

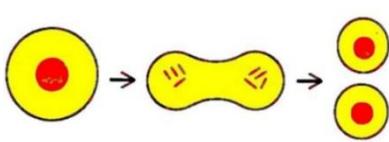


Corso di Zoologia.
(M-Z) 2021

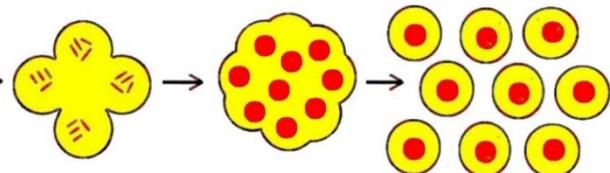
8. Riproduzione

Riproduzione

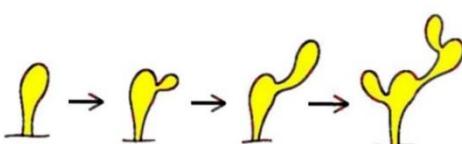
Riproduzione asessuale



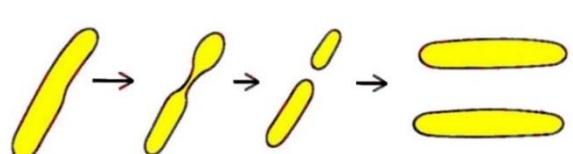
Scissione binaria



Scissione multipla

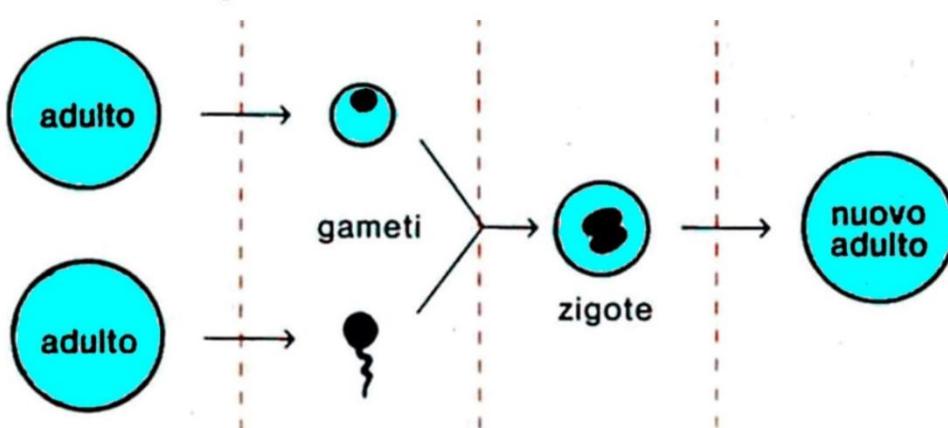


Gemmazione



Frammentazione e rigenerazione

Riproduzione sessuale

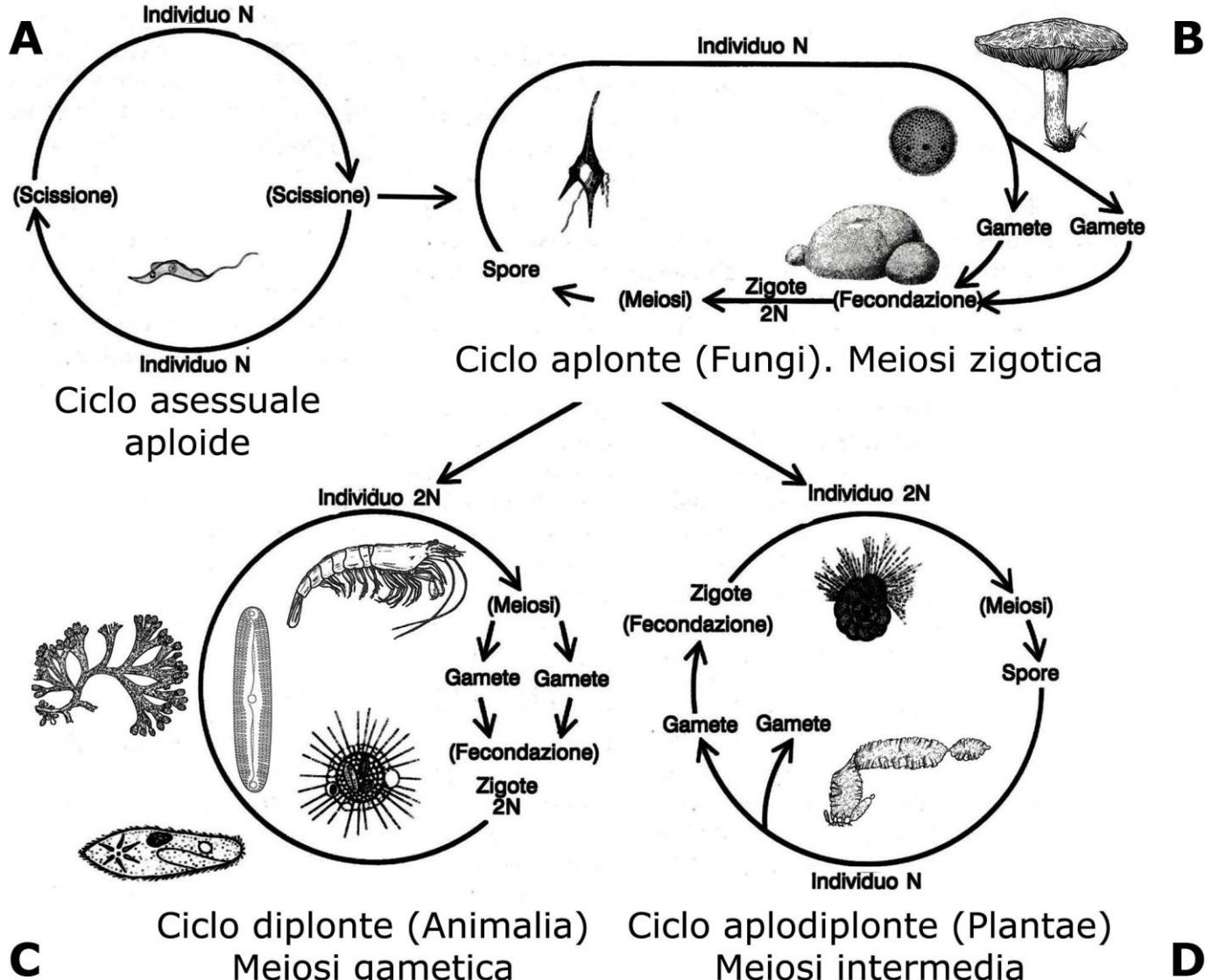


Riproduzione

Sviluppo
Sessualità

La **scissione**, binaria o multipla, è una divisione ordinata. La **gemmazione** o scissione ineguale, binaria o multipla, prevede il differenziamento prima che avvenga la separazione dal genitore. La **frammentazione** (o **fissione**) è una divisione irregolare a cui segue la **riproduzione rigenerativa**. Il termine scissione si preferisce per gli unicellulari, fissione e frammentazione per i pluricellulari, gemmazione per entrambi. La **riproduzione asessuale** o vegetativa, così come la gran parte delle forme di **partenogenesi**, origina **cloni**, geneticamente uguali ai genitori.

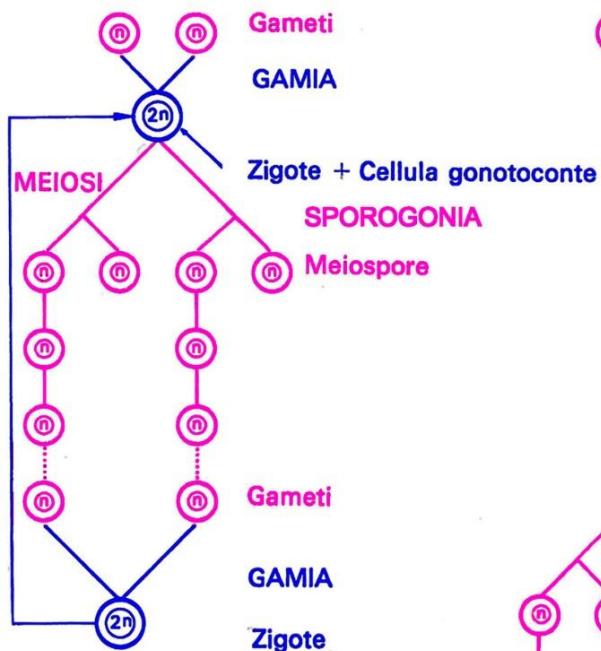
Cicli riproduttivi



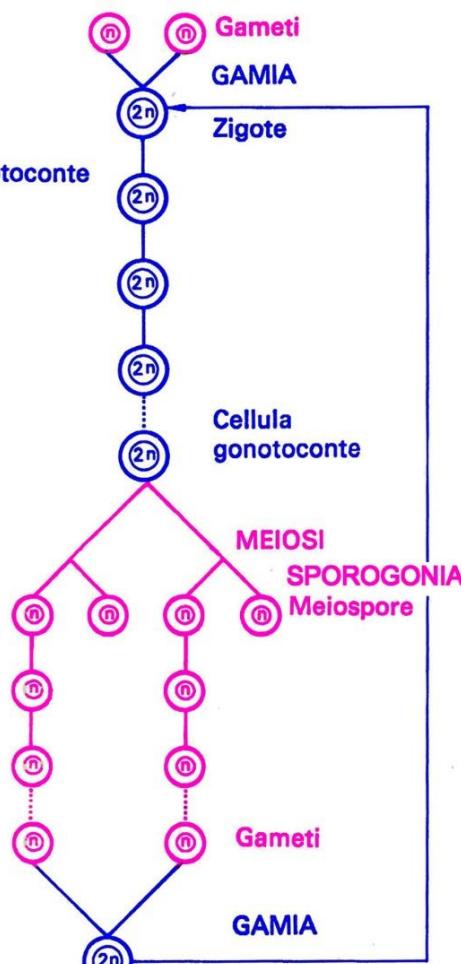
In generale, possiamo riconoscere tre tipi fondamentali di processi riproduttivi: 1) riproduzione **assessuale** o vegetativa, 2) riproduzione per **sporogonia** e 3) riproduzione **sessuale**. La sporogonia implica un processo di **ricombinazione**, si trova sempre in associazione con la riproduzione sessuale, ma solo nei cicli **aplonti** e **aplodiplonti**. Per quanto riguarda i protisti: **(A)** ciclo eucariote primitivo nei quali si presenta solo la scissione (trypanosomi). **(B)** Due isogameti formano lo zigote. Una meiosi zigotica produce individui aploidi (volvocidi, dinoflagellati, ipermastigini e apicomplexi). **(C)** Gli individui sono diploidi e i gameti si formano per meiosi (opalinidi, eliozoi, diatomee). Nei ciliati non si formano gameti, ma nuclei gametici. **(D)** Si verifica una alternanza di individui aploidi e diploidi (molti foraminiferi e alghe).



