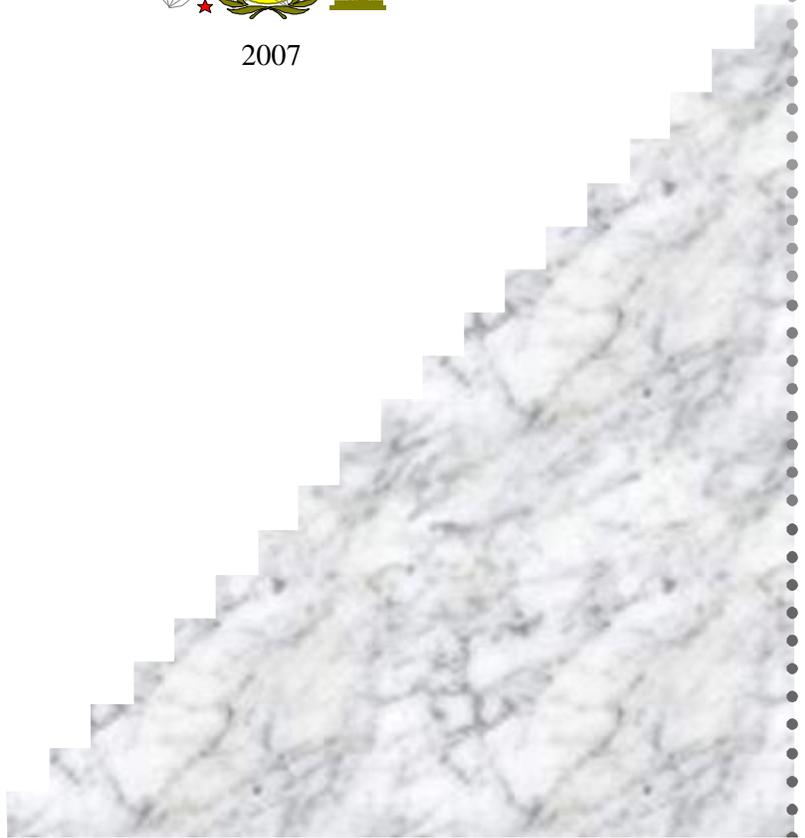


Biologia 1



2007



LA DIVISIONE CELLULARE

La divisione cellulare è il processo mediante il quale una cellula si divide in due cellule figlie (...morte senza cadavere). In un uomo adulto avvengono circa 25 milioni di divisioni cellulari al secondo.

Negli organismi pluricellulari esistono due tipi di divisione: la meiosi e la mitosi. La prima modalità (**meiosi**) consente all'organismo di riprodursi; le cellule coinvolte si chiamano *cellule germinative* e danno origine a cellule figlie con un corredo cromosomico di tipo *aploide*, cioè con un numero di cromosomi pari alla metà di quello della cellula madre.

La seconda modalità (**mitosi**), invece, consente all'organismo di accrescersi nonché di sostituire le cellule danneggiate con cellule nuove; le cellule coinvolte si chiamano *cellule somatiche* e danno origine a cellule figlie con un corredo cromosomico di tipo *diploide*, cioè con un numero di cromosomi uguale a quello della cellula madre.

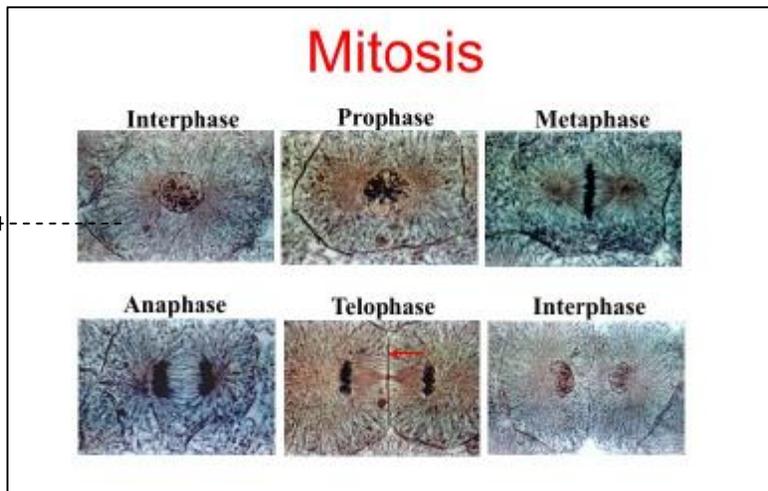
Negli organismi unicellulari (protozoi ed alghe) la mitosi rappresenta il mezzo di riproduzione dell'organismo (la meiosi interviene solo nei casi di riproduzione sessuata).

