

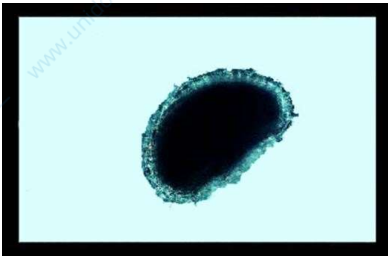
RIPRODUZIONE NEI METAZOI

Nei Metazoi, la riproduzione sessuale è più diffusa di quella asessuale. Nel corpo dei metazoi si possono distinguere:

- **CELLULE SOMATICHE** che si sono differenziate a svolgere funzioni diverse e non passano alla generazione successiva.
- **CELLULE GERMINALI** da cui deriveranno i gameti.

RIPRODUZIONE ASESSUATA (AGAMICA, VEGETATIVA O SOMATOGENICA)

Gemmiparità: formazione di un nuovo individuo a partire da abbozzi o gemme che si formano sul corpo del generante. L'individuo generato si stacca e conduce vita autonoma o rimane attaccato al generante e forma nuove colonie (Poriferi, Cnidari, Briozoi o Ectoprocti, Tunicati o Urocordati).



Endogenesi: in Poriferi, e Briozoi si formano corpi durevoli in condizioni ambientali critiche, quando le colonie vanno in disfaccimento.

Scissiparità: un individuo si scinde in una o più parti da cui prendono origine nuovi individui.

- **Architomia:** rigenerazione di individui successiva alla scissione del generante
- **Paratomia:** precedente la scissione del generante.
- **Strobilazione:** paratomia ripetuta sullo stesso individuo (Celenterati Scifozoi; Anellidi Policheti).

RIPRODUZIONE SOMATOGENICA

Avviene generalmente allo stato adulto.

Quando l'individuo generante non è adulto si parla di:

- **Amplificazione larvale:** l'individuo generante è una larva (Platelminti Trematodi e Cestodi)
- **Poliembrionia:** un singolo embrione generante dà origine a più individui distinti. Mammiferi (esempi degli armadilli e dei gemelli monovulari umani).

RIPRODUZIONE SESSUATA: DIFFERENZIAZIONE PRECOCE FRA CELLULE SOMATICHE E GERMINALI DURANTE L'ONTOGENESI

Negli insetti, nelle prime fasi della segmentazione, le cellule che daranno origine alla linea germinale si portano verso un'estremità e inglobano determinanti citoplasmatici (RNA).

In rettili, uccelli e mammiferi, cellule germinali primordiali (PGC) non si originano nell'embrione. Questa collocazione remota consente probabilmente alle PGC di evitare processi di differenziazione e specializzazione che avvengono nelle cellule somatiche. Successivamente le PGC migrano, tramite movimenti ameboidi, nelle gonadi quando queste ultime si stanno sviluppando.

IL DIFFERENZIAMENTO CELLULARE

Lo zigote è **totipotente**; è cioè in grado di dare luogo a tutti i tipi cellulari dell'individuo adulto. Negli animali, nei primi stadi di sviluppo, le cellule mantengono la totipotenza. Successivamente le cellule, sebbene non ancora differenziate diventano **determinate**.

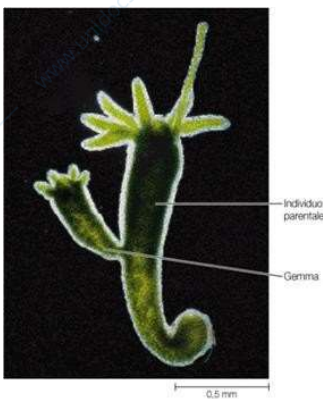
Le cellule determinate **si differenziano** poi nei vari tipi cellulari.

Il differenziamento è dovuto ad un'espressione genica differenziale.

Le **cellule staminali** sono le cellule primarie di ogni organismo pluricellulare. Quelle dei primi stadi **embrionali** danno luogo a tutti i tessuti. Quelle **adulte** rigenerano alcuni tessuti. Le cellule staminali possono essere distinte in:

- **totipotenti** capaci di dare origine a tutte le popolazioni cellulari dell'organismo (stadi precoci dello sviluppo embrionale)
- **pluripotenti**, in grado di dare origine a più popolazioni cellulari.
- **multipotenti**, in grado di dare origine a cellule di famiglie strettamente correlate.
- **unipotenti**, in grado di dare origine ad un unico tipo cellulare caratteristico all'interno di un tessuto.