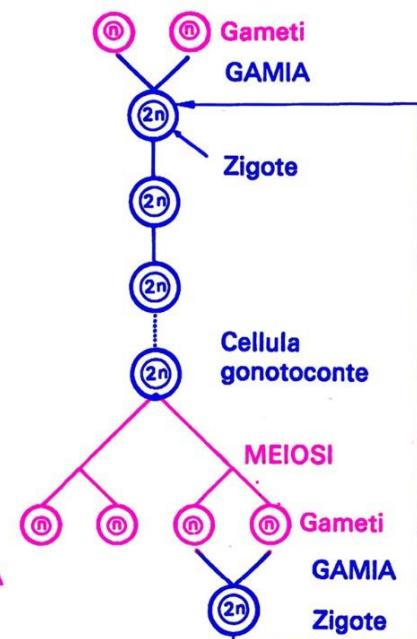
Cicli riproduttivi



Ciclo aplonte



Ciclo aplodiplonte



Ciclo diplonte

Nella **riproduzione asessuale** non avviene la meiosi.

La **meiosi** determina **ricombinazione genetica** e può originare **gameti** o **meiospore**; nel secondo caso, si parla di **sporogonia**.

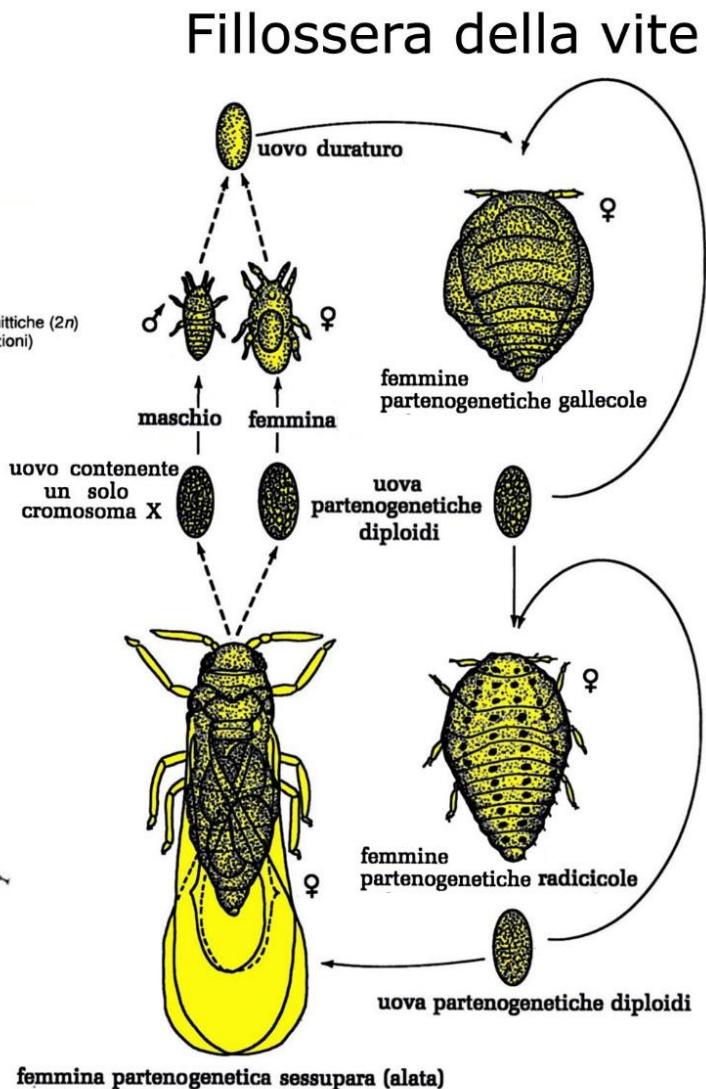
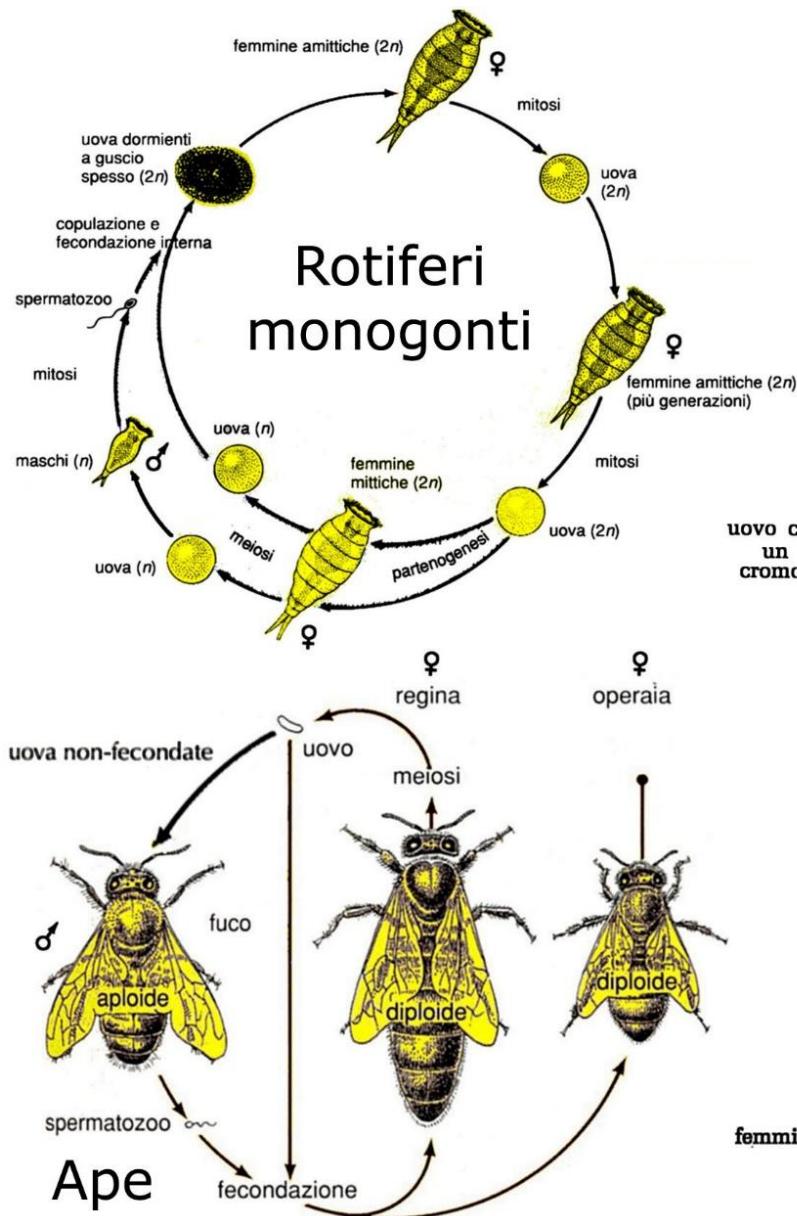
I **gameti** possono avere origine da una **meiosi** o da una **mitosi**; in seguito vanno incontro a **gamia** dando origine a uno **zigote**.

Le **spore** germinano direttamente senza che avvenga la **gamia**.

La **cellula gonotoconte** (o meiocito) è la cellula che va incontro a **meiosi** e produce **gameti** o **meiospore**. Invece il **gamonte** (o gametocito) è la cellula che origina i **gameti**, per **meiosi** o **mitosi**.



Partenogenesi



Esistono numerosi modelli di **partenogenesi**, la gran parte dei quali, essendo privi di fenomeni di ricombinazione, generano dei **cloni**. Questo è il caso dell'apomissia (ameiotica), quello di gran lunga più comune, anche se non sempre facile da riconoscere. Nei casi di partenogenesi automittica (meiotica) non è sempre così e può verificarsi ricombinazione. Nell'**arenotochia** vengono generati solo individui di sesso maschile (es. api). Nella **telitochia** vengono generati solo individui di sesso femminile (es. rotiferi bdelloidei). Nella **deuterotochia** vengono generati individui di entrambi i sessi (es. sessupare anfipare della fillossera della vite).

Sessuale o clonale?

