89
mormora v. *Lithognathus mormyrus*, 80
mosca
– domestica v. *Musca domestica*, 48, 196
– *tzetze*, 142
muffa nera del pane, v. *Rhizopus*, 28
muffe mucillaginose v. micetozoi, 43
– cellulari v. dictiosteli, 43, 231, 292
– plasmoidiali v. mixogastridi, 43, 231, 292
Muntiacus muntjak, 206
Mus
– *minutoides*, 206
– *musculus*, 49, 129, 199
Musa paradisiaca, 152
Musca domestica, 48, 196, 209
muschi, 76, 93, 98, 241, 296, 31
muscidi, 84
Mutela bourguignati, 37, 261
Mycophila, 116
Mycoplasma genitalium, 160
Mycteroperca rubra, 80
Myopus schisticolor, 196, 208
Myrianida pachycera, 62
Myrmecia pilosula, 161
Myrtus communis, 152
Mytilus, 179
Myzostoma, 105
Myzus, 30
- N**
Nactus pelagicus, 117
naididi, 35, 62
Najas, 103
nandù comune v. *Rhea americana*, 132
Nanoarchaeum equitans, 160
Narcissus, 107
Nasonia vitripennis, 212
Nausithoe eumedusoides, 254
nautilo, 262
Neanthes arenaceodentata, 146
Nectonema, 265
Nectophrynoidea, 271
– *occidentalis*, 139
Nectria, 253
Nelumbo nucifera, 150
Nemasoma varicorne, 115
nematodi, 40, 41, 45, 62, 72, 77, 78, 83, 88, 111, 112, 139, 141, 143, 145, 146, 206, 265, 293
nematomorfi, 62, 72, 77, 265, 293
Nematus erichsoni, 114
nemertini, 61, 77-9, 83, 95, 139, 140, 144, 146, 260, 293
nemertodermatidi, 61, 77, 97, 257, 292
nemodermatidi, 233
neodermi, 143
neoofori, 143
Nepeta cataria, 131
Nephasoma minutum, 264
Nephelium lappaceum, 247
Nephila plumipes, 265
Nereis, 105
Nerodia taxispilota, 129
Nerophis, 146
Netrogla, 98
Neurospora, 21
– *tetrasperma*, 224
Nicotiana rustica, 65
nictieri, 142
Nimbaphrynoidea, 271
ninfea comune v. *Nymphaea alba*, 152
ninfeacee, 120
ninfee v. ninfeacee, 59
nociolaia v. *Nucifraga caryocatactes*, 152
nociolo v. *Corylus avellana*, 49
Nosema granulosis, 217
nottuidi, 102
Nucella lapillus, 144
Nucifraga caryocatactes, 152
nudibranchi, 62
Nyctotherus, 161
Nymphaea
– *advena*, 65
– *alba*, 152

Nymphon, 88
 – *gracile*, 88
 – *leptocheles*, 88
 – *rubrum*, 88, 151

O

ocnacee, 120
 ocofite v. eteroconte, 292, 296
Octopus vulgaris, 48
 odonati, 96, 294
Oedogonium, 235, 237
Oedogonium cardiacum, 237
Oenothera, 246
 – *curtiflora*, 131
 ofiuroidi v. stelle di mare serpentine, 64, 141, 269, 295
Oikopleura, 88
 – *dioica*, 270
Oligarces paradoxus, 116
 oligocheti, 61, 263, 264, 293
 oloturie v. oloturioidei, 139, 143
 oloturioidei, 83, 141, 295
Ommatoiulus sabulosus, 51
 omoscleromorfe, 140
 omotteri, 85, 142, 145, 206, 294
 onagracee, 120
Oncorhynchus, 47
 – *kisutch*, 128
 onicofori, 62, 72, 77, 83, 89, 97, 139, 141, 146, 264, 293
Onoclea sensibilis, 10
Ononis, 76
Onthophagus nigriventris, 75
 oomiceti, 292
Ooperipatellus, 264
Ooperipatus, 264
Opalina, 163
 opalinei, 292
Ophiopluteus opulentus, 64
Ophryotrocha, 263
 opilioni, 96, 266, 267, 294
 opistobranchi, 77
 opistoconte, 292
 opossum della Virginia, 136
Opuntia, 65
 – *robusta*, 82
 orata v. *Sparus auratus*, 80
 orchidacee, 120
 orchidee, 46, 104, 133, 151
Oreina, 142
 oribatidi, 66, 70
 orniello v. *Fraxinus ornus*, 247
Ornithorhynchus anatinus, 206, 137
 ornitorinco v. *Ornithorhynchus anatinus*, 138, 206
Orobanche ludoviciana, 131

orso bruno v. *Ursus arctos*, 49, 109, 136
 ortica v. *Urtica dioica*, 247
 ortonettidi, 61, 95, 98, 140, 256, 293
 ortotteri, 101, 138, 294
Oscheius, 265
Osedax, 263
Osmunda regalis, 243
 ossiuridi, 114
 osteitti v. pesci ossei, 141
 ostracodi, 111, 206, 266, 268, 294
Ostrea edulis, 48, 261
 ostrica v. *Ostrea edulis*, 48, 80
Otiiorhynchus, 116
 – *scaber*, 21, 115
 – *singularis*, 115
Otocryptos sexguttatus, 207
Otomesostoma, 105
Ovis canadensis, 129
Oxalis, 76
 – *pes-caprae*, 107
Oxymonas, 231
Oxyrrhis, 228
Ozopemon, 74, 114

P

Pachycereus pringlei, 82, 247
 pagello bastardo v. *Pagellus acarne*, 80
Pagellus
 – *acarne*, 80
 – *erythrinus*, 80
 pagro v. *Pagrus pagrus*, 80
Pagrus pagrus, 80
Pagurus prideaux, 96
 palma, 48
 – da datteri v. *Phoenix dactylifera*, 149, 150
 – del sago v. *Cycas revoluta*, 99
Palola viridis, 100
 palolo v. *Palola viridis*, 100
 palpigradi, 266
Pan troglodytes, 129
 pancrostacei, 294
Pandalus, 82
 panfiliidi, 268
Panolis flammea, 102
Panthera leo, 49, 129
Pantionemertes agricola, 260
 pantopodi v. picnogonidi, 96, 267, 294
 papaia v. *Carica papaya*, 247
Papaver somniferum, 130
Papilio
 – *dardanus*, 75
 – *glaucus*, 221
 parabrotulidi, 139
Paragordius obamai, 265
 paramecio v. *Paramecium caudatum*, 19

Paramecium, 68, 222, 224, 228, 229
 – *caudatum*, 19
Paranais litoralis, 21
Parascaris univalens, 161
 parassitici, 114
Parastacus defossus, 222
Parietaria officinalis, 247
Parus major, 49
Passalurus, 97
Passer domesticus, 49
 passera scopaiola v. *Prunella modularis*, 109
 passero v. *Passer domesticus*, 49
Pastinaca sativa, 131
 patata v. *Solanum tuberosum*, 59
Patella caerulea, 81
 patella, 79
Patellina corrugata, 68
 pauropodi, 267, 268, 294
 pavone, 73
 peccio di Sitka v. *Picea sitchensis*, 137
 peciliidi, 139, 271
 pediaspidini, 117
 pedicellinidi, 260
 pedinoficee, 296
Pegantha, 64
 – *smaragdina*, 256
Pelagia, 256
 pelagoficee, 226, 296
Pelomyxa, 163
Pelophylax, 123
 – *esculentus*, 123, 124
 – *lessonae*, 123, 124
 – *ridibundus*, 123, 124
Peltaster, 269
 penicillati, 267
Penicillium roqueforti, 248
Pennatula, 42
Pentactella laevigata, 79
 perciformi, 79
Perdix dauurica, 133
 peripatidi, 264
 peripatopsidi, 264
Peripatopsis, 264
Peripatus, 264
Peritelus, 116
Perla, 77
 pernice, 133
 pero v. *Pyrus*, 137, 151
Perophora, 271
Persicaria hydropiper, 130
 pesce
 – ago v. *Nerophis*, *Syngnathus*, 146
 – damigella v. *Dasyllus*, 80
 – martello v. *Sphyrna tiburo*, 116
 – pagliaccio v. *Amphiprion*, 79, 80