CELLULE TOTIPOTENTI E REVERSIBILITA'



Nonostante la precoce differenziazione fra linea germinale e somatica, in alcuni metazoi che presentano anche riproduzione vegetativa permangono **cellule indifferenziate** (totipotenti) che possono differenziarsi in cellule somatiche e germinali, o esistono meccanismi di **reversibilità** dalla linea somatica a quella germinale.

Idra. Si trovano gruppi di cellule interstiziali **totipotenti** nella zona subtentacolare che danno origine sia a cellule somatiche nella riproduzione asessuata (gemmiparità) sia a gameti nella riproduzione sessuata.

RIPRODUZIONE SESSUATA o GAMICA

Se spermatogenesi e ovogenesi si compiono nello stesso individuo si parla di **ERMAFRODITISMO**, se si compiono in organismi diversi di **GONOCORISMO**.

I gameti maturano, generalmente in organi specializzati, le gonadi, costituiti da cellule somatiche. Negli organismi ermafroditi, possono esserci gonadi distinte o gonadi ermafrodite.

Generalmente la gametogenesi si ha in individui adulti; nel caso si verifichi già nelle forme larvali, si parla di **neotenia**.

CARATTERI SESSUALI

I sessi si differenziano per caratteri sessuali

- primari (ovari o testicoli)
- secondari (organi e strutture genitali, ghiandole accessorie, organi copulatori vie genitali ecc)
- terziari (o extragenitali) legati direttamente o indirettamente alla funzione riproduttiva o alla cura della prole (dimensioni, comportamento ecc).

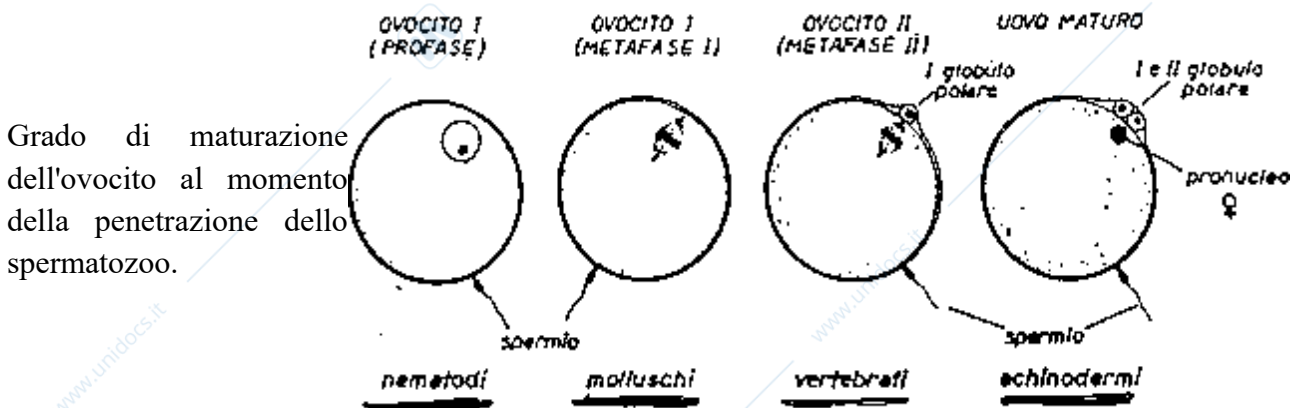
TEORIA DI PARKER, BAKER E SMITH (1972) SULL'EVOLUZIONE DELL'ANISOGAMIA



Presume un vantaggio dei gameti di grandi dimensioni con più deutoplasma, che formano zigoti con maggiori possibilità di sopravvivenza.

Se i gameti più grandi sono premiati dalla selezione, immediatamente saranno favoriti gameti piccoli che trovano un partner di grandi dimensioni, sfruttando le sue riserve nutritive, cioè parassitandolo.

CONTATTO TRA I GAMETI



Durante l'**oogenesi**, gli oociti primari vanno incontro ad un grande aumento dimensionale, che si verifica soprattutto durante la profase I (es. Nella rana il volume aumenta circa 27000 volte).

L'aumento dimensionale è dovuto, in gran parte alla **deutoplasmogenesi** o **vitellogenesi** (deposizione di sostanze di riserva)