1. Funzionale contro Non funzionale

Non funzionale

Implica che la riproduzione sessuale sia un retaggio storico non soggetto a selezione attuale

Predice correlazioni tassonomiche e non ecologiche

NON OSSERVATO

Rigettare

Funzionale

Implica che l'evoluzione sia mantenuta da selezione contemporanea dovuta a vantaggi attuali

Accettata ma occorre individuare i meccanismi

2. Riproduzione sessuale diretta da selezione a breve termine su variazioni adeguate

3. La riproduzione sessuale è conseguenza di eterogeneità spaziale o biotica

Si suggerisce che la *fitness* globale della prole diversificata di animali con riproduzione sessuale in un mondo complesso sia superiore a quella della prole uniforme di animali con riproduzione asessuale

La riproduzione sessuale conferisce vantaggi agli individui

Predice la riproduzione sessuale in ambienti stabili e complessi. Partenogenesi in ambienti disturbati e semplici

OSSERVATO

Accettato come base di una teoria generale

Nella prole la riproduzione sessuale è una causa di preadattamento a condizioni non saggiate e sconosciute di un futuro ambiente modificato

Predice riproduzione sessuale prevalentemente in ambienti instabili e riproduzione asessuale in ambienti stabili

NON OSSERVATO

Rigettare come teoria generale

Riproduzione sessuale diretta da evoluzione a lungo termine con variazione contemporanea inadeguata

Riproduzione sessuale mantenuta dall'estinzione finale di popolazioni con riproduzione asessuale

Estinzione causata da mancato adattamento a cambiamenti delle nicchie occupate

I vantaggi sono solo a livello della popolazione

Predice un alto tasso di estinzione e quindi una maggiore frequenza di riproduzione sessuale in ambienti instabili

NON OSSERVATO

Rigettare

Estinzione causata dall'accumulo di alleli dannosi in un ambiente costante

Predice che il sesso sia più stabile in ambienti semplici soggetti a cambiamenti rapidi

NON OSSERVATO

Rigettare

Molto spesso si legge che la **riproduzione sessuale** risulterebbe vantaggiosa negli ambienti instabili, e quella **clonale** negli ambienti stabili. In realtà la situazione osservata in natura sembra smentire questa ipotesi. Se si prendono in esame taxa affini spesso si rileva che la riproduzione sessuale appare più frequente negli **ambienti stabili**, ma **complessi**, mentre la riproduzione clonale lo è negli **ambienti instabili**, purché siano relativamente **semplici**. Un esempio è fornito dai crostacei. I crostacei marini sono di norma gonocorici, mentre le forme partenogenetiche sono dulciacquicole.

Gonocorismo ed ermafroditismo

Gonocorismo. Tutti gli individui della popolazione producono gameti o maschili o femminili e sviluppano le strutture e le ghiandole associate con le funzioni corrispondenti.

Ermofroditismo. Alcuni individui della popolazione producono sia i gameti maschili, sia quelli femminili e sviluppano le strutture e le ghiandole corrispondenti alle funzioni maschili e femminili in un certo momento della loro vita. Può essere simultaneo o sequenziale.

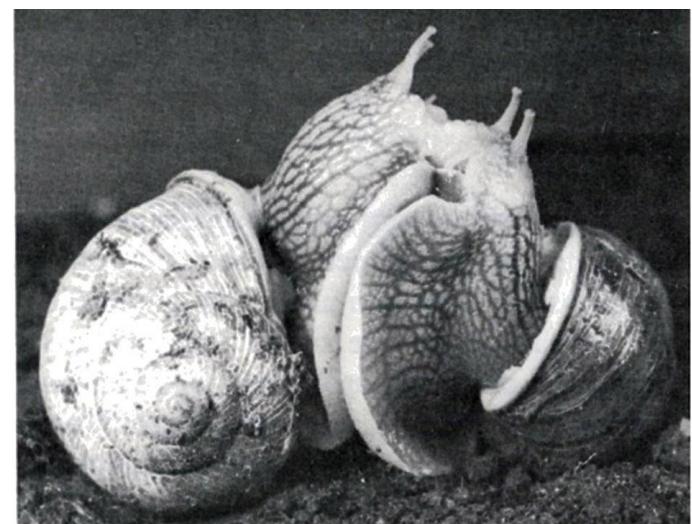
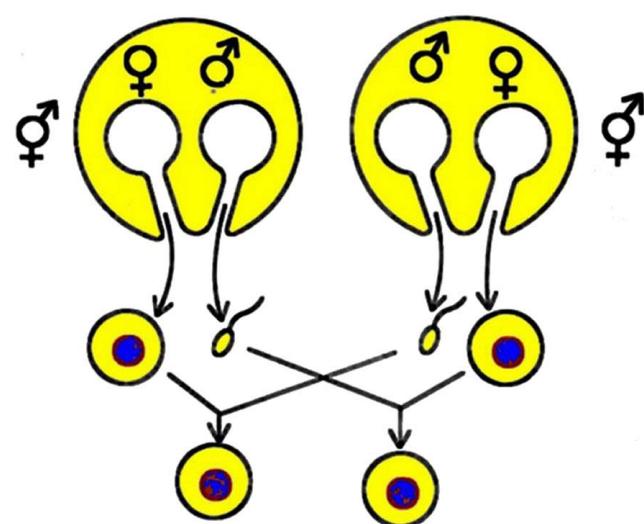
Ermofroditismo simultaneo. Durante la fase adulta gli individui producono gameti sia maschili che femminili. Possono incrociarsi con un partner o autofecondarsi.

Ermofroditismo sequenziale. I singoli animali presentano una funzione sessuale prima che si attivi l'altra.

Ermofroditismo proterandrico. L'individuo sviluppa per prime le funzioni maschili e poi quelle femminili. Se le funzioni maschili permangono si ha ermafroditismo simultaneo.

Ermofroditismo proteroginico. L'individuo sviluppa per prime le funzioni femminili e poi quelle maschili. Se le funzioni femminili permangono si ha ermafroditismo simultaneo.

Ermofroditismo sequenziale alternato. Le funzioni sessuali possono alternarsi più volte nel corso della vita dell'animale.

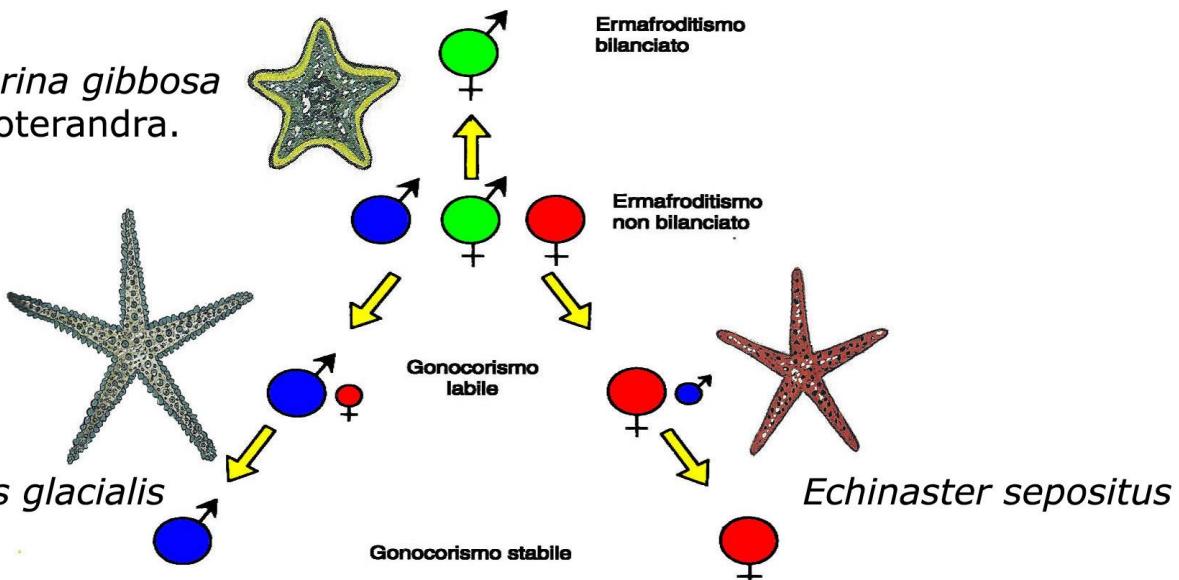


Fecondazione incrociata tra ermafroditi. Un esempio è *Helix*.