- rosso v. *Carassius auratus*, 48, 122
 – zebra v. *Danio rerio*, 220
 pesci, 50, 144, 146
 – cartilaginei v. selaci, 83, 138, 295
 – ossei v. osteitti, 83, 271, 295
Petromyzon marinus, 215
Peziza, 250
Phaseolus vulgaris, 149
Phillyrea angustifolia, 247
Philodina roseola, 31
Philoscia elongata, 81
Phoenix dactylifera, 149, 150
Pholcus phalangioides, 51
Phoronis ovalis, 261
Phoxinus, 122
Phragmites, 59
Phyllocardium, 236
Phyllostachya subaptera, 115
Phyllostachys
 – *bambusoides*, 134
 – *nigra*, 134
Physalia, 14
 – *physalis*, 15
Physarum, 232
 piante, 292
 – a fiore v. angiosperme e magnoliidi, 296
 – a seme v. spermatofite e spermatopsidi, 243, 296
 – verdi v. viridiplante, 235
 piccione v. *Columba livia*, 116, 144
Picea
 – *sitchensis*, 137
 – *vulgaris*, 245
 picnogonidi v. pantopodi, 148, 151, 294
 picofagee, 226, 296
 pinacee, 99
 pinguino, 49
 – imperatore v. *Aptenodytes forsteri*, 126, 133, 144
 pinguioficee, 226, 296
 pino
 – aristato v. *Pinus aristata*, 137
 – bianco occidentale v. *Pinus monticola*, 137
 – cembro v. *Pinus cembra*, 152
Pinus, 65, 99, 244, 245
 – *aristata*, 48, 137
 – *cembra*, 152
 – *edulis*, 82
 – *johannis*, 82
 – *laricio*, 245
 – *longaeva*, 18, 50
 – *monticola*, 137
 pioppo v. *Populus*, 72, 152, 247
 – tremulo v. *Populus tremuloides* e *P. tremula*, 24, 25, 50
 pipa americana v. *Pipa pipa*, 146
Pipa pipa, 146
 pipistrelli, 136
 piramimonadoficee, 296
 pirosomi, 78
 pisello, 150
Pisione, 263
 pisionidi, 263
 pitone delle rocce indiano v. *Python molurus*, 116
 placentali, 146
 placozoi, 61, 62, 77, **256**, 292
 planarie v. tricladi, 48, 61, 85, 112, 122, 293
Plantago major, 131
Plasmodium, 29, 226, 227
 – *vivax*, 55
 Platano v. *Platanus*, 50
Platanus, 50
 plateminti v. vermi piatti, 25, 79, 87, 88, 111, 146, **259**, 293
 platigasteridi, 64, 118
Platygaster, 64
Platynothrus, 112
 plecoteri, 52, 77, 138, 142, 294
Pleodorina, 236, 237
 pleurocapsali, 55
Pleurodeles, 219
 – *poireti*, 219
 – *waltl*, 219
Poa
 – *alpina* var. *vivipara*, 246
 – *pratensis*, 187
 poacee v. graminacee, 103, 120
Podarcis muralis, 49
Podocarpus, 207
Podocoryne, 255
Podospora anserina, 21
Poecilia, 122
 – *formosa*, 122
 – *latipinna*, 122
 – *mexicana*, 122
 – *reticulata*, 89
 – *sphenops*, 202
Poeciliopsis, 122, 123
 – *lucida*, 124
 – *monacha*, 122, 124
 – *monacha-lucida*, 111, 124
 pogonofori v. siboglinidi, 62, 89, 262, 264, 293
Pogonomyrmex, 68
 policheti, 35, 51, 72, 81, 84, 85, 89, 96, 97, 139, 140, 144, 145, 262, 293
 policladi, 143, 259
 polictenidi, 142, 267
 poligonacee, 120
 poliaplacofori, 83, 143, 262, 293
 polipodiopsidi, 296
 pollo v. *Gallus domesticus*, 116, 133
 polmonati, 77, 78
 polpo v. *Octopus vulgaris*, 18, 47, 48, 97
Polyblastus, 142
Polycarpon tetraphyllum, 76
Polycelis nigra, 122
Polydrusus, 116
Polygonium, 91
Polygonum, 246
Polypodium, 242
 – *hydriforme*, 64
Polysiphonia, 234
Polystichum acrostichoides, 180
Polytomella, 236
Polytrichum, 240, 241
 pomodoro, 150
Pomphorhynchus bulbocollis, 97
Populus, 60, 72, 152, 247
 – *tremula*, 50
 – *tremuloides*, 24, 25
 – *trichocarpa*, 202
 porcellino di terra v. *Armadillidium vulgare*, 217
 poriferi v. spugne, 61, 62, 77, 79, 83, 140, 143, 145, 146, **254**, 292
Posidonia oceanica, 103
Potamopyrgus antipodarum, 69
Potentilla, 247
 – *fruticosa*, 202
 – *norvegica*, 130
 – *recta*, 130
Potorous tridactylus, 206
Pottia, 241
 prataiolo, 252
 prezzemolo, 150
 priapulidi, 62, 72, 77, **265**, 293
 primula v. *Primula vulgaris*, 108
Primula, 107
 – *vulgaris*, 108
Pristionchus, 265
Pristiphora, 112
 – *conjugata*, 114
 – *fulvipes*, 114
 – *pallipes*, 114
 prolecitofori, 61
 proseriati, 61
Prosorhynchus claparedii, 260
Protomnodon bicolor, 206
 proteobatteri, 55
Protopterus aethiopicus, 161
Protosiphon, 223
 protostomi, 292, 293
 proturi, 96, 267, 268, 294

Prunella

- *modularis*, 109
- *vulgaris*, 131
- pruno v. *Prunus*, 137
- Prunus*, 137
- pselafognati, 96
- Pselliopus cinctus*, 207
- Pseudomorpha*, 142
- pseudoscorpionii, 96, 141, 145, 266-8, 294
- pseudoscourfieldiali, 296
- Pseudosmittia*, 113
- Pseudostaurosira trainorii*, 230
- Pseudotsuga menziesii*, 137
- psichidi, 113
- psicodidi, 84
- Psiguria*, 247
- psocodei, 142
- psocotteri, 98, 141, 267, 294
- Psolus*, 269
- Psoralea argophylla*, 130
- Psorophora confinnis*, 52
- pteridaeece, 243
- Pteridium aquilinum*, 20
- pteridofite, **241**
- pterigoti, 96
- pterobranchi, 62, 63, **270**, 295
- pteromalidi, 118
- Pteronidea ribesii*, 114
- Ptinus*
 - *clavipes*, 122
 - *mobilis*, 122
- Puccinia graminis*, 248
- pucciniali, **252**
- pulce d'acqua v. *Daphnia*, 218
- pupipari, 132, 142
- Pycnoscelus*
 - *indicus*, 115
 - *surinamensis*, 115
- Pycreus diander*, 130
- Pygospio elegans*, 144
- Pyrosoma*, 79
- Pyrrosoma nymphula*, 75
- Pyrus*, 137, 149
- Python molurus*, 116

Q

- quaglia, 133
- quercia v. *Quercus*, 152
- Quercus*, 152
- *robur*, 15, 137

R

- rabbitidi, 265
- rabbitofori, 61, 77, **259**, 293
- rabboceli, 61, 140

- radiolari, 55, 292
- rafidioficee, 226, 296
- raganella v. *Hyla*, 49
- ragni, 50, 87, 96, 97, 145, 221, 265-8, 294
- rallidi, 133
- rambutan v. *Nephelium lappaceum*, 247
- ramnacee, 120
- Ramphotyphlops braminus*, 117
- rana con la coda v. *Ascaphus truei*, 271
- Rana*
 - *rugosa*, 204
 - *temporaria*, 94
- rane verdi v. *Pelophylax*, 123
- Ranunculus auricomus*, 121
- ratto canguro v. *Potorous tridactylus*, 206
- ravastrello v. *Cakile maritima*, 138, 152
- remipedi, 77, 266
- rettilli, 87, 141, 214, 271, 295
- Reuterella helvimacula*, 116
- Rhabditis*, 265
- Rhabdonema*, 230, 231
- Rhabdopleura normani*, 270
- Rhacomitrium*, 241
- Rhamnus alaternus*, 152
- Rhea americana*, 132
- Rheobatrachus silus*, 146
- Rhincodon typus*, 48
- Rhinoderma darwini*, 74, 146
- Rhizopus*, 28
- *stolonifer*, 249
- Rhodochorton*, 29
- Rhopalosiphum*
 - *padi*, 70, 111
 - *prunifolia*, 52
- Rhorus*, 126
- ricci di mare v. echinoidei, 48, 105, 106, 269, 295
- riccio europeo occidentale v. *Erinaceus europaeus*, 129
- ricinulei, 96, 267
- Ricinus*, 77
- rinoceronti, 136
- rinoderma di Darwin v. *Rhinoderma darwini*, 146
- Rivulus marmoratus*, 78
- rizocefali, 64, 294
- Rocconata annulicornis*, 207
- rodoficee, **234**, 296
- rombozoi, 293
- rondone comune v. *Apus apus*, 49
- rondoni, 133
- Rosa*, 137
- *canina*, 50, 152
- rosa canina v. *Rosa canina*, 50
- rosacee, 120