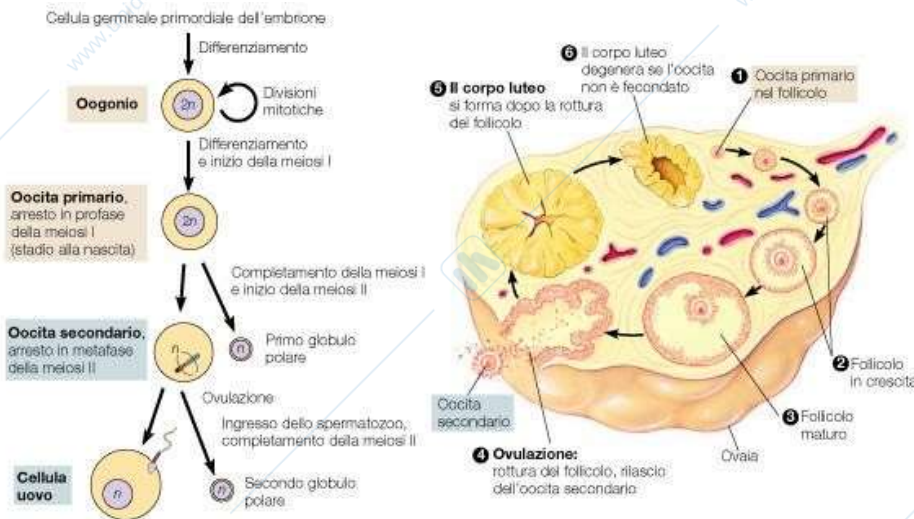
Deutoplasmogenesi solitaria:

- l'uovo sintetizza autonomamente le molecole che formeranno deutoplasma (o vitello o tuorlo); le uova mature avranno generalmente poco vitello (Asteroidea, Policheti,

Deutoplasmogenesi alimentare:

- D. nutritiva (cellule nutritive, linea germinale),
- D. follicolare (cellule follicolari, linea somatica).

OVOGENESI NEI MAMMIFERI



a) La produzione di cellule uovo prende avvio già nell'embrione femminile, con il differenziamento delle cellule germinali primordiali in, che a loro volta si trasformano in oociti primari. Già alla nascita, una donna ha un numero definito di oociti, ognuno dei quali è bloccato in profase della meiosi 1. A partire dalla pubertà un singolo oocita primario completa la meiosi ogni mese e

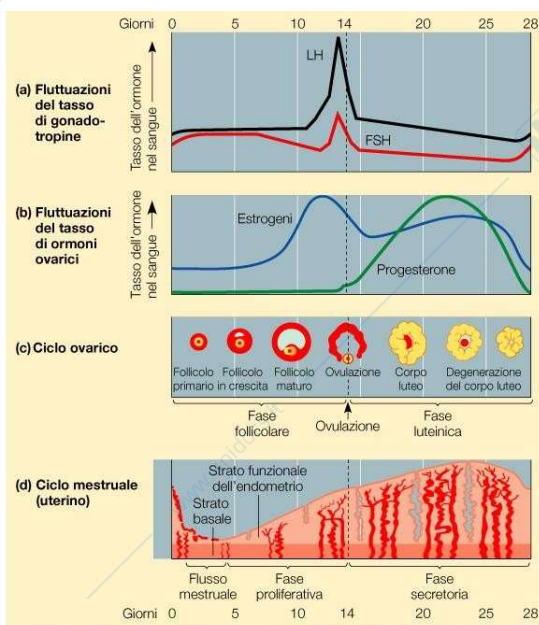
prosegue lo sviluppo fino a oocita secondario. Nel corso dell'oogenesi, la meiosi comporta processi di citodieresi ineguale che distribuiscono la quasi totalità dell'ooplasma a un'unica cellula uovo relativamente voluminosa. Gli altri prodotti della meiosi sono rappresentati da cellule di piccole dimensioni chiamate globuli polari (il primo globulo polare a sua volta può dividersi oppure no). L'oocita secondario completa la meiosi soltanto se viene fecondato. Dopo la meiosi 2, i nuclei aploidi dello spermatozoo e della cellula uovo matura si fondono.

b) Questa rappresentazione di un'ovaia sezionata illustra gli stadi di sviluppo di un follicolo ovarico nel corso dell'oogenesi. In risposta al picco dell'ormone FSH, numerosi follicoli cominciano a crescere, ma di regola soltanto uno arriva a maturazione. Nella figura sono rappresentati insieme, in una sorta di ciclo tutti i vari eventi caratteristici dell'organo (maturazione del follicolo, ovulazione, formazione del corpo luteo e degenerazione dello stesso). In realtà questi stadi non sono mai presenti contemporaneamente, poiché il ciclo ovarico non si realizza nello spazio ma nel tempo. Così, se un follicolo si trova in un certo punto dell'ovaia, esso subisce in quella stessa sede tutti i vari stadi di sviluppo.