Nei batteri la divisione cellulare è un processo semplice, non è una vera mitosi perché mancano tutti quei fenomeni complessi che caratterizzano la mitosi degli organismi superiori (apparato mitotico, spiralizzazione della cromatina, etc); esso viene comunemente chiamato *scissione binaria*.

In realtà, la meiosi e la mitosi sono processi di divisione del nucleo e non di tutta la cellula. Quest'ultima comprende, oltre alla mitosi e meiosi, anche la *citodieresi*, ossia la divisione del citoplasma.

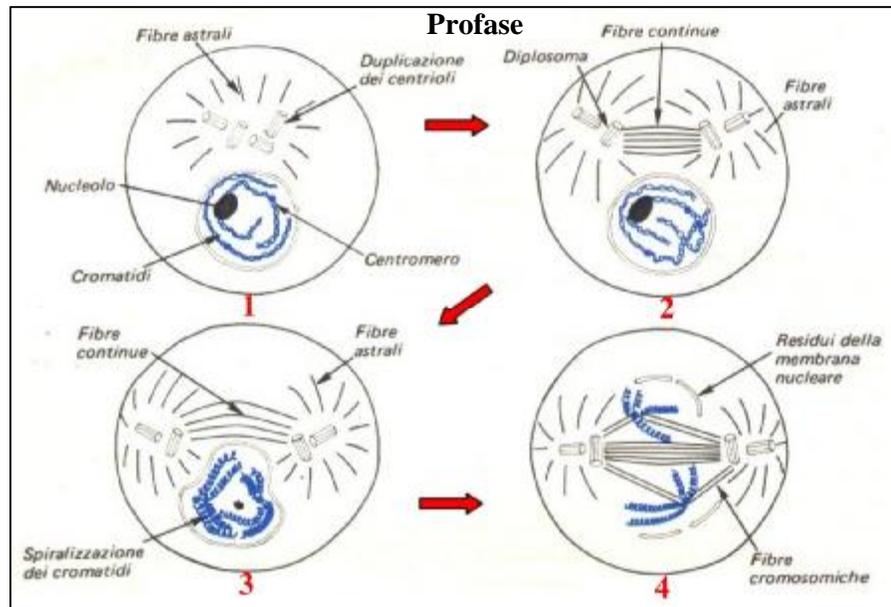
La mitosi. La mitosi può essere suddivisa in 5 fasi: interfase, profase, metafase, anafase, telofase.

L'**interfase** è detto (impropriamente) periodo di riposo. Rappresenta il periodo in cui la cellula si prepara alla mitosi. Negli organismi superiori (per es. l'uomo) le cellule possono rimanere in interfase per tutta la vita dell'organismo o per tempi lunghissimi (popolazioni statiche), oppure possono entrare in mitosi ad intervalli più o meno

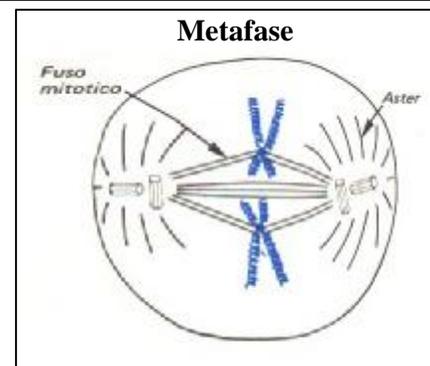


regolari e dividersi in due cellule figlie (popolazioni che si rinnovano). Nel primo caso il periodo di interfase è denominato stadio G_0 o interfase quiescente (vero stadio di riposo mitotico). Nel secondo caso (cellule attivamente proliferanti), invece, l'interfase rappresenta lo stadio di preparazione alla mitosi vera e propria; durante questo stadio la cellula deve provvedere alla duplicazione di tutte le strutture cellulari (mitocondri, centrioli, ribosomi, DNA, etc) che saranno distribuite nelle cellule figlie. Essa rappresenta, quindi, la fase di più intensa attività della cellula (negli altri stadi deve avvenire solo la distribuzione nelle due cellule figlie). L'interfase si divide in tre sotto-fasi: G_1 , S e G_2 . Durante la *fase G_1* vengono prodotti le DNA-polimerasi e tutti gli enzimi necessari alla sintesi del DNA. Nella *fase S* viene sintetizzato il nuovo DNA. Nella *fase G_2* vengono prodotte le proteine e gli enzimi che servono per spiralizzare il DNA e per formare il fuso mitotico. In conseguenza della produzione di tutti gli enzimi e le proteine che servono, la cellula aumenta di volume. La durata dell'interfase (nelle cellule che si rinnovano) è di 12-30 ore.