roso, 81

- comune v. *Bufo bufo*, 49
- ostetrico v. *Alytes obstetricans*, 146, 150
- Rotariella*, 68
- rotiferi, 39, 44, 48, 72, 77, 83, 85, 88, 111, 140, 143, 146, **258**, 293
- rovere v. *Quercus robur*, 137
- rovo v. *Rubus ulmifolius*, 149, 151
- Rubus ulmifolius*, 149
- ruggine del grano, 248
- ruggini v. pucciniali, 252
- Rumex*, 246
- *acetosa*, 72, 207
- *acetosella*, 72, 204, 247
- *crispus*, 130
- *persicarioides*, 130
- Rumina*, 46
- *decollata*, 81
- Runstroemia*, 253
- Ruppia*, 103
- rutacee, 120

S

- sabellidi, 62
- Sabussowia dioica*, 97
- saccaromicete, 248
- Saccharomyces*, 29
- *cerevisiae*, 6, 20, 161, 223
- Saccinobaculus*, 231
- Saccocirrus*, 105
- Sacculina*, 74
- Saga pedo*, 115
- Sagittaria*, 247
- Salamandra*, 14
- *atra*, 144
- *salamandra*, 49, 139, 145
- salamandra
 - comune v. *Salamandra salamandra*, 49
 - pezzata v. *Salamandra salamandra*, 144, 145
- salamandre, 98
- salice v. *Salix*, 247
- Salix*, 247
- *alba*, 201
- Salmo salar*, 48, 101
- salmone v. *Salmo salar*, 48, 101
- argentato v. *Oncorhynchus kisutch*, 128
- atlantico v. *Salmo salar*, 101
- del Pacifico, 18
- Salmonella enterica*, 168
- salmonidi, 123
- salpa v. *Sarpa salpa*, 80
- salpe (tunicati), 79, 270
- Salpingoeca rosetta*, 231
- salvia, 104

- Salvia pratensis*, 104
 salviniali, 243
Samia cynthia, 204
 sanguisughe v. irudinei, 79, 138, 263
Sappinia, 68
 sarago
 – maggiore v. *Diplodus sargus*, 80
 – sparaglio v. *Diplodus annularis*, 80
 sarcopterigi, 295
Sarpa salpa, 80
Sasa paniculata, 246
 saturniidi, 102
 saururacee, 120
 scafopodi, 261, 293
 scalidi, 89
 scelionidi, 114, 118
Sceloporus occidentalis, 129
Schistocerca gregaria, 204
Schistosoma, 36, 64, 81, 98, 259
 schizocladiofitee, 226, 296
 schizomidi, 96, 294
Schizopepon bryoniifolius, 247
Schizophyllum commune, 222
Schizosaccharomyces pombe, 161, 223
Schizostachyum, 134
Schlotheimia, 241
Schmidtea mediterranea, 14, 122
 sciacallo, 109
Sciara, 208
 sciaridi, 84, 115
 sciarrano v. *Serranus cabrilla*, 80
 – scrittura v. *Serranus scriba*, 80
 scifozoi, 37, 61, 140, 254, 256, 292
 scimpanzé v. *Pan troglodytes*, 136, 129
 scincidi, 139
Scirpus cyperinus, 130
 scitosifonacee, 233
Sciurus, 49
 scoiattolo v. *Sciurus*, 49
Scolecopsis laoncola, 98
 scolitini v. insetti tipografi, 74, 114
 scolopendromorfi, 127, 268
 scorpioni, 96, 98, 114, 139, 141, 145, 266, 267, 294
 scricciolo v. *Troglodytes troglodytes*, 49, 87
 – azzurro splendente v. *Malurus splendens*, 128
 sebastidi, 139
 sedano, 150
 seisonidei, 258, 293
 selaci v. pesci cartilaginei, 87, 106, 295
Selaginella, 76
 selaginelle, 93, 242
Sepia officinalis, 48, 262
 seppia v. *Sepia officinalis*, 48, 96, 262
 seppie, 47, 97
 sequoia
 – gigante v. *Sequoiadendron giganteum*, 18, 137
 – rossa v. *Sequoia sempervirens*, 137
Sequoia sempervirens, 137
Sequoiadendron giganteum, 18, 137
Serinus canarius, 49
 serpenti, 98, 271, 295
 serpulidi, 62
 serranidi, 78, 79
Serranus
 – *cabrilla*, 80
 – *fasciatus*, 79
 – *scriba*, 80
 sfenodontidi, 213, 295
 sferopleali, 296
 siboglinidi v. pogonofori, 62, 96, **264**, 293
Siboglinum, 89
 – *poseidoni*, 264
 signiforidi, 118
Silene, 72
 – *dioica*, 204, 247
 – *stenophylla*, 150
 sillidi, 62
 simbranchiformi, 79
Simo hirticornis, 115
Sinatherina, 259
 sinaptidi, 269
 sincromofitee, 226, 296
 sindermi, 61, 77, 140, **258**, 293
Sinea
 – *confusa*, 207
 – *rileyi*, 207
 sinfili, 94, 267, 268, 294
 sipunculi, 62, 72, 83, 95, 262, **264**, 293
Sipunculus robustus, 62, 264
 sirenidi, 271
Sistrurus carinatus, 129
Sisymbrium altissimum, 130
 soffione v. *Taraxacum*, 24, 127
 solanacee, 120
Solanum
 – *carolinense*, 83
 – *tuberosum*, 59
Solenobia, 112
 – *fumosella*, 115
 – *lichenella*, 115
 – *triquetrella*, 113, 115
 solenogastri, 77, 143, 261, 293
Solidago, 247
 solifugi, 47, 96, 267, 268, 294
Sonchus arvensis, 131
Sorex
 – *araneus*, 206
 – *gemellus*, 206
Spadella, 78, 269
 sparidi, 78
Sparus auratus, 80
 spatangidi, 269
 spermatofite v. piante a seme e
 spermatopsidi, 15, 91, 149, 243, 296
 spermatopsidi, 296
Sphaerularia bombi, 265
Sphagnum, 30, 34
Sphenodon punctatus, 49
Sphyrna tiburo, 116
 spigola v. *Dicentrarchus labrax*, 220
Spinacia, 77, 247
 – *oleracea*, 217, 247
 spinacio v. *Spinacia oleracea*, 72, 150, 217, 247
 spionidi, 62, 98
Spirogyra, 28, 235, 238
Spisula, 105
Spongilla, 14
 – *lacustris*, 15
Sporobolus compositus, 130
 sporozoi v. apicompleksi, 226, 292
 spugna d'acqua dolce v. *Spongilla*, 14
 spugne v. poriferi, 18, 41, 82, 88, 95, 99, 132, 139, 254, 292
 squalo, 271
 – balena v. *Rhincodon typus*, 48
 – toro v. *Carcharias taurus*, 144
 squamati, 117, 213, 295
Stachys palustris, 131
 stafilinidi, 142
 starna, 133
 – di Dauria v. *Perdix dauurica*, 133
Stegodyphus, 268
 – *lineatus*, 145
 stella di mare v. *Asterias rubens*, 269
 stelle di mare, v. asteroidei, 37, 61, 63, 139, 145, 295
 – serpentine v. ofiuroidi, 145
 stenolemi, 50, 61, 64, 261
Stenostomum incaudatum, 21
 sterna
 – artica v. *Sterna paradisaea*, 101
 – codalunga v. *Sterna paradisaea*, 101
Sterna paradisaea, 101
Stipa spartea, 130
 stolidobranchi, 270
 stomatopodi, 268, 294
 stomiiformi, 79
 storione v. *Acipenser*, 48
 streblidi, 142
 strepsitteri, 64, 139, 141, 142, 294
 streptofite, **235**, 296
Strigamia maritima, 127
Struthio camelus, 49

Struzzo v. *Struthio camelus*, 49, 87, 133

Stygiomedusa, 256

Stylonychia mytilus, 222

Stylophora pistillata, 42

sula, 109

Sulfolobus acidocaldarius, 55

Sus scropha, 129

Sycanus collaris, 207

Symplesma, 271

Synchytrium, 249

Syngnathus, 146

Syringoderma abyssicola, 233

T

Tabellaria, 230

taccacee, 120

tacchino v. *Meleagris gallopavo*, 116

– di bosaglia crestato v. *Aepyodius arfakaianus*, 133

– selvatico, 133

Tachigali versicolor, 48

Tachyglossus, 206

– *aculeatus*, 205

Taeniopygia guttata, 116, 126

taliacei, 63, 141, 270, 295

Talpa europaea, 129

talpa v. *Talpa europaea*, 129

tanaidacei, 82, 266, 268

tantulocaridi, 96, 294

Taraxacum, 24, 121, 186

tardigradi, 62, 72, 77, 112, **264**, 293

tartaruga d'acqua dolce europea v.