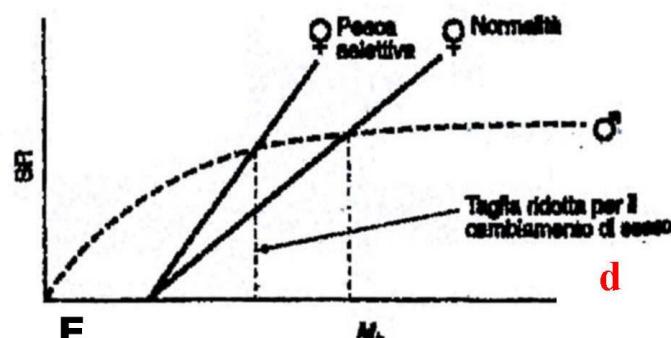
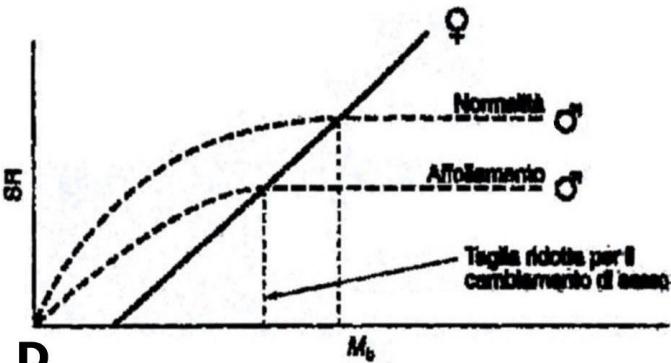
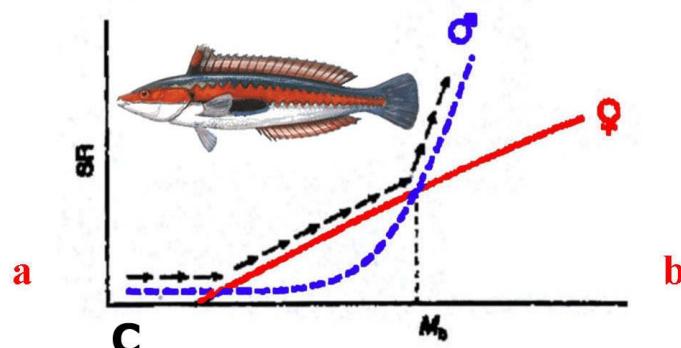
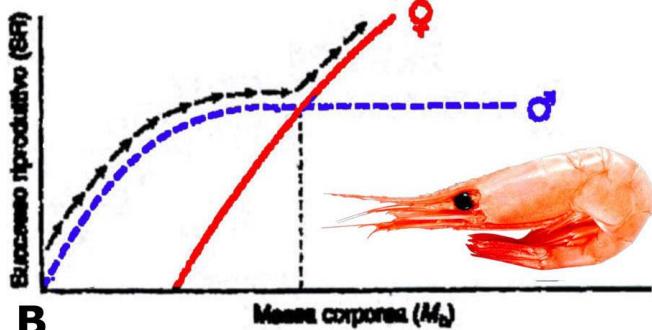


Evoluzione della sessualità

Asterina gibbosa
è proterandra.



A



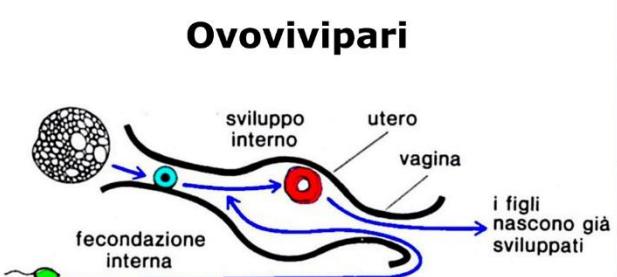
(A) Secondo alcune teorie l'**ermafroditismo non bilanciato** sarebbe la condizione primitiva. Da questa, attraverso una riduzione della variabilità, deriverebbero situazioni bilanciate. (B) La **proterandria** è la situazione più comune nell'**ermafroditismo sequenziale** in quanto, in generale, le femmine diventano sessualmente competitive solo quando raggiungono dimensioni adeguate. (C) I maschi piccoli non risultano competitivi nel caso in cui debbano difendere un territorio o lottare per le femmine: in tal caso si ha **proteroginia**. Due possibili meccanismi che comportano **inversione sessuale precoce**: (D) nelle popolazioni numerose la competizione maschile aumenta per cui il loro massimo successo riproduttivo viene raggiunto in anticipo. (E) Nel caso si osservi una pesca selettiva delle femmine più grandi, il successo delle piccole cresce.

Fecondazione e sviluppo

Nelle specie di squali e razze di cui è stato osservato l'accoppiamento il maschio inserisce uno dei due pterigopodi nella cloaca della femmina.



Astucci cornei di squali ovipari.



La **fecondazione** può essere **esterna** o **interna**. Solo gli **ovipari** utilizzano entrambe le modalità. La fecondazione interna può essere **diretta**, per mezzo di un **organo copulatore**, o **indiretta**, per mezzo di una **spermatofora**. Negli **ovovivipari** non si osserva lo **scambio trofico** tra tessuti materni ed embrione, che è invece caratteristico dei **vivipari** tramite una **placenta**.

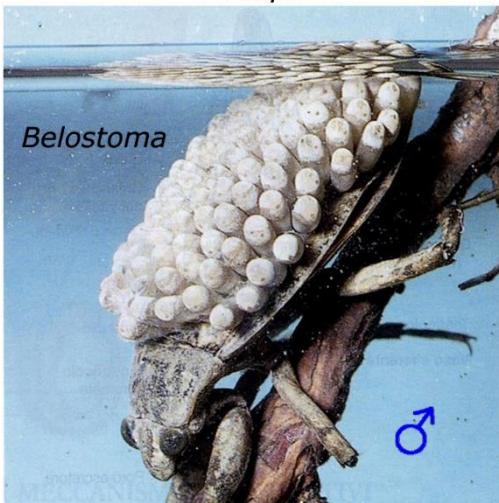
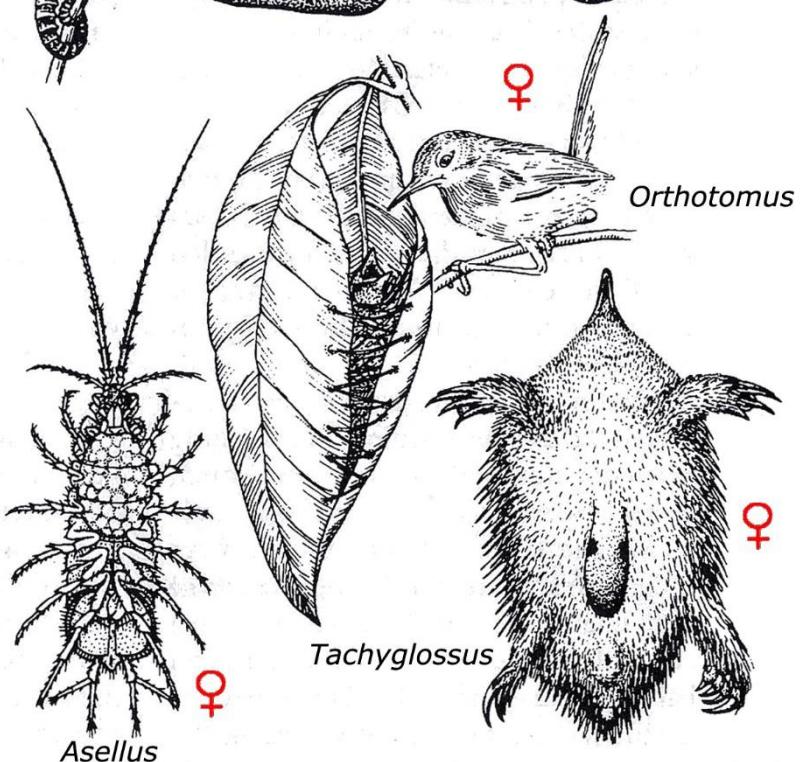
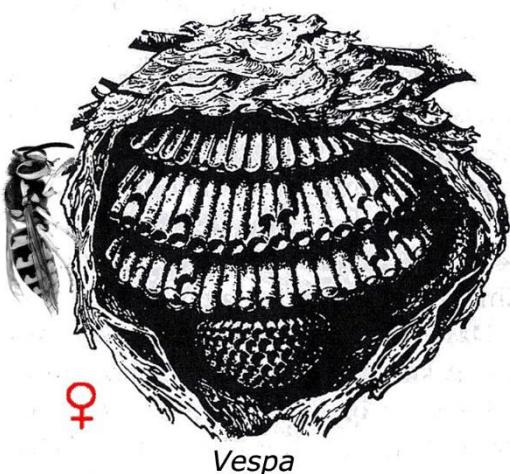
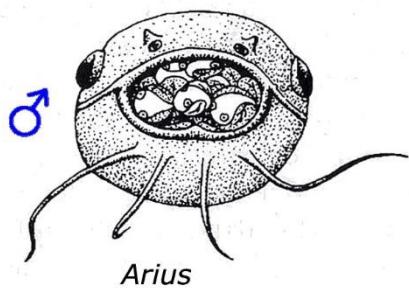
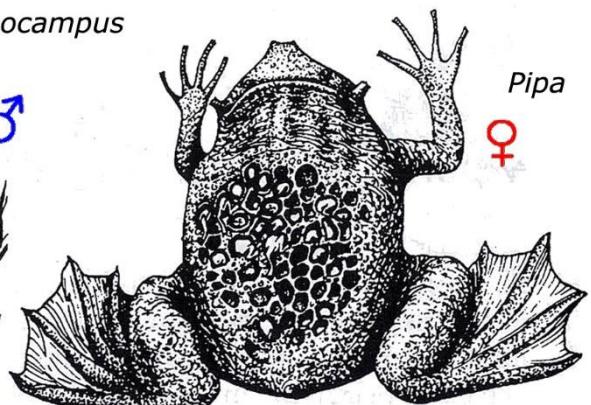
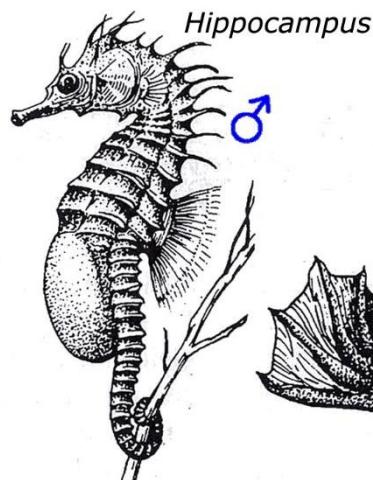
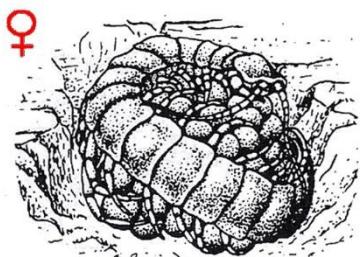
Modelli di strategia