CICLO MESTRUALE NELLA DONNA E REGOLAZIONE ORMONALE

ORMONI ADENOIPOFISARI

(glicoproteine)



ORMONI OVARICI

(steroidi)

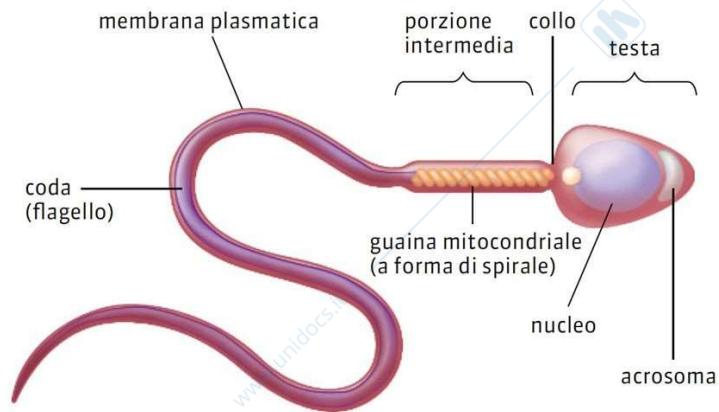
EVOLUZIONE FOLLICOLO

ENDOMETRIO

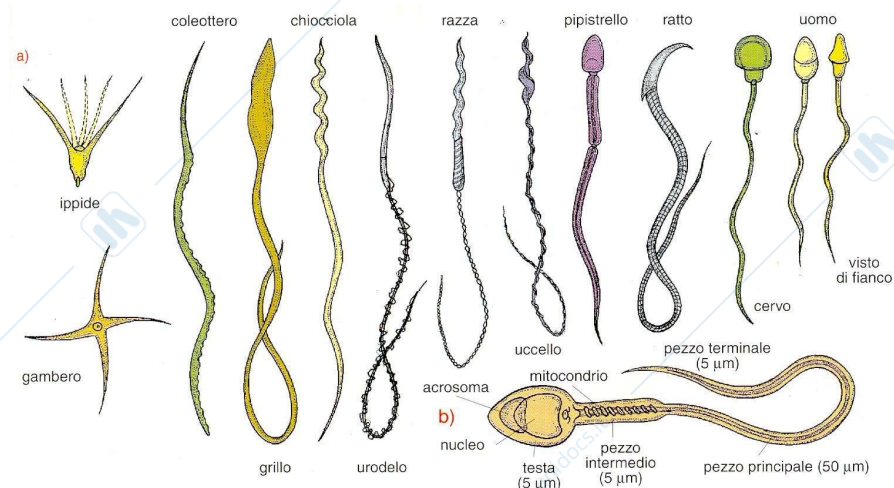
SPERMATOGENESI NEI MAMMIFERI

La spermatogenesi avviene nei **tubuli seminiferi**; nei tubuli troviamo grandi cellule somatiche chiamate Cellule del Sertoli, che servono come supporto durante la maturazione degli spermatozoi. Gli **spermatidi** che derivano dalla divisione degli spermatociti secondari subiscono un complesso processo di trasformazione in spermatozoi denominato **spermiogenesi** durante il quale si differenziano in strutture specifiche comprendenti il **flagello** e l'**acrosoma**. Quando gli spermatozoi sono completamente differenziati, abbandonano l'epitelio seminifero e si ritrovano nel lume dei tubuli seminiferi. Da qui essi sono spinti verso l'epididimo

STRUTTURA DI UNO SPERMATOOZOO UMANO



TIPOLOGIA DI SPERMATOOZOOI



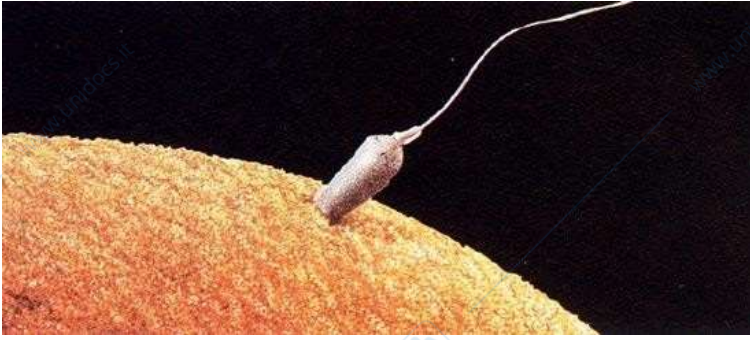
CHE FAVORISCONO L'INCONTRO FRA GAMETI

Fecondazione esterna

- vicinanza dei riproduttori
- coordinazione nell'emissione dei gameti
- interazione chimica specie-specifica tra i gameti
- ipergamesi maschile e femminile

Fecondazione interna

- fattori anatomici e fisiologici: organi copulatori, spermatofore
- corteggiamento
- interazione chimica tra i gameti
- ipergamesi maschile



FECONDAZIONE

Unione dello spermio e dell'uovo a dare lo Zigote, essa culmina nella cariogamia.