Emys orbicularis, 49

tartarughe, 98, 214, 271

tasso (mammifero), 109, 151, 243

tasso (gimnosperma) v. *Taxus baccata*, 72, 151, 243

Taxus baccata, 72, 90

Tecomya populi, 116

teleostei, 271, 295

tenebrionidi, 142, 206

tenia, 48

tentredinidi, 118, 268

tenuipalpidi, 118

terebranti, 114

teridiidi, 97

termiti, 18, 148, 268

termosbenacei, 268

Terrapene carolina, 129

testudinati v. cheloni, 83, 295

testuggine gigante delle Galapagos v.

Chelonoidis, 49

testuggini, 6

Tetrahymena, 19

– *thermophila*, 162, 192, 220

tetranichidi, 118

tetrarcidi, 266

Thalassoma

– *bifasciatum*, 80

– *pavo*, 80

Thalia democratica, 270

Thamnophis sirtalis, 129

Themiste lageniformis, 264

Theridion, 268

Thor

– *dobkini*, 82

– *floridanus*, 82

– *manningi*, 82

Thrinax macula, 114

Thrypochthonius, 112

Thuja plicata, 137

Thymelaea hirsuta, 247

Tidarren, 47, 97

– *argo*, 47

tiflopidi, 139

tigre, 136

Tigriopus californicus, 220

timelaeacee, 120

Timema, 70

tipulidi, 84

tisanotteri, 113, 118, 142, 267, 294

Tityus metuendus, 114

Tjaljiella, 256

Tokudaia osumensis, 207

tomopteridi, 62

Tomopteris, 88

Topo v. *Mus musculus*, 49, 199, 221

Topolino delle case v. *Mus musculus*, 129

topolino domestico, 136

tortricidi, 102

Toxoplasma gondii, 69, 226

Tracheloraphis phoenicopterus, 229

Trachemys scripta, 214

tracheofite, 32, 149, 242, 296

trachilini, 64

tramini, 70

Trebouxia, 236

trematodi v. digenei, 14, 45, 81, 293

Trialeurodes vaporariorum, 113

Trichina v. *Trichinella spiralis*, 265

Trichinella spiralis, 265

Trichobolus, 251

Trichogramma

– *cacoeciae*, 114

– *evanescens*, 114

– *pretiosum*, 114

Trichomonas, 164

– *vaginalis*, 69, 161, 226

Trichoniscus pusillus, 115

tricladi, 61, 259, 293

tricogrammatidi, 118

tricomonadini, 292

tricotteri, 138, 142

Trictena atripalpis, 132

Tridacna gigas, 48

Tridacna v. *Tridacna gigas*, 48

Trilliacee, 120

Trimma okinawae, 80, 215

Trionyx spiniferus, 129

Tripedalia cystophora, 255

Triplectides, 142

Tripsacum, 186

Triticum, 151

Troglodytes troglodytes, 49, 87

tropidofiidi, 139

trota, 106

Trypanosoma, 164

– *brucei*, 69

– *cruzi*, 69

Tsuga della California v. *Tsuga*

heterophylla, 137

Tsuga, 65

– *heterophylla*, 137

tuatara v. *Sphenodon punctatus*, 49

tunicati v. urocordati, 77, 83, 105, 143, **270**, 295

Turbanella, 61

Turbellari, 140

Turritopsis, 18, 35

– *nutricula* v. *Turritopsis dohrnii*, 36

– *dohrnii*, 35, 36

Tursiops truncatus, 49

Tyto alba, 49

U

uccelli, 64, 83, 87, 106, 108, 221, 271, 295, 202

uccello

– del paradiso, 73

– delle tempeste v. *Hydrobates pelagicus*, 87

uistiti v. *Callithrix*, 109

Ulothrix, 29

Ulva, 32, 235, 238, 239

ulvali, **238**, 296

ulvoficee, 296

uniconte, 292

Unionicola, 96

uredinali, 292

Urginea, 59

Urinympha, 231

Urnaloricus gadi, 116

urocordati v. tunicati, 5, 35, 41, 62, 63, 295

urodeli, 83, 89, 271, 295

uropigi, 96, 267, 294

Ursus arctos, 49

Urtica

– *dioica*, 247

– *gracilis*, 130

urticacee, 120

usignolo, 133

ustilaginali, **253**, 292

Uta stansburiana, 129

Utricularia, 59

V

Vallisneria spiralis, 103

Vampyroteuthis infernalis, 262

Varanus komodoensis, 46, 116

Vaucheria, 58, 231

Verbascum thapsus, 131

vermi piatti v. plateminti, 83, 85, 139, 143, 293

Veronica peregrina, 131

vertebrati v. cranioti, 31, 45, 62, 77,

105, 112, 143, **271**, 295

Verticillium dahliae, 248

vespe, 18

Vespula vulgaris, 113

Vezeada aestivalis, 253

Viburnum, 17

Viola, 76

– *odorata*, 111

violacciocca, 104

viperidi, 139

viridiplante, **235**, 296

Viscum fischeri, 207

vite v. *Vitis vinifera*, 50, 137, 247

Vitis, 137

– *vinifera*, 50, 247

Vittaria, 69

volpe v. *Vulpes vulpes*, 49, 109

volvocali v. clamidomonadali, 67, 296

Volvox, 14, 41, 50, 83, 235-8

– *aureus*, 57, 236, 51

– *carteri*, 201, 238

Vulpes vulpes, 49

W

wallaby

– v. *Macropus eugenii*, 221

– v. *Protemnodon bicolor*, 206

Warramaba virgo, 115

Wasmannia auropunctata, 123

Wedlia bipartita, 81

Welwitschia, 93, 245

Whitmania pigra, 79

withiidi, 96

Wolbachia, 118, 217

X

xantoficee, 226, **231**, 296

xantusiidi, 139

xenosauridi, 139

xenoturbellidi, 61, 83

xifosuri, 96, 267, 294

Xiphophorus

– *helleri*, 210

– *maculatus*, 207

Xyleborus, 114

– *dispar*, 74

Y

yucca, 48

Z

Zaglossus, 206

zanzara, 215

Zea mays, 247

zebra di montagna v. *Equus zebra*, 129

zecche, 96

Zenillia pullata, 126

Zeppelinina, 62

zigentomi, 267

zignematali, 238, 296

zignematoficee v. coniugatoficee, **238**, 296

zigmaticeti, 57, 248, **249**, 292

zigotteri, 138

zoarcidi, 139

Zoothamnium, 43

Zootoca vivipara, 139

coratteri, 294

Zorotypus impolitus, 88

zucca, 150

Indice degli argomenti

I numeri delle pagine dove il lemma è trattato specificamente o più diffusamente sono in **neretto**, quelli che si riferiscono a illustrazioni sono in *corsivo*.