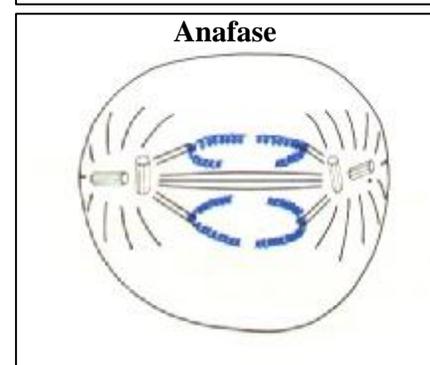
La profase. Durante questa fase la cromatina addensata (eterocromatina) e quella dispersa (eucromatina) si spiralizzano e si formano i cromosomi. Man mano che la profase procede, i cromosomi si spostano alla periferia del nucleo (verso la membrana nucleare), lasciando vuota la parte centrale del nucleo. Durante la profase avviene l'organizzazione



dell'apparato mitotico. Attorno a ciascuna coppia di centrioli (che si sono duplicati durante l'interfase) si forma l'aster o *astrosfera* (un insieme di microtubuli che si irradiano a stella). I centrioli migrano gradualmente verso i poli opposti della cellula e i microtubuli del fuso si allungano. Verso la fine della profase, la membrana nucleare e i nucleoli scompaiono. La membrana nucleare si frammenta in vescicole che si vanno ad unire al reticolo endoplasmatico; i nucleoli scompaiono perché si arresta la sintesi dell'RNA ribosomiale.



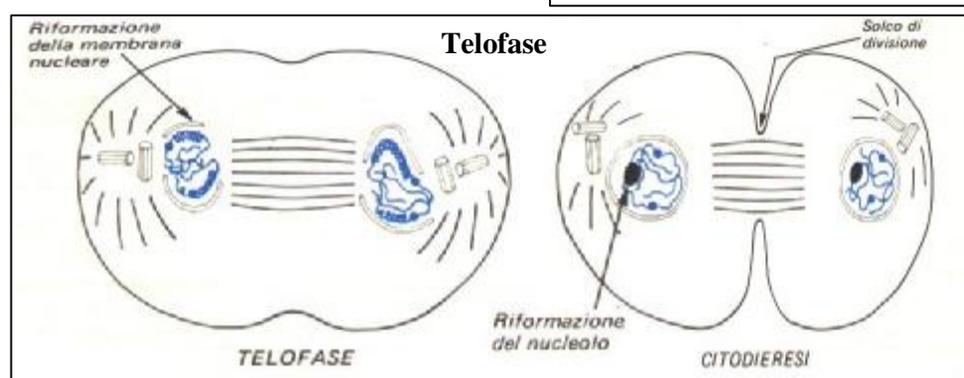
La metafase. Inizia quando i cromosomi si separano nei due cromatidi e si dispongono sul piano equatoriale della cellula. Ciascun cromatide è ancorato (mediante il centromero) ai microtubuli del fuso (a loro volta ancorati ai centrioli). La metafase finisce quando il centromero (che teneva uniti i due cromatidi) si divide.



L'anafase. I due cromatidi fratelli di ogni cromosoma, non più tenuti insieme dal centromero, si separano e migrano verso i poli.

La telofase. E' caratterizzata dalla ricostruzione dei nuclei figli ed è accompagnata da una serie di processi che procedono in senso inverso a quelli della profase: i cromosomi si

despiralizzano e formano l'eucromatina del nucleo interfase, si riforma la membrana nucleare, ricompaiono i nucleoli. La telofase si conclude con la



citodieresi. La cellula si divide al centro formando due cellule figlie identiche alla cellula madre ma più piccole. Questo avviene grazie ad un anello di actina creatosi al centro della cellula madre che

contraendosi stringe la cellula al centro; a questo punto proteine specializzate operano la fusione e la separazione della membrana in punti specifici e le due cellule si separano completamente. In alcune cellule la telofase non è seguita dalla citodieresi e all'interno di una stessa cellula si accumulano da due ad alcune decine di corredi cromosomici. Questo tipo di cellule si chiamano *plasmodi* e l'esempio tipico è il *P. malariae*