| Grande squalo bianco | | Squalo grigio | Squalo martello | Spinarolo | Merluzzo |
|------------------------------|---|---|--|---------------------------------------|---------------------------------|
| m = maschio f = femmina | Grande squalo bianco <i>Carcharodon carcharias</i> | Squalo grigio <i>Carcharhinus plumbeus</i> | Squalo martello <i>Sphyrna lewini</i> | Spinarolo <i>Squalus acanthias</i> | Merluzzo <i>Gadus morhua</i> |
| Età alla maturità (anni) | m 9-10, f 12-14 | m 13-16 | m 4-10, f 4-15 | m 6-14, f 10-12 | m 2-4 |
| Dimensioni a maturità (cm) | m 350-410, f 400-430 | m 170, f > 180 | m 140-280, f 150-300 | m 60, f 70 | m 32-41 |
| Durata della vita (anni) | m 15 (?) | m 25-35 | m 35 | m 35, f 40-50 | m 20+ |
| Numerosità della figliata | 2-10 piccoli | 8-13 piccoli | 12-40 piccoli | 2-14 piccoli | 2 milioni-11 milioni di uova |
| Frequenza riproduttiva | Anni alterni (?) | Anni alterni | (?) | Anni alterni | Ogni anno |
| Periodo di gestazione (mesi) | >12 | 9-12 | 9-12 | 18-24 | Non disponibile |

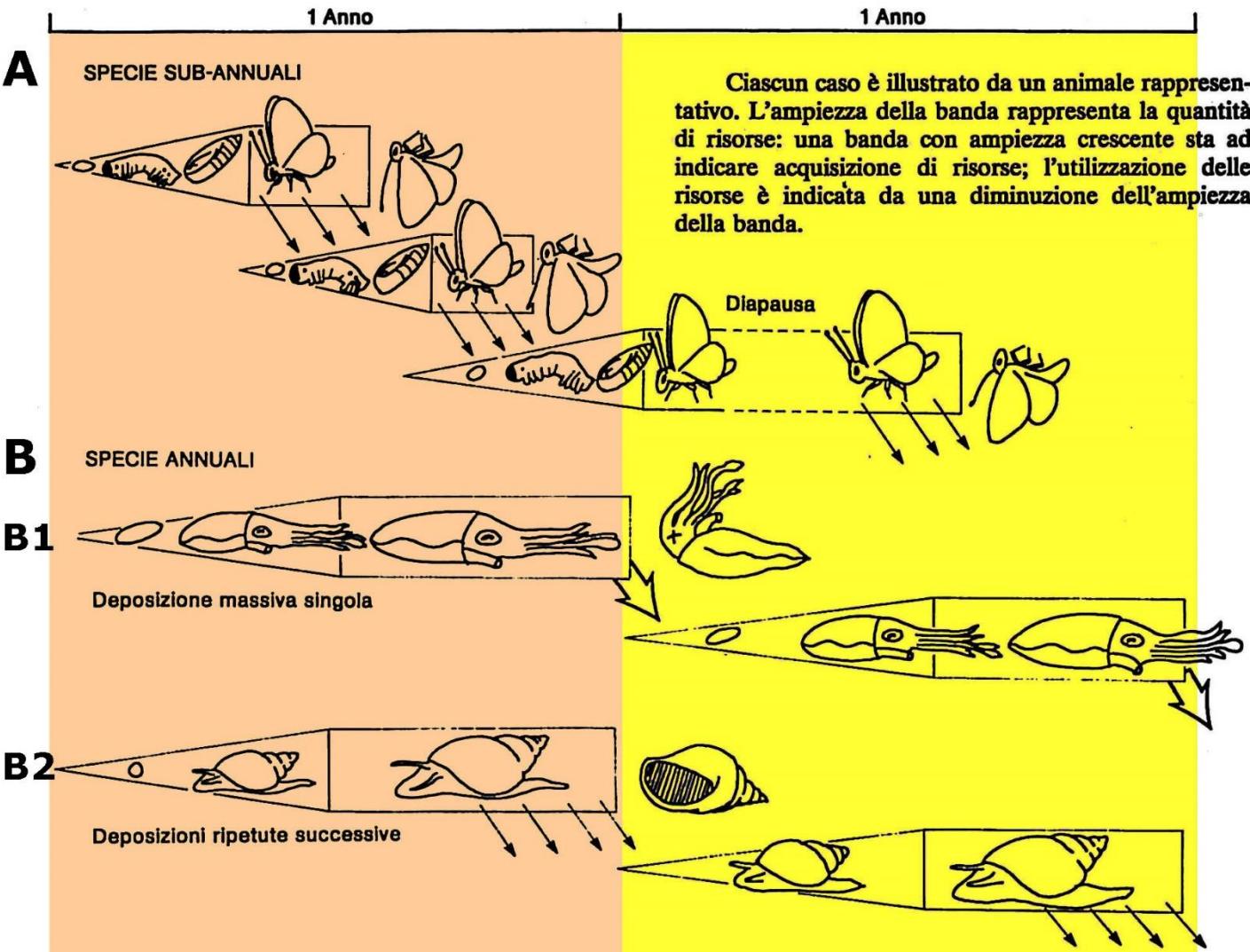
| | selezione r | selezione K | selezione A |
|----------------------|-----------------|------------------|--------------------|
| Ambiente | | | |
| Stabilità | Bassa | Alta | Alta |
| Stress abiotico | Alto | Basso | Alto |
| Energia | Bassa | Alta | Bassa |
| Individuo | | | |
| Taglia corporea | Piccola | Grande | Piccola o grande |
| Durata della vita | Breve | Lunga | Lunga |
| Maturità | Precoce | Ritardata | Ritardata |
| Riproduzione | | | |
| Modalità | Semelparitaria | Iteroparitaria | Entrambe |
| Tempo di generazione | Breve | Lungo | Entrambi |
| Fecondità | Alta | Bassa | Bassa |
| Prole | Molti, piccoli | Pochi, grandi | Entrambi |
| Cure parentali | Assenti | Comuni | Possibili |
| Popolazione | | | |
| Densità | Fluttuante | Elevata | Bassa o fluttuante |
| Stabilità | Fluttuante | Costante | Fluttuante |
| Fluttuazioni | Ampie | Ristrette | Entrambe |
| Competizione | Bassa | Elevata | Bassa |
| Interazioni biotiche | Poche, semplici | Molte, complesse | Poche, semplici |

Le caratteristiche del ciclo vitale dei condroittti a **strategia K** (ritardata maturità sessuale, progenie ridotta, riproduzione biennale) li rendono più vulnerabili alla pesca eccessiva rispetto agli osteitti a **strategia r** (sviluppo precoce, progenie numerosa e riproduzione annuale).

Cure parentali



Specie sub-annuali e annuali

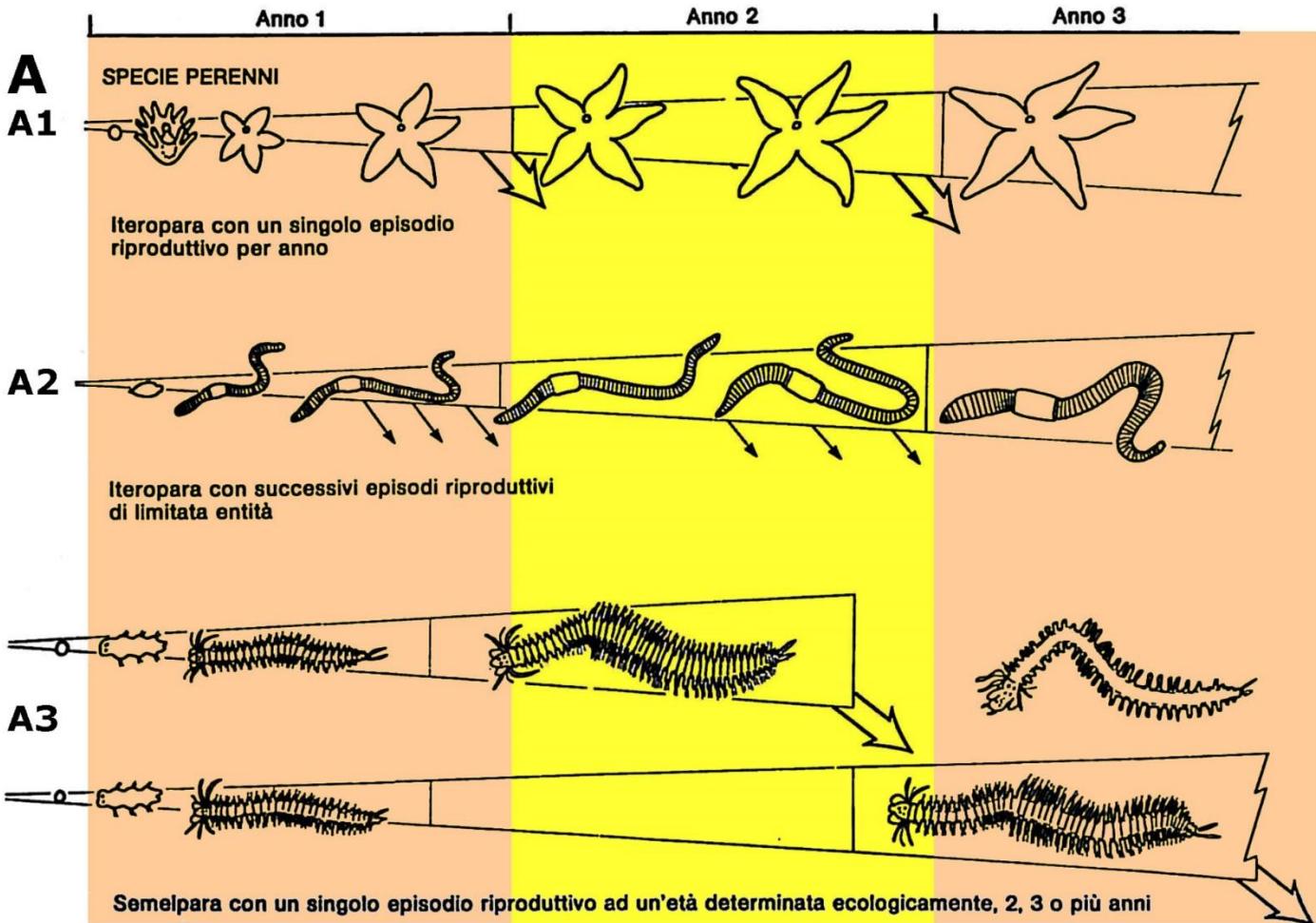


(A) Nelle specie **sub-annuali** ogni anno si susseguono diverse generazioni. Spesso negli ambienti temperati, non marini, attraversano una fase di **diapausa** (come uovo, larva o adulto).