A

- accoppiamento
 - edipico, 9
 - extra-coppia, **109**
 - acidità dell'acqua, ruolo nella determinazione del sesso, **216**
 - acrosoma, **87**
 - adelfofagia, **144, 145**
 - agamogenesi, **120**
 - agamonte, 256
 - agamospermia, **119**
 - agamosporia, **118**
 - agenti mutageni, 156
 - allattamento, **136, 144**
 - alleli sessuali antagonisti, 205
 - allogamia, **177**
 - allospermio, **98**
 - alternanza
 - di fase nucleare, **28**
 - di generazioni
 - – anfigoniche e partenogenetiche, **38**
 - – gonocoriche ed ermafrodite, **40**
 - – per polifenismo stagionale, **44**
 - – sessuali e asessuali, **35**
 - – solitarie e coloniali, **41**
 - – unicellulari e pluricellulari, **42**
 - amitosi, *162, 193*
 - amplificazione larvale, **63**
 - anastomosi delle ife, 193
 - androdioicia o androdioicismo, **33, 82, 247**
 - androgamone, **105**
 - androgenesi, *94, 122, 123, 190, 190, 191*
 - andromonoicismo, 82, 247
 - androspora, **57, 237**
 - anemocoria, 152
 - aneuploidia, 193
 - anfigonia, **93, 177**
 - anfimissi, **177**
 - anfitochia, **112**
 - anisogameti, **33, 34, 67**
 - anisogametia, **67**
 - anisogamia, **67**
 - anisospora, **33**
 - anisosporia, **33**
 - annate di pasciona, 134
 - anolociclo, 39
 - antera, **91**
 - anteridio, **68, 89, 90, 240, 241, 251**
 - anteridioforo, **89**
 - anteridiogeno, 216
 - anterozoide, 93, 241, 243
 - antifertilisina, **105**
 - antro follicolare, 143
 - aplanospora, **57, 58, 236**
 - aploidizzazione, 193
 - aplotipo, **173**
 - apofallazione, 81
 - apogamia, **119**
 - apomissi, *24, 111, 119, 121, 187*
 - gametofitica, 119, **120, 121**
 - per aposporia, 187
 - per diplosporia mitotica, 187
 - pseudogamica, 121
 - sporofitica, 119, *121, 187*
- aposporia, 120, **121**
- apparato riproduttore, **84**
- archegonio, **89, 90, 241**
- archegonioforo, **89**
- architomia, 25, *60, 61*
- aromatasi, 214
- arrenotochia, **112**
- asco, 251
- ascocarpo, 251
- ascogonio, 68, 251
- ascospora, **57, 251**
- assoblasto, 257
- assortimento indipendente, *170, 171*
 - dei cromatidi fratelli non identici, **169**
 - dei cromosomi alla meiosi, *165*
 - di cromosomi e cromatidi, 170
 - dei cromosomi omologhi, **169**
- atresia follicolare, 86
- austorio, 150
- autocoria, 152
- autofecondazione, *7, 94, 110, 179, 180, 181*
- autogamia, **68, 107, 179**

autoimpollinazione, 110
 autoincompatibilità, **106**
 automissi, **111, 179, 181, 182**
 autosomi, 99
 autospora, **57, 236**
 autosterilità, **106, 107**
 auxospora, **57, 231**
 azigospora, **57, 237**

B

basidio, 251
 basidiospora, **57, 251**
 batteriofago, **160**
 beocita, 55
 bilanciamento genetico, **202**
 bipinnaria, 63
 blastozooide, 36
 bombicolo, 102
 borse genitali, 269
 bozzolo, 138
 brachiolaria, 63
 bulbillo, **59, 240**
 bulbo, **59**

C

caratteri sessuali secondari, **72, 195, 220**
 – negli animali, **73**
 – nelle piante, **72**
 cariocinesi, **55**
 cariogamia, **67, 176**
 carpello, **91**
 carpogonio, 234
 carpospora, **57, 234**
 carposporofito, 234
 casmogamia, **76**
 castrazione parassitaria, **74**
 cellula, **90**
 – centrale, **90**
 – del tubo, **89**
 – follicolare, 143
 – generativa, **89**
 – spermatica, **67, 90**
 – sterile, **89**
 – uovo, **67, 85, 90**
 – vegetativa, 54, **89**
 – vitellina, 143
 cellule
 – antipodali, **90**
 – della linea geminale, **83**
 – della linea somatica, **83**
 – germinali, **83**
 – sinergidi, **90**
 cenobio, 236, 238
 cercaria, 37
 chimera, 14, **194, 194**
 chimerismo genetico, 156

chiotterocoria, 152
 chromatin marking, 162
 cromosomi breakage sequence (Cbs), 192
 ciclo
 – cellulare, **32**
 – lisogeno, 167
 – litico, 167
 ciclo vitale o biologico, 9, **10, 31**
 – aploidiplonte o aploidiplobionte, 28, **29, 32, 33, 34**
 – aplonte o aplobionte o aplo-omofasico, **28, 29**
 – con alternanza di generazioni
 – – anfigoniche e partenogenetiche (eterogonico), **38**
 – – gonocoriche ed ermafrodite (eterogonico), **40**
 – – per polifenismo stagionale, **44**
 – – sessuali e asessuali (metagenetico), **35**
 – – solitarie e coloniali, **41**
 – – unicellulari e pluricellulari, **42**
 – con opzioni riproduttive, **45, 46**
 – diplonte o diplobionte o diplo-omofasico, **28, 29**
 – eterofasico, **28**
 – eterogonico, **40, 41**
 – eterogonico, **38, 38, 40, 112**
 – metagenetico, **35, 35**
 – monogenerazionale, **10, 11**
 – multigenerazionale, **10, 10, 11**
 ciclomorfosi, **44, 44**
 citodieresi, **55**
 citogamia, 230
 citomero, 227
 cleistogamia, **76, 111**
 cleptogenesi, **189, 189**
 clonalità intragenerazionale, 63
 clone, 4, **155**
 clonotipo, **155**
 colonia, 15
 compatibilità riproduttiva, **106**
 compensazione del dosaggio, **208**
 competizione
 – fra maschi, 73
 – spermatica, 73, 109
 complementary sex determination (CSD), 211
 complementary sex determiner (*csd*), 212
 complessi clonali, 168
 complesso di costrizione, 55
 comunicazione, **101**
 – chimica, 101
 – per lampi di luce, 102
 – vocale, 101
 conidio, 58, 248, 250

conidioforo, 58, 248
 conidiospora, 58
 coniuganti, 19, 68, 192, 229
 coniugazione, 19, **68, 165, 166, 238**
 – batterica, 166, **167**
 – dei ciliati, 19, **191**
 – eterotallica, 239
 – laterale, 239
 – omotallica, 239
 – scalariforme, 239
 conversione genica, 165, 173, **175**
 – alla meiosi, 169
 – alla mitosi, **158, 159**
 coorte, 8
 copula, **95**
 corion, 87
 corpo di Barr, 208
 corteggiamento, **100**
 costo della riproduzione
 – negli animali, **126**
 – nelle piante a seme, **127**
 cotiledoni, 150
 crescita, **24**
 cromosoma batterico, **160**
 cromosomi sessuali, 155, **199, 199**
 cross-fertilization, 177
 crossing over, 165, 169, 173, 174
 – alla meiosi, **173**
 – frequenza, 173
 – ineguale, 175
 – mitotico, **158, 158**
 – frequenza, 173
cds (complementary sex determiner), 212
 cumulo ooforo, 143
 cure parentali, 256
 – negli animali, **146**
 – paterne, 148
 – pesci, 147

D

dardo d'amore, 262
 deferente, **84**
 depressione da inincrocio, 178
 deriva epigenetica, **162**
 derivati clonali, 155
 dermatofagia, 144
 determinazione del sesso, **195, 196, 198**
 – allelica, **210, 210**
 – ambientale, 195, **213**
 – – attraverso interazione con conspecifici, **215, 215**
 – – dipendente da parassitosi, 217
 – – dipendente dall'acidità dell'acqua, 216
 – – dipendente dalla temperatura, **213, 214**
 – – dipendente dalle dimensioni