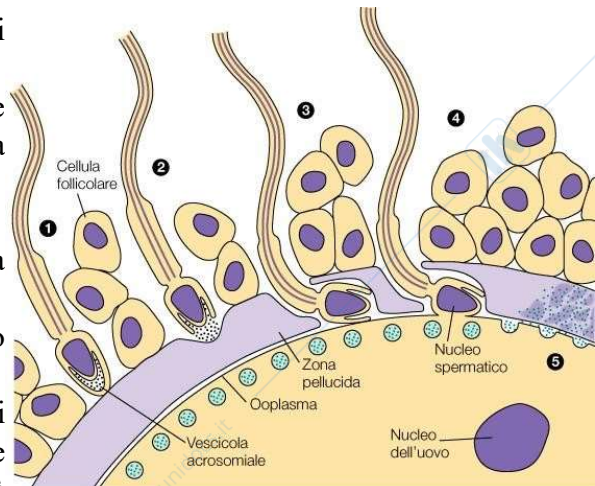
MEMBRANE E RIVESTIMENTI DELL'UOVO:

- **membrana plasmatica;**
- **membrane primarie:** prodotte dall'ocita o dalle cellule follicolari (per esempio zona pellucida nei mammiferi, corion dei pesci e degli insetti);
- **membrane secondarie:** prodotte dalle cellule delle vie genitali durante il passaggio dell'uovo (per esempio involucri gelatinosi negli anfibi, albume, guscio calcareo negli uccelli).

FECONDAZIONE NEI MAMMIFERI

Gli spermatozoi vengono "capacitati" da secrezioni presenti nell'apparato genitale femminile

- 1) lo spermatozoo si muove attraverso le cellule follicolari che circondano l'uovo e si lega a recettori posti sulla zona pellucida;
- 2) la reazione acrosomiale rilascia enzimi idrolitici;
- 3) lo spermatozoo raggiunge la membrana plasmatica dell'uovo;
- 4) le due membrane si fondono e il contenuto dello spermatozoo entra nella cellula uovo;
- 5) reazione corticale: gli enzimi liberati dai granuli corticali induriscono la zona pellucida che agisce come blocco per la polispermia. La reazione è associata a rilascio di ioni Ca^{2+} da parte di depositi intracellulari. L'alta concentrazione di ioni Ca^{2+} porta i granuli corticali a fondersi con la membrana plasmatica e successivamente alla formazione della membrana di fecondazione;
- 6) l'ocita secondario termina la seconda divisione meiotica e si fondono i pronuclei maschile e femminile.



PARTENOGENESI

La partenogenesi è un modo di riproduzione di alcune piante e animali in cui lo sviluppo dell'uovo avviene senza che questo sia stato fecondato.

La partenogenesi meiotica si ha quando avviene la meiosi ed il corredo diploide è acquisito secondariamente, mentre quella ameiotica quando la meiosi è abolita.

In base al sesso dei figli:

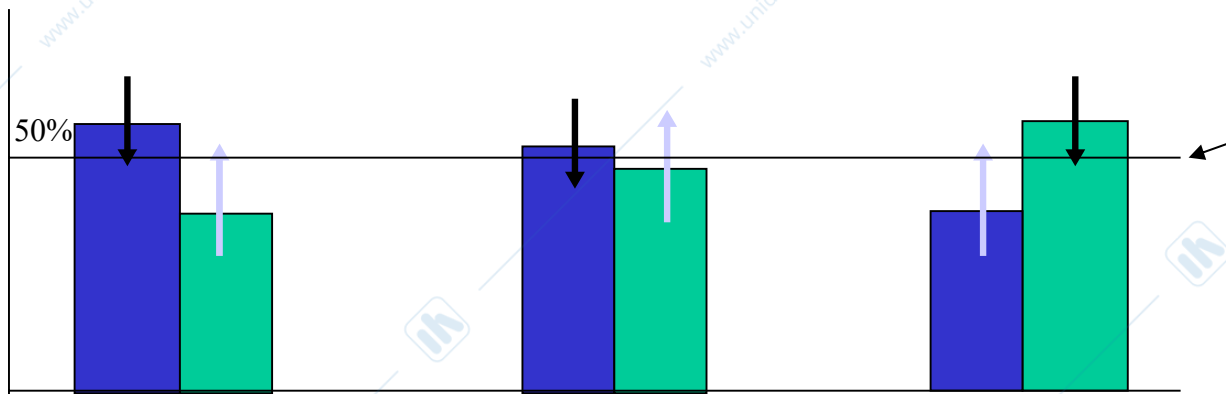
- telitoca (solo femmine)
- arrenotoca (solo maschi)
- deuterotoca (maschi e femmine)