(B) Nelle specie **annuali**, tipiche delle regioni temperate si osserva una generazione all'anno. I gameti possono essere liberati in un singolo evento (**B1**) o progressivamente (**B2**).



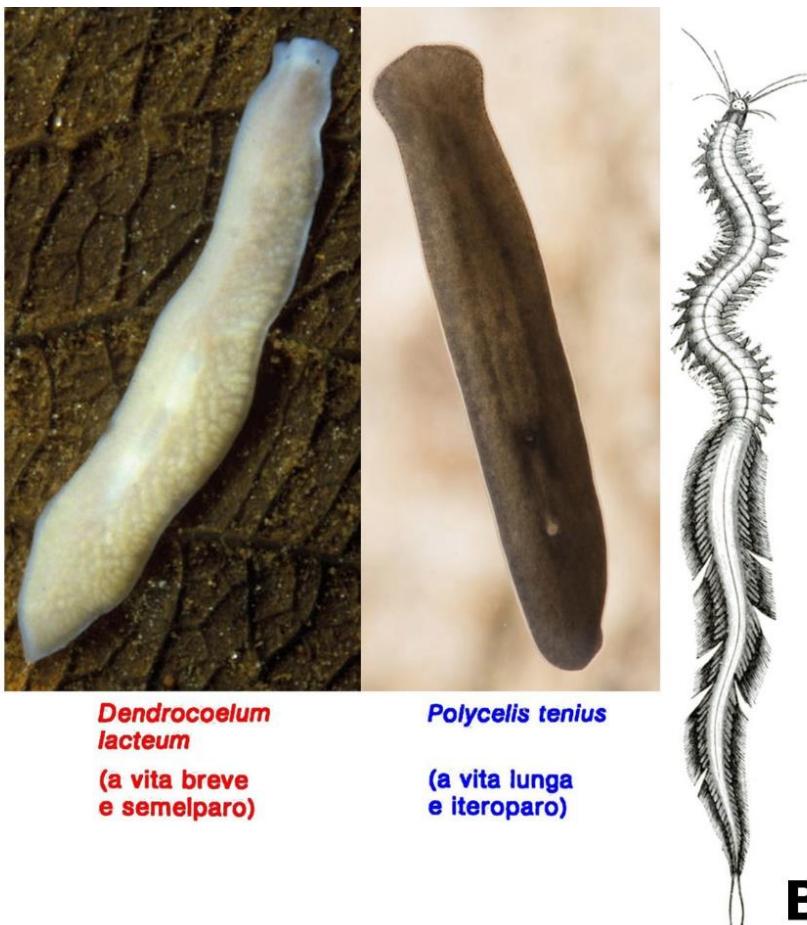
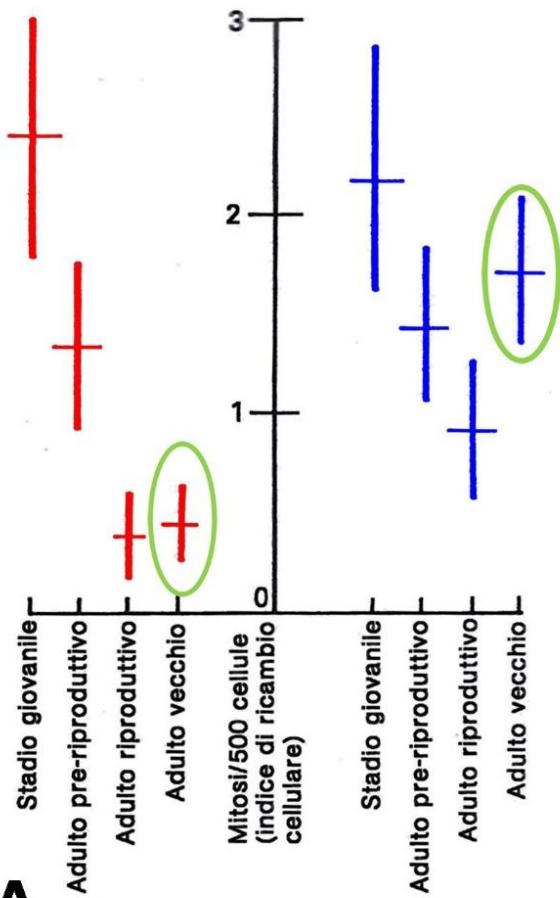
Specie perenni



(A) Le specie **perenni** vivono più anni. Nel caso più frequente i gameti vengono liberati in un unico episodio ogni anno. L'evento può essere sincronizzato all'interno della popolazione (**A1**) oppure no (**A2**). Alcuni animali perenni sono **semelpari** (**A3**) e l'emissione dei gameti può avvenire una volta sola ad ogni età a partire dai due fino a molti anni. A prescindere dalla durata della vita di un organismo possiamo distinguere organismi **semelpari** (monotelia), se l'animale si riproduce una sola volta nel corso della sua vita, e **iteropari** (politelia), se si riproduce più volte.



Riproduzione e senescenza


B

(A) Alcuni esperimenti mostrano che, nei **platelminti**, il tasso del **ricambio cellulare** rallenta progressivamente negli organismi anziani delle specie **semelpare**, a vita breve, mentre questo non capita nelle specie **iteropare**, a vita lunga. I primi investono molto di più nel singolo evento riproduttivo di quanto facciano i secondi. La divisione cellulare rallenta in ogni caso dagli stadi giovanili agli adulti, ma nella specie a vita breve questo si accentua con l'inizio della riproduzione; in quelle a vita lunga il rallentamento è meno evidente. Le risorse allocate nella riproduzione accelerano la **senescenza**.

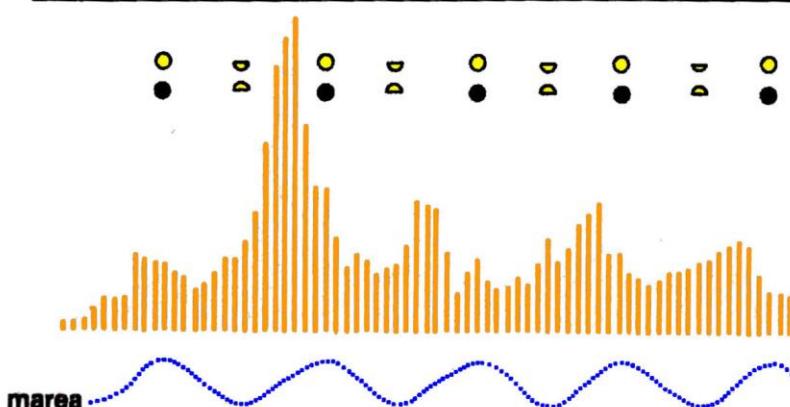
(B) Nei **policheti** nereidi, **semelpari**, l'**ormone cefalico** sovrintende sia alla maturazione sessuale che alla proliferazione dei metameri. Durante lo sviluppo l'ormone è abbondante, l'animale si allunga e può rigenerare. La decerebrazione porta a maturazione precoce. Infatti, man mano che l'ormone diminuisce, l'anellide matura sessualmente, compie una sorta di metamorfosi divenendo una eteronereis, ma non può più rigenerare. Non avrebbe senso rigenerarsi visto che l'animale morirà subito dopo essersi riprodotto. Questo meccanismo non si osserva nei **policheti iteropari**.