- corporee, **217, 217**
 – aploidiploide, **113, 211, 211, 212**
 – casuale, **220**
 – complementare, **211**
 – cromosomica, **199, 200-2**
 – – in fase aploide, **205**
 – – con eterocromosomi multipli, **205, 205**
 – – con un solo eterocromosoma, **204**
 – – non convenzionale, **208**
 – genetica, **195, 199**
 – genica, **210**
 – genotipica, **199**
 – materna, **196, 218**
 – – di tipo ambientale, **218**
 – – di tipo genetico, **218**
 – metagamica, **213**
 – polifattoriale, **210**
 – – poligenica, **210**
 – primaria, **220**
 – progamica, **219**
 – secondaria, **220**
 – singamica, **213**
 – sistema misto, **211, 219, 219, 220**
 – sociale, **215**
 – UV, **205**
 – X0, **204**
 – XX/X0, **204**
 – XX/XY, **202**
 – XY, **202**
 – Z0, **204**
 – Z0/ZZ, **204**
 – ZW, **202**
 – ZW/ZZ, **202**
 determinazione del tipo coniugativo, **223**
 deuterothochia, **112**
 developmental noise, **220**
 dicogamia, **247**
 differenziamento sessuale, **196**
 dioicismo o dioicia, **33, 71, 247**
 diplosporia, **120, 121**
 – meiotica, **121, 186, 187**
 – mitotica, **121, 121**
 disparelure, **102**
 dissogonia, **51, 256, 259**
 distribuzione dei ruoli sessuali nella popolazione, **82**
 distilia, **107, 108**
 divisione cellulare, **54, 55**
 – cellule multinucleate, **163**
 Dmrt (geni doublesex/mab-3 related), **209**
 DMRT1, **209, 222**
 dormienza, **150**
 doublesex (*dsx*), **209**
 doublesex/mab-3 related (geni Dmrt), **209**
 doubly uniparental inheritance, **178, 179**
dsx (*doublesex*), **209**
 duodicogamia, **247**
 duplicazione gametica, **183**
- E**
 ecidio, **253**
 ecidiospora, **57, 253**
 ecological developmental biology, **16**
 ectocotile, **96, 97, 262**
 efipio, **39**
 efira, **61, 256**
 eleosoma, **152**
 embrione trofico, **14**
 embrionia
 – avventizia, **121**
 – nucellare, **121**
 emianamorfo, **50**
 emiclone, **123, 188**
 emizigosi, **202**
 endodiogenia, **56**
 endomitosi, **155, 186**
 – premeiotica, **186**
 endonucleasi di restrizione, **168**
 endoreduplicazione, **213**
 endosperma
 – primario, **149, 150, 243**
 – secondario, **106, 149, 150, 246**
 endospora, **54**
 endosporulazione, **54**
 endozoocoria, **152**
 environmental sex determination (ESD), **195**
 epigenetic
 – drift, **162**
 – inheritance systems, **154**
 episoma, **160**
 epitelio follicolare, **143**
 epitochia, **263**
 epizocoria, **152**
 ergogamia, **107**
 ereditarietà
 – citoplasmatica, **160**
 – del tipo coniugativo, **224**
 – non mendeliana, **160**
 ermafrodita, **67**
 – afallico, **81**
 – emifallico, **81**
 – eufallico, **81**
 ermafroditismo v. monoicismo, **33, 75, 77**
 – rudimentale, **81**
 – sbilanciato, **81, 81**
 – simultaneo, **77**
 – – insufficiente, **77, 78, 79**
 – – – non reciproco., **77, 78, 79**
 – – – reciproco, **77, 78**
 – – sufficiente, **77, 78, 78**
 – successivo, **77, 81, 247**
 – – alternato, **77, 79, 215**
 – – proterandr(ic)o, **79, 77**
 – – proterogin(ic)o, **79, 77, 82**
 esosporulazione, **54**
 estrogeno, **214, 221**
 eterocarion, **193**
 eterocromosoma dominante, **202**
 eterocromosomi, **199**
 eterodicogamia, **247**
 eterogeneità genetica intra-organismica, **13**
 eterogonia, **112**
 eteroplasmia, **157**
 eterospora, **33, 71, 34**
 eterosporia, **33**
 eterostilia, **107**
 eterozigotità, **176**
 – media, **178**
 euspermatozoo, **88**
 ex-coniugante, **19, 192, 229**
- F**
 fago, **160**
 falso frutto, **149, 151**
 fase
 – adulta
 – – riproduttiva, **50, 135**
 – – vegetativa, **50, 136**
 – aploide, **28**
 – di sviluppo, **10**
 – dicariotica, **30**
 – diploide, **28**
 – giovanile, **136**
 fattore
 – citoplasmatico di determinazione del sesso, **217**
 – F, **167**
 fecondazione, **93, 105, 176**
 – doppia, **93, 106, 149, 176, 246**
 – esterna, **93, 94**
 – in situ, **95**
 – interna, **93, 95**
 – negli animali, **105**
 – nelle piante a seme, **106**
 fecondità, **128**
 femmina, **67**
 – amittica, **39**
 – androgena, **218**
 – andropara, **40**
 – anfigara, **40**
 – anfogena, **217**
 – arrenogena, **217**
 – ginogena, **218**
 – mittica, **39**
 – monogena, **217**
 – sessupara, **40, 219**
 – teligena, **217**

- feromone, 100, 101, 102
 fertilisina, **106**
 fertilità, 128
 filamento, **91**
 – acrosomale, 87
 fiore, **91**, 92
 – bisessuale, **91**
 – brevistilo, 107
 – carpellato, **91**
 – imperfetto, **91**
 – longistilo, 107
 – perfetto, **91**
 – pistillifero, **91**
 – staminifero, **91**
 – unisessuale, **91**
 fissione, **54**, 60
 fluido tapetale, 149
 follicolo 143
 fondatrice, **40**, 219
 forma organizzativa, 10
 fotoperiodo, ruolo nella determinazione del sesso, **216**
 frammentazione, 25, **58**
 frutto, 149, **151**
 funghi, 222, 248, 251
 fusione
 – casuale, 184
 – centrale, 184
 – centrica, 205
 – del primo nucleo polare con il nucleo dell'ocita secondario, 185
 – terminale, 183
- G**
 gametangio, 68, **89**, 236, 251
 gametangiogamia, **68**
 gameti, 65, 66, **67**
 – negli animali, **87**
 – nelle piante terrestri, **93**
 gametofito, **30**
 – asporogeno, 121
 – bisporico, 246
 – dioico, 34
 – femminile, 34
 – maschile, 34
 – monoico, 34
 – sviluppo, **148**
 – tetrasporico, 246
 gametoforo, 241
 gametogamia, **67**
 gametogenesi
 – negli animali, **83**, 85
 – nelle piante terrestri, **89**, 91
 gametogonia, 227
 gamia, **66**
 gamonti, 68, 229
 – foraminiferi, 226
 gamontocisti, 227
 gamontogamia, **68**, 68
 geitonogamia, **107**
 gemma
 – ibernante, 59
 – radicale, **60**
 gemmazione, 6, **55**, 56, **62**, 154
 – endogena, 56
 – esogena, 56
 – peribranchiale, 270
 – pilorica, 270
 – stoloniale, 271
 – – aggregata, 270
 – terminale, 271
 – vascolare, 271
 gemmula, 254
 generazione, 8, 8
 – anfigonica, **40**
 – equivoca, 3
 – spontanea, 2, **3**
 generazioni
 – eteromorfe, **32**, 32
 – isomorfe, **32**, 32
 genet, **24**, 60
 genetic sex determination (GSD), 195
 genoma, **161**
 germario, 143
 germinabilità, 150
Gigante tremante, 24
 ginandromorfismo, **221**, 221
 ginodioicia o ginodioicismo, **33**, **82**, 247
 ginogamone, **105**
 ginogenesi, 94, **121**, 122, **187**, 188
 ginomonoicismo, 83, 247
 ginopara, 40
 ginosoma, 98
 globuli polari, **85**
 gonade, **84**, 220
 gonidio, 14, 236, 238
 gonimoblasto, 234
 gonocorismo v. dioicismo, **33**, **71**
 gonoporo, **84**
 gonozooide, 14
 gravidanza, **136**
 gregge, 43
- H**
 harem, 109
HML, 223
HMR, 223
 horizontal gene transfer (HGT), 5
- I**
 ibernacolo, 59
 ibridogenesi, 94, **123**, 123, **188**, 189
 idatide, 259
 idiomorfi, 223
 idrocoria, 152
 idrogenosoma, 161
 ifa
 – ascogena, 251
 – dicariotica, 176, 248
 – eterocariotica, 31
 – fertile, 251
 – monocariotica, 176, 248
 – recettiva, 253
 imenio, 251
 immortalità, **22**
 impollinazione, 99, **103**, 103, **104**
 imprinting genomico, 111, 163
 inbreeding, 177
 incompatibilità riproduttiva, **106**
 incubazione, **139**
 individuo, **12**, 15, 24, 25
 – autonomia e unità fisiologica, **14**
 – unicità genetica, **12**
 – uniformità genetica, **13**
 inincrocio, **177**
 inseminazione, **93**, 176
 – esterna, **94**, 94
 – interna, **95**
 – per impregnazione dermica, **97**
 – per iniezione ipodermica, **97**
 – traumatica, **97**, 97
 internally eliminated sequence (IES), 192
 intersessualità, 71, 75, 203, **222**
 invecchiamento, **17**, **22**
 inversione dei ruoli sessuali, **74**
 investimento parentale 125, 137
 – nello sviluppo del gametofito e dello sporofito nelle piante, **148**
 – nello sviluppo dell'uovo e dell'embrione negli animali, **136**
 isogameti, **33**, 34, **67**
 isogametia, **67**
 isogamia, **67**
 isospora, **33**
 isosporia, **33**
 istofagia, **145**, 145
 istotrofia, **145**
 iterparità, **47**
- L**
 lacerazione, 255
 larva
 – androgena, 116
 – anfigena, 116
 – cordoide, 260
 – fantasma, 117
 – ginogena, 116
 – ginogena 'super', 116