In base alla comparsa nel ciclo vitale:

- Facoltativa, quando le uova possono essere fecondate o svilupparsi per partenogenesi (Imenotteri)
- Obbligatoria, quando le uova si sviluppano solo per partenogenesi
 - costante (Rotiferi Bdelloidei)
 - ciclica (Rotiferi Monogonti, Crostacei, Afidi)

DETERMINAZIONE DEL SESSO

Se uno stesso individuo compie spermatogenesi e ovogenesi si dice che è **MONOICO** o **ERMAFRODITA**, se individui diversi compiono spermatogenesi e ovogenesi si dice che sono **DIOICI** o **GONOCORICI**.

TEORIA DI FISHER SULLA COSTANZA DELLA SEX RATIO

In condizioni di rapporto di sessi sbilanciato, gli individui del sesso meno abbondante hanno in generale una maggior probabilità di riprodursi e, dunque, un vantaggio in termini evolutivi. La selezione naturale favorisce quegli individui che sono geneticamente predisposti a generare prole secondo un rapporto sessi distorto a favore del sesso meno abbondante. Nel susseguirsi delle generazioni, gli individui del sesso più raro diventano sempre più numerosi, perdendo di fatto il proprio vantaggio evolutivo ed eventualmente divenendo svantaggiati. La soluzione di questo processo iterativo è un rapporto sessi equilibrato (Fisher 1930).

ANISOGAMIA E COMPARSA DI ORGANISMI A SESSO SEPARATO

L'anisogamia non porta necessariamente alla comparsa di due sessi distinti.

Il 94% delle piante è monoica.

Negli animali le specie ermafrodite sono circa il 5%. Queste sono concentrate in pochi gruppi animali: (gasteropodi, coralli, trematodi, cirripedi, oligocheti e echinodermi).

L'ermafroditismo (o monoecia) è vantaggioso in specie a bassa mobilità.

La separazione fra sessi è comparsa più volte nel corso dell'evoluzione ed è ampiamente diffusa fra i metazoi (fra i protisti troviamo specie a sessi separati fra le diatomee e le vorticelle (ciliati)).

Due ipotesi sono state suggerite per spiegare la comparsa dei due sessi:

- Le funzioni femminili e quelle maschili entrano in competizioni all'interno dello stesso individuo ed è quindi più vantaggioso investire in un unico tipo di gamete.
- L'autofecondazione, anche se accidentale riduce la fitness degli organismi ermafroditi.

CARATTERI SESSUALI

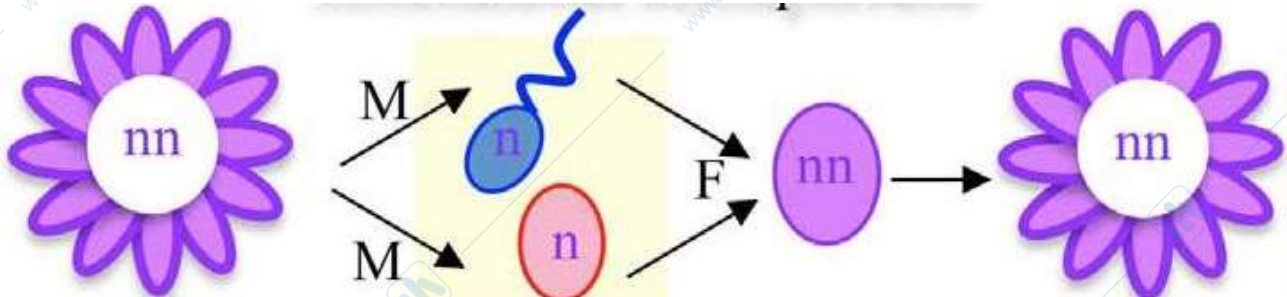
I sessi si differenziano per caratteri sessuali:

- **primari** (ovari o testicoli)
- **secondari** (organi e strutture genitali, ghiandole accessorie, organi copulatori vie genitali ecc)
- **terziari** (o extragenitali) legati direttamente o indirettamente alla funzione riproduttiva o alla cura della prole (dimensioni, comportamento ecc).

ERMAFRODITISMO

- E. simultaneo
- E. sequenziale:
 - Proterandro
 - Proterogino
 - Sequenziale alternato

ERMAFRODITISMO SIMULTANEO



Nella maggior parte degli organismi ermafroditi simultanei, i gameti dei due sessi vengono prodotti in momenti diversi.

ERMAFRODITISMO SEQUENZIALE

Ermafroditismo proterandro: gli individui sono prima maschi e poi femmine (es. Pesci pagliaccio, genere Amphiprion);

Ermafroditismo proterogino: gli individui sono prima femmine e poi maschi (es in certe cernie).