Riproduzione e ambiente

| Invertebrati | Luce | Temperatura | Fasi lunari | Maree | Umidità | Altri |
|-------------------|------|-------------|--------------------|--|---------|-------|
| poriferi | | + | + | | | |
| celenterati | | + | | | | |
| ctenofori | | + | | | | |
| platelminti | | + | | | | |
| nematodi | ? | ? | | | | ? |
| policheti | + | | + | | | |
| oligocheti | + | | + | + | | |
| crostacei | | + | | | | |
| insetti | | + | + | | | |
| echinodermi | | | + | | | |
| cefalocordati | ? | ? | + | | | |
| Vertebrati | | Luce | Temperatura | Altri (umidità, alimentazione, salinità ecc.) | | |
| ciclostomi | | | | | | ? |
| elasmobranchi | | +, ? | +, ? | | | |
| teleostei | | P | + | | | |
| anfibi | | P | + | | | |
| rettili | +, P | | + | | | |
| uccelli | + | | - | | | |
| mammiferi | + | | - | | | + |

P, azione permissiva

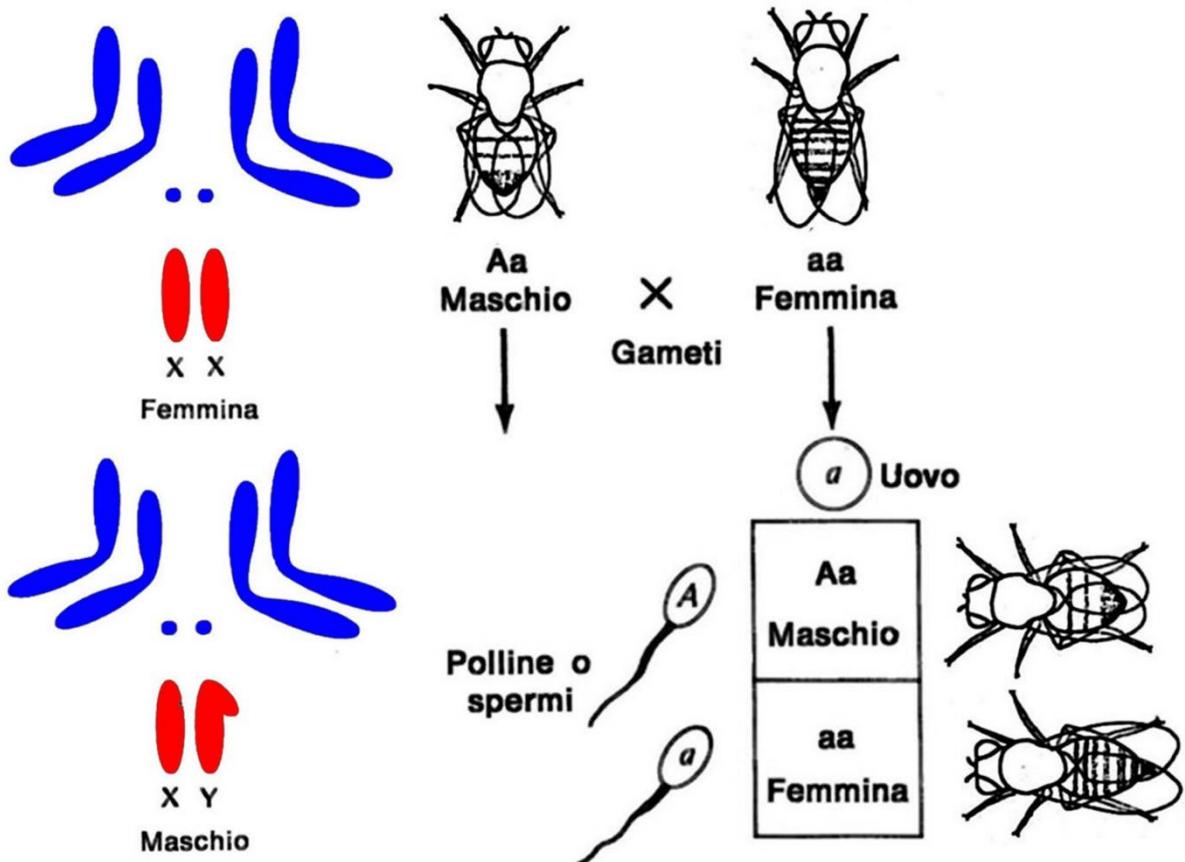


Periodicità nella produzione di larve in *Ostrea edulis* nel Mare del Nord, secondo Korringa (1947). Le linee rappresentano la quantità di larve prodotte e l'andamento della marea in rapporto alle fasi lunari.

Ostrea, un bivalve, e *Spirorbis*, un anellide, emettono le uova durante le **maree di sizigie**, cioè le più intense e in particolare quella primaverile, ma le larve schiudono nei quarti lunari, in occasione delle **maree di quadratura**, ovvero le meno intense.



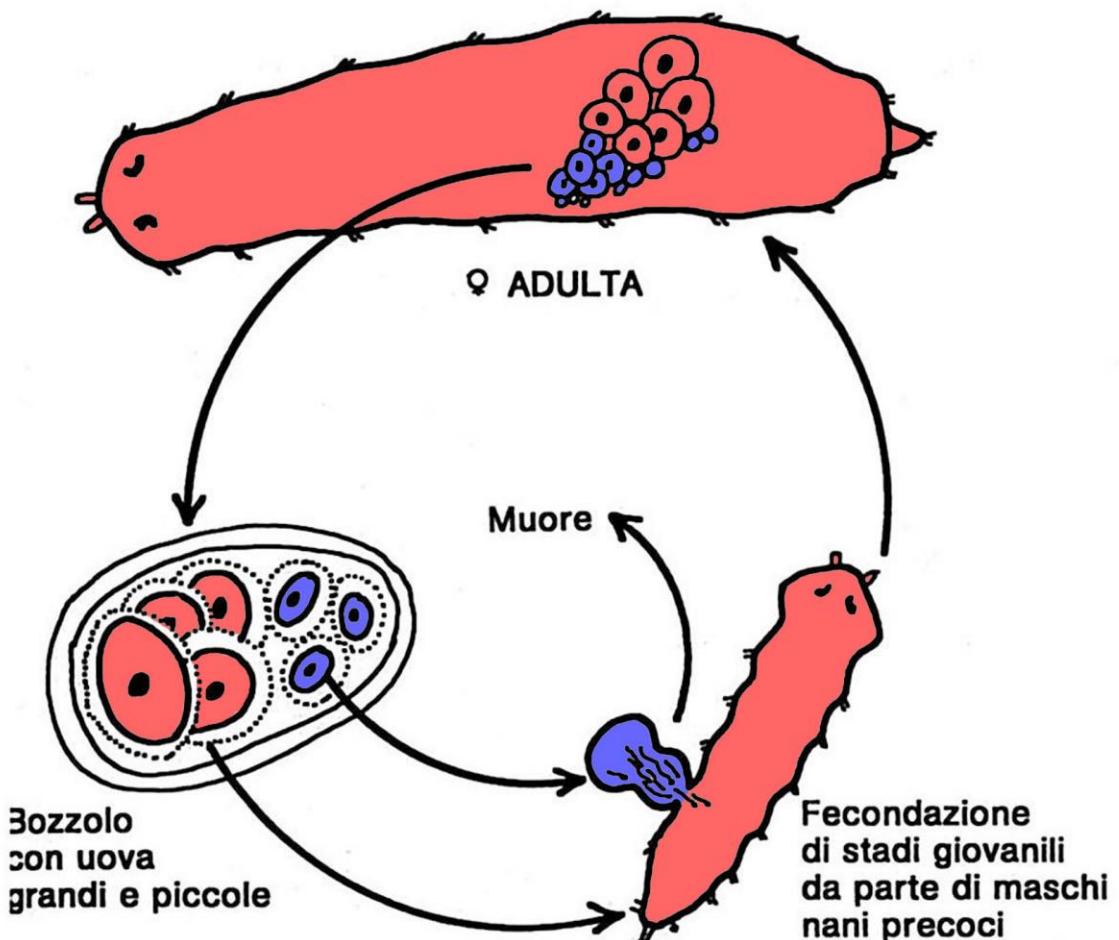
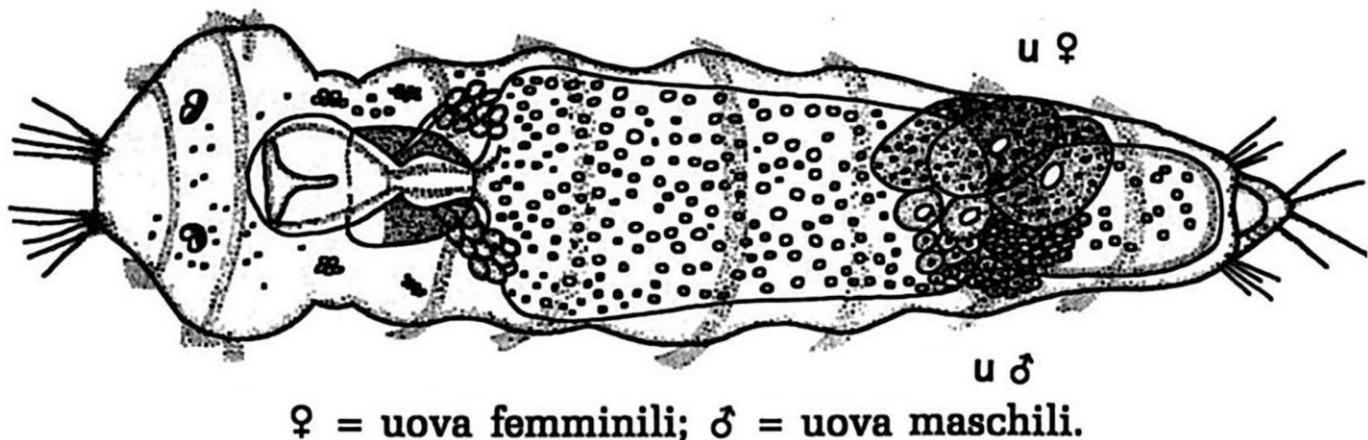
Determinazione singamica del sesso



| Tipi | Gruppo | Femmine | Maschi | Altri esempi |
|-----------------|------------------------|---------|--------|--------------------------|
| <i>Lygaeus</i> | Emitteri Eterotteri | AA.XX | AA.XY | <i>Drosophila, Uomo</i> |
| <i>Protenor</i> | Ortotteri | AA.XX | AA.X0 | |
| <i>Abraxas</i> | Lepidotteri Geometridi | AA.ZW | AA.ZZ | <i>Farfalle, Uccelli</i> |
| <i>Fumea</i> | Lepidotteri Psichidi | AA.Z0 | AA.ZZ | |

Un esempio di **determinazione genetica del sesso** è offerta dal moscerino della frutta, *Drosophila melanogaster*. Le femmine hanno una costituzione genetica diploide con **cromosomi sessuali X e X** identici. I maschi presentano cromosomi sessuali **X e Y** diversi. Gli spermri con cromosoma Y, fecondata la cellula uovo, origineranno maschi, quelli con cromosoma X femmine. Di norma il rapporto sessi sarà di 1:1. Il sesso che forma gameti con cromosomi sessuali diversi è detto **eterogametico**, ma non in tutti gli animali è quello maschile.

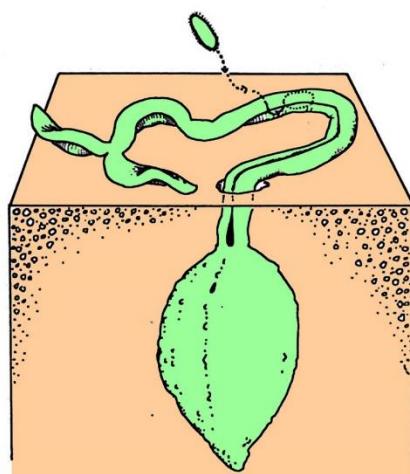
Determinazione progamica del sesso



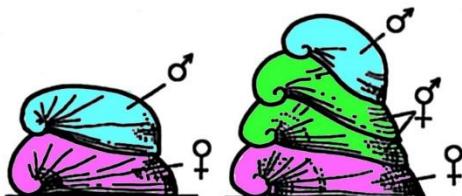
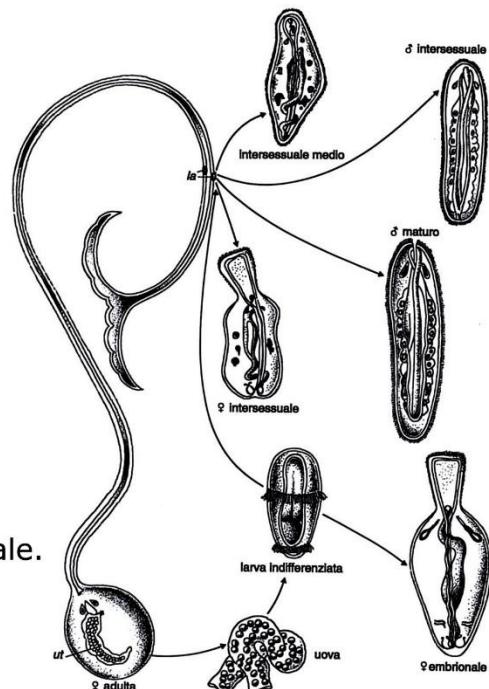
Un esempio di **determinazione materna del sesso** è offerta da un minuscolo anellide polichete, *Dinophilus gyrociliatus*. Negli ovari vengono prodotti due tipi di ovociti. Le cellule uovo grandi danno origine a femmine, quelle piccole a maschi nani a maturazione precoce (progenetici). L'inseminazione degli embrioni femminili avviene nel bozzolo per cui tutti gli adulti sono femmine inseminate.



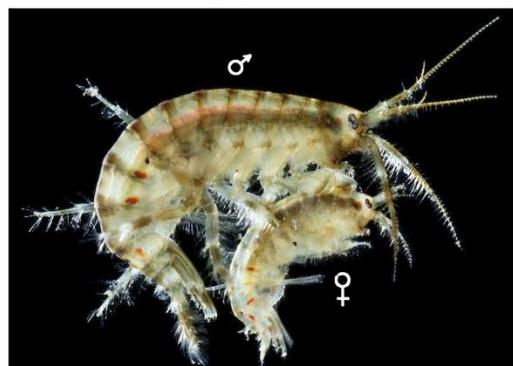
Determinazione metagamica del sesso



Bonellia viridis e alcuni dei suoi stadi di differenziamento sessuale.



Crepidula fornicata

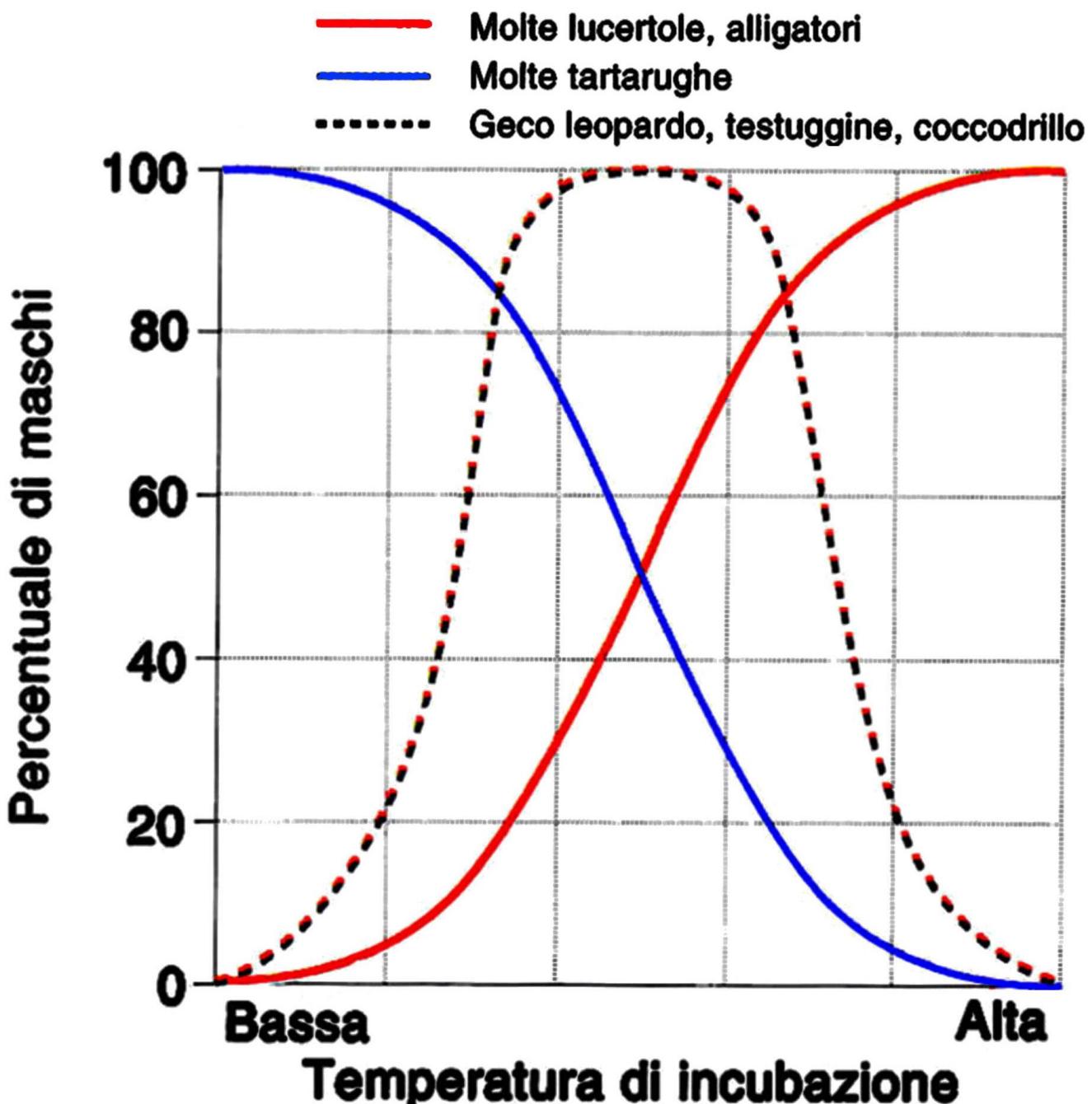


Gammarus duebeni

Un esempio di **determinazione ambientale del sesso** è offerta dall'echiuride *Bonellia viridis*. Le larve ciliate planctoniche possono svilupparsi in femmine o in maschi nani. Le larve che si insediano su un substrato privo di conspecifici tendono a svilupparsi in femmine, quelle che si insediano nei pressi di una femmina sono indotte a trasformarsi in maschi. Un secondo esempio è dato dalla patella *Crepidula fornicata*. La differenza rispetto a *Bonellia* consiste nel fatto che si tratta di una specie ermafrodita per cui, nelle associazioni di numerosi individui, quello basale diviene femmina e quelli apicali diventano maschi, mentre quelli intermedi presentano entrambi i sessi. Infine un ultimo esempio è dato dal crostaceo *Gammarus duebeni*. La determinazione del sesso avviene in accordo con il fotoperiodo e la temperatura al momento della schiusa. Le giornate lunghe, primaverili, portano allo sviluppo dei maschi, quelle brevi, autunnali, allo sviluppo di femmine. In tutti e tre i casi illustrati esistono anche altri fattori, genetici e ambientali, che possono influenzare la determinazione del sesso dei singoli individui.



Determinazione ambientale del sesso



In molti rettili, privi di **cromosomi sessuali**, la temperatura di **incubazione** del nido determina il sesso. Gli embrioni di molte tartarughe si sviluppano in maschi a bassa temperatura, mentre gli embrioni di molte lucertole e di alligatori diventano maschi a temperature elevate. Gli embrioni di coccodrilli, di alcune testuggini e dei gchi leopardo, diventano maschi a temperature intermedie.