– pandora, 260
 – prometeo, 260
 – trofica, 14
 larviparia, 256
 lateral gene transfer (LGT), 5
 latte del gozzo, 144
 lecitotrofia, **142**
 limite di Hayflick, 22
 linkage disequilibrium, 173
 liquido seminale, **127**
 lisina, **106**
 locus
 – di autosterilità, 107, 224
 – mating type, **222**

M

mab-3, 209
 macrandro, meccanismo sessuale, 237
 macrogamete, **67**
 macrogametociti, 227
 macrogamonte, 229
 macronucleo, 191, 192
 mammalocoria, 152
 marcatura della cromatina, 162
 marita, 36, 259
 marsupio, 56, 74, 136, 139, 269
 maschio, **67**
 – primario, 82
 – secondario, 82
 – terziario, 82
 MAT, 223
 mate choice, 108
 maternal sex determination (MSD), 196
 mating system, 108
 mating type v. tipo coniugativo, 67, 106, 222, 223, 251
 matrofagia, 145, 178
 matrotrofia, 139, **144**
 maturità riproduttiva, 50
 – età, **134**
 maturità sessuale, **136**
 medusa immortale, **36**
 megagametangio, **89**
 megagametofito, 33, 34, 71, 90, 243
 megalarva cistigena, 116
 megaspora, 33, 34, **57**, 71, **91**, 243
 megasporangio, **91**, 243
 megasporocita, **91**
 megasporofillo, **91**, 243
 megasporofito, 33
 meiosi nel ciclo vitale, 28
 meiospora, **57**, 58, 248
 merogamia, **67**
 merogonia, 226
 merozoiti, 226
 metacercaria, 37

metagenesi, **37**
 metamorfosi, **37**
 metasessualità, **110**, 177, 186
 micelio dicariotico, 251
 micetoma, 145
 microchimerismo materno-fetale, 14
 microgametangio, **89**
 microgamete, **67**
 microgametociti, 227
 microgametofito, 33, 34, 71, 90, 243
 microgamonte, 229
 micronucleo, 191, 192
 micropilo, 93
 microspora, 33, 34, **57**, 71, **91**, 243
 microsporangio, **91**, 243
 microsporocita, **91**
 microsporofillo, **91**, 243
 microsporofito, 33
 migrazioni, **100**
 – anadrome, 101
 – catadrome, 101
 miracidio, 36
 mirme(co)coria, 152
 mitosi, **55**
 – aperta, 163
 – chiusa, 163
 – extranucleare, 164
 – intranucleare, 164
 – semi-aperta, 163
 – varianti, **163**
 mitospora, **57**, **58**, 248
 moltiplicazione vegetativa, 53
 monocarpica, pianta **48**
 monogamia, **109**
 monogamia seriale, 109
 monoicismo v. ermafroditismo, **33**, **75**, 247
 monosporangio, 235
 morfallassi, 61
 mosaicismo, 194
 – della linea germinale, 157
 – genetico, 13, **156**, 157
 – gonadico, 157
 – somatico, 157
 mosaico genetico, 208
 muta parturiale, 269
 mutazioni, **156**

N

nannandro, meccanismo sessuale, 237
 nematogeno, 257
 nucleo
 – gametico, **68**
 – migrante, 192
 – spermatico, **90**
 – stazionario, 192
 nucleomorfo, 161

numero di generazioni per anno, 52

O

olociclo, 39
 ologamia, **67**
 omospora, **33**, 34, 71
 omosporia, **33**
 oncosfera, 259
 oocinete, 227
 oocisti, 227
 oocita, **85**
 oofagia, 143, **144**
 oogameti, **67**
 oogametia, **67**
 oogamia, **67**
 oogenesi, **85**
 oogonio, **85**, 237
 oosfera, 93, 241
 oosporangio, 240
 oostegiti, 269
 ooteca, 9, 138, 268
 ootide, **182**
 oozooide, 36
 organi riproduttori, **83**, **84**
 organo
 – di Berlese, 97, 127
 – di Bidder, 81
 – di Ribaga, 97
 ormogonio, 55
 ormone antimülleriano (AMF), 221
 ornitocoria, 152
 ortomitosi, 163, 164
 outbreeding, 177
 outcrossing, 177
 ovario, **84**, **91**
 ovideposizione, pesci, 147
 ovidotto, **84**
 ovigeri, 151
 oviparità, **138**
 ovocellula, **67**
 ovogenesi, 86
 ovotestis, 78, **85**, 222
 ovulo, **67**, **91**

P

Pando, 24
 pangenoma procariotico, 166
 paraciclo, 39
 parasessualità, **193**, 248
 – funghi, 193
 – procarioti, **165**
 paraspermatozoo, 88
 parasporangio, 235
 parassitismo
 – riproduttivo, 217
 – sessuale, 15

- paratomia, 60, **61**, 62
 partenita, 259
 partenogenesi, 21, 38, 94, **111**, **116**, **181**
 – accidentale, 112, **116**
 – ameiocita, **111**, **112**, **187**, 187
 – anfitoca, **112**
 – aploide, 113, **181**, **211**
 – apomittica, **111**, **112**, **187**
 – arrenotoca, **112**, **113**, 113, **211**
 – automittica, **111**, **112**, **182**
 – ciclica, **117**
 – deuterotoca, **112**
 – di origine infettiva, **118**
 – dipendente da spermatozoi, 187
 – diploide, **181**
 – emiclonale, 188
 – facoltativa, **112**
 – geografica, **115**
 – negli ibridi interspecifici, **117**
 – indipendente da spermatozoi, 188
 – indotta, **112**
 – larvale, **116**
 – meiotica, **111**, **112**, 181, **182**
 – – con fusione casuale, 110
 – – per duplicazione gametica, 183
 – – per fusione centrale, 185
 – – per fusione del primo nucleo polare con il nucleo dell'ovocita secondario, 185
 – – per fusione terminale, 184
 – – per raddoppio premeiotico, 186
 – obbligata, **112**
 – occasionale, **112**
 – nelle piante, **118**
 – poliploide, **181**
 – pseudogamica, 188
 – pupale, **116**
 – spontanea, **112**
 – telitoca, **112**
 partenospora, 57, 236
 parto, **139**
 paternal genome loss (PGL), 115, 190, 212
 paternal leakage, 122, **178**, 188, 189
 pecilandria, 75, 75
 peciloginia, 75
 pecilogonia, 45
 pedogenesi, 46, **50**, 51, **116**
 – larvale, 116
 pene, **85**
 perdita
 – di eterozigotia media, 180
 – del genoma paterno, **190**, 190
 – ricombinazionale dell'eterozigotia, 175
 periodomorfosi, **51**, 51, 269
 pianta
 – annuale, 47, 52
 – biennale, 47, 52
 – chiroterofila, **104**
 – entomofila, **104**
 – malacofila, **104**
 – monocarpica, 47
 – ornitofila, **104**
 – perenne, 47, 52
 picnidio, 253
 pilo sessuale, 167
 placentotrofia, **146**
 planuloide, 256
 plasmide, **160**
 – coniugativo, **167**
 – F, **167**
 plasmodio, **155**, **161**
 – multinucleato, 55
 plasmogamia, 67, **176**
 plasmotomia, **163**, 163
 plasticità fenotipica, 44, 154, **213**
 pleuromitosi, 164, 164
 ploidia, **28**, **155**
 poliandria, **109**, 109
 poliedro, 237
 poliembriologia, **63**, 65, **179**
 – di segmentazione, 65
 – semplice, 65, 93
 – sostitutiva, **65**
 polifenismo, 44, 44, 45
 poligamia, 73, **109**, 247
 poliginandria, **109**
 poliginia, **109**, 109
 polispermia, **106**
 politenizzazione, 213
 polline, 146
 poro genitale, **84**
 potential biparental plastid inheritance (PBPI), 179
 prespora, 54
 prione, 4
 profago, **160**, 167
 proglottide, 61
 promiscuità, **109**
 pronubo, **104**
 pronuclei, **176**
 propagulo, **6**
 – pluricellulare, **56**
 – – nelle piante e nei funghi, **58**
 – unicellulare, **56**, **57**
 protallo, 243
 protonema, 241
 protoscolice, 259
 pseudoarrenotocia, **115**, **212**
 pseudocopulazione, **95**, 260, 264, 265
 pseudodioica, 241
 pseudogamia, 121, **188**
 pseudopene, 98
 pseudosessualità, **165**
 pseudovagina, 85, 98
- ## Q
- quiescenza, 150
- ## R
- raddoppio premeiotico, 186
 ramet, **24**, 60
 reazione acrosomale, 87, **106**
 redia, 37
 retrotrasposone, 4
 ricerca del partner, **100**
 ricettacolo seminale, **85**
 ricombinazione, 65, **172**
 – ameiocita, **187**
 – generale, **172**
 – generalizzata, 172
 – genica, **157**
 – in senso lato, **169**
 – in senso stretto, **169**
 – intercromosomica, 170, 172, 193
 – intracromosomica, 170, 172, 193
 – intragenica, 175
 – mitotica, **157**
 – omologa, 172
 – sito-specifica, 172
 – trasposizionale, 172
 rigenerazione, **25**
 riproduzione, **2**
 – agamica, **53**
 – asessuale, 4, 34, **53**
 – – asimmetrica, 6
 – – facoltativa, 4
 – – per frammentazione, 25
 – – genetica della, **154**
 – – monocitogena, **56**
 – – policitogena, **56**
 – – simmetrica, 6
 – – negli unicellulari, **54**
 – clonale, 4, **154**
 – emiclonale, 123
 – sessuale, 4, **6**, **65**
 – – biparentale, 6, 7, **93**
 – – degli eucarioti, **168**
 – – genetica della, **164**
 – – uniparentale, 7, **110**
 – uniparentale, 4, 53
 – vegetativa, 4, **53**
 rizoma, **59**
 rombogeno, 257
Runt, 203
 ruoli sessuali, distribuzione nella popolazione, **71**