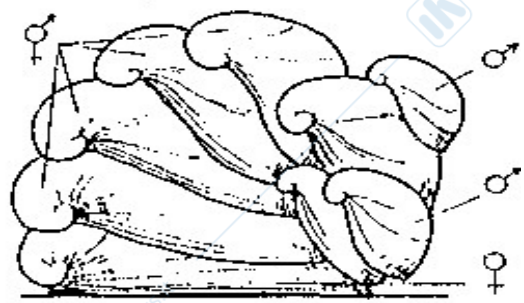
In alcune specie, come *Crepidula fornicata* (molluschi gasteropodi, slipper shells) si trovano individui femminili, maschili ed ermafroditi.



(i)



(ii)



(iii)

VANTAGGI E SVANTAGGI DELL'ERMAFRODITISMO

In generale gli ermafroditi devono sopportare dei costi energetici più alti dei gonocorici per la costituzione degli apparati riproduttori.

L'ermafroditismo simultaneo potrebbe essere più vantaggioso in situazioni di bassa densità di popolazioni in quanto aumenterebbe la possibilità che i rari incontri tra individui della stessa specie siano fecondi oppure sfrutterebbe l'autofecondazione.

L'ermafroditismo sequenziale è invece adottato quando una delle funzioni sessuali (maschile o femminile) ha un vantaggio correlato alle dimensioni (es. le femmine sono gli individui più vecchi perchè in certi casi le maggiori dimensioni favoriscono una più efficiente produzione di uova o diembrioni).

MECCANISMI DI DETERMINAZIONE DEL SESSO

Ci sono meccanismi diversi alla base della determinazione del sesso. I principali sono:

- **Determinazione modificatoria o ambientale** (Environmental Sex Determination ESD): Il sesso di un individuo dipende dalle condizioni ambientali a cui è sottoposto durante lo sviluppo o da adulto;
- **Determinazione genetica** (Genetic Sex Determination GSD): in molti animali, maschi e femmine hanno complementi genetici o cromosomici o diversi;
- **Determinazione materna**: il sesso della prole viene determinato dalla madre con la produzione di uova di tipo diverso (Imenotteri, Policheti).

DETERMINAZIONE AMBIENTALE DEL SESSO

Diversi fattori ambientali e/o sociali possono determinare (in modo reversibile o irreversibile) il sesso di un individuo.

I fattori più comuni sono:

temperatura, fotoperiodo, densità di popolazione (specialmente fra specie parassite), presenza di cospecifici di un certo sesso.

EFFETTO DELLA TEMPERATURA NELLA DETERMINAZIONE DEL SESSO NEI RETTILI

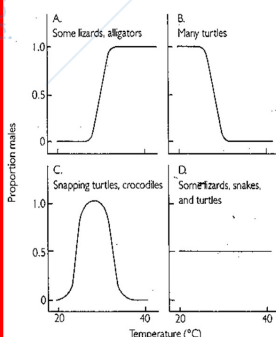


Figure 11-15

The effect of incubation temperature of eggs on the sex ratio of hatchlings in reptiles. The proportion of males is plotted as a function of incubation temperature (in Centigrade). (a) In some lizards and alligators low temperatures give females, high temperatures males. (b) In many turtles the reverse pattern is found. (c) In snapping turtles and crocodiles females are produced at low and high temperatures, males at intermediate ones. (d) Finally, in some lizards, snakes and turtles incubation temperature has no effect on the sex ratio. (From Bull 1983)

EFFETTO DEL FOTOPERIODO DETERMINAZIONE DEL SESSO IN GAMMARUS DEUBENI

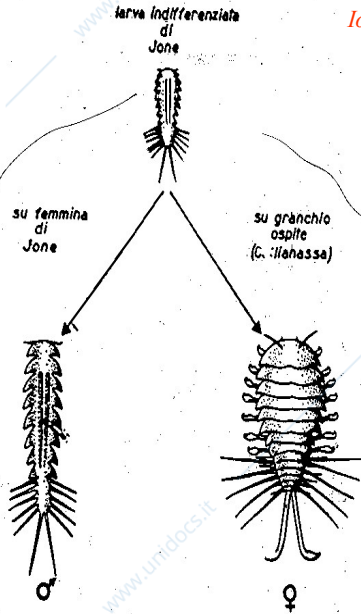
I maschi nascono in primavera, le femmine in autunno



CONDIZIONI SOCIALI E DETERMINAZIONE DEL SESSO

Ione thoracica
Crostacei Isopodi

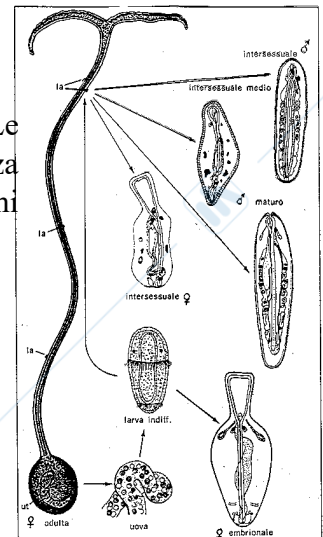
La prima larva che si attacca alle branchie dell'ospite (il crostaceo decapode *Callinassa subterranea*) diventa femmina, le successive diventano maschi. Queste possono trasformarsi in femmine se poste a contatto diretto con le larve di un nuovo ospite.



CONDIZIONI SOCIALI E DETERMINAZIONE DEL SESSO



Bonellia viridis (Anellidi policheti). Le femmine rilasciano una sostanza masculinizzante i maschi sono piccolissimi e vivono nelle vie genitali femminili.



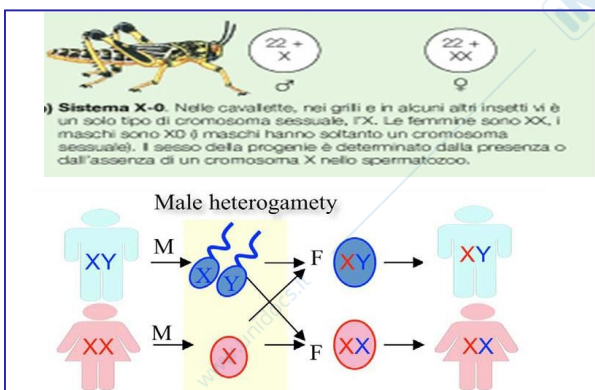
DETERMINAZIONE GENETICA DEL SESSO

Alcuni cromosomi (eterocromosomi o cromosomi sessuali) possono essere diversi nei due sessi .

Digametia maschile

$2A+X+0$ *Tetraneura ulmi* (afide dell'olmo),

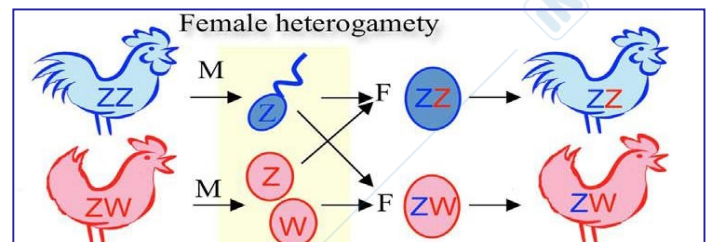
$2A+X+Y$ *Drosophila*, uomo



Digametia femminile

$2A+W+0$ Microlepidotteri

$2A+W+Z$ Uccelli, Lepidotteri



MODELLO DROSOPHILA, MECCANISMO DOSAGGIO DIPENDENTE

I fattori femminilizzanti si trovano sui cromosomi X mentre quelli mascolinizzanti sono presenti soprattutto sugli autosomi. Il sesso è quindi determinato dal rapporto numerico fra autosomi e cromosomi sessuali.

Individui con cromosoma Y ma più di un cromosoma X sono femmine.

La presenza di un solo cromosoma X in assenza di Y determina un fenotipo maschile, ma sterile.

Serie di autosomi e numero di eterocromosomi	Sesso	Rapporto X : A
2 A + 3 X	Metafemmina	3 : 2 = 1,5
4 A + 4 X		4 : 4 = 1
3 A + 3 X		3 : 3 = 1
3 A + 3 X 1 Y ←	Femmine	3 : 3 = 1
2 A + 2 X		2 : 2 = 1
2 A + 2 X 1 Y ←		2 : 2 = 1
2 A + 2 X 2 Y ←		2 : 2 = 1
1 A + 1 X	Interessi	1 : 1 = 1
3 A + 2 X 1 Y		2 : 3 = 0,67
3 A + 2 X	Maschi	2 : 3 = 0,67
3 A (-IV) + 2 X		
2 A + 1 X 1 Y	Metamaschio	1 : 2 = 0,5
2 A + 1 X 2 Y		1 : 2 = 0,5
2 A + 1 X ←		1 : 2 = 0,5
3 A + 1 X		1 : 3 = 0,33



Fig. 38. - Determinazione genotipica del sesso. Meccanismo secondo il modello *Drosophila*. Il fenotipo sesso dipende dal rapporto X/A, fra il numero degli eterocromosomi X e il numero delle serie di autosomi. (Da Hartmann, Bridges).