- S**
- sacco embrionale, **90**
- scambio genetico nei procarioti, **166**
- scelta criptica femminile, 109
- scelta del partner, 73, **108**
- schizogonia, **55**, 55
- schizonte, 55
- apicoplessi, 226
- foraminiferi, 226
- schizotomia, 60
- sciamastra, 100
- scifistoma, 61, 256
- scissione
- binaria, 6, **55**, **60**
- multipla, **60**
- Scute*, 203
- segregazione
- casuale dei plasmidi nella cellula procariote, **159**
- della linea germinale, **83**
- indipendente dei cromatidi fratelli non identici, **169**
- indipendente dei cromosomi omologhi, **169**
- mitotica, 159, **160**, 176
- negli organelli citoplasmatici, **159**
- stocastica, **158**
- selezione sessuale, **73**
- self-fertilization, 180
- selfing, 180
- seme, **91**, **150**, 151
- semelparità, **47**
- senescenza, **17**, **17**, **22**
- clonale, **19**, **19**, **20**
- replicativa, 20
- sequestro della femmina, 73
- sessi, **106**
- numero, **68**
- sesto, **199**
- enigma evolutivo, **66**
- eterogametico, **199**
- omogametico, **199**
- sessualità, **4**, **164**
- criptica, **69**
- procarioti, **165**
- seta, 241
- Sex-lethal (Sxl)*, 203, 209
- sexual leakage, **164**, **191**
- sforzo riproduttivo, distribuzione temporale, **133**
- sincarion, **176**
- sincizio, **161**
- sincronismo, **99**
- singamia, 38, 65, **169**, **176**, 176
- Sisa*, 203
- sistema
- di accoppiamento, **108**, 109
- di ereditarietà epigenetica, 154
- di fecondazione misto, **78**, 111, 180, 191
- genetico, **153**, **178**
- non mendeliano, 178
- sizigia, 68, 227
- somatogamia, **69**
- soredio, 253
- soro, 243
- spata, 103, 127
- spawning, 93
- specie
- monociclica, 39
- monovoltina, **52**
- multivoltina, **52**
- policiclica, 39
- univoltina, **52**
- sperm allocation, 127
- sperm bundle, 89
- sperma, **127**
- spermalege, 97
- spermatangio, 234
- spermateca, **84**
- spermatidio, **85**
- spermatocita, **85**
- spermatofora, **89**, **95**, 96
- spermatogenesi, **85**, 86
- spermatogonio, **85**
- spermatozeugma, **89**, 89
- spermatozoo, **67**, **85**, **87**, 88
- spermazio, **67**, 234, 253
- spermio, **67**
- spermogonio, 253
- spora, **57**
- procarioti, 54
- sporangio, **91**, 236, 243
- sporangioforo, **91**, 249
- sporocisti, 36, 63
- sporofillo, **91**
- sporofito, **30**
- sviluppo, **149**
- sporogenesi, **83**, 91
- nelle piante terrestri, **89**
- sporogonia, 227
- sporoplasma, 254
- sporozoite, 226
- sporulazione, **54**, **57**
- Sry (testis-determining factor)*, 202, 209
- stadio
- adulto, **50**
- maturo, **50**
- trofico, 260
- stame, **91**
- stilopizzazione, **75**
- stolone, **59**, **62**
- strategia
- di accoppiamento, **109**
- riproduttiva *k*, **132**, 132
- riproduttiva *r*, **132**, 132
- strobilazione, **61**, 271
- strobilo, **91**
- subandroicismo, 217, **247**
- subginoicismo, **247**
- sviluppo, **11**
- T**
- talea, 58
- tappeto, 149
- tasca incubatrice, 74, 139
- teca follicolare, 143
- teleutospora, **57**, 252
- teliospora, **57**, 253
- telitochìa, **112**
- telomerasi, 22
- telomero, 22
- temperature-dependent sex determination (TSD), 213
- tempo di generazione, **52**
- termoneofemmine, 219
- termoneomaschi, 219
- testicolo, **84**
- testis-determining factor (Sry)*, 202, 209
- testosterone, 214, 221
- tetraspora, **57**, 234
- tetrasporofito, 234
- ticopartenogenesi, **112**
- tipo coniugativo v. mating type, **67**, **106**, **222**
- trasduzione, 165, **166**, 166, **167**
- trasferimento
- dei gameti nelle embriofite, **98**
- orizzontale di geni, 4, 5
- degli spermatozoi, **95**
- trasformazione, 23, 165, **166**, 166
- genica, 156
- reciproca, 206
- trasposizione replicativa, 155
- trasposone, 4, **155**, **172**
- tricogino, 234, 251
- trioicìa o trioicismo, **33**, **82**, 82, 247
- tristilia, 107
- trofozoite, 226
- tubero, **59**
- tuorlo, 87, **142**
- turione, **59**
- U**
- Unpaired*, 203
- uovo, **67**, **87**
- alecítico, **143**
- amittico, **39**
- centrolecítico, **143**

- duraturo, 39
- endolecitico, 143
- esolecitico, 143
- isolecitico, **143**
- macrolecitico, **143**
- mittico, **39**
- non ridotto, 186
- oligolecitico, **143**
- ridotto, 181
- subitaneo, 39
- telolecitico, **143**
- trofico, 14
- uredosoro, 253
- uredospora, **57**, 253
- urna, 241

V

- vacuolo sporangioforo, 254
- vagine laterali, 85
- variazione
 - epigenetica, **162**
 - genetica, **169**
 - – intraclonale, 155, 156
- vero frutto, 149
- viability fitness, 66
- virginopara, 40
- vitellario, **84**, 143
- vitello, 87, **142**
- vitellogenesi, **142**, **143**
- vitellogenina, 143
- viviparità, **139**
 - adenotrofica, 142

X

- X chromosome signal elements (XSE), 203
- xenogamia, **107**

Z

- zigogamia, **68**
- zigospora, 30, **57**, 237
- zigosporangio, 30, 68, 250
- zigote, 65
- zona pellucida, 87
- zoocoria, 152
- zooide, 14, 237
- zoomeiospora, **57**, 237
- zoomitospora, **57**, 237
- zoospora, **57**, **58**, 58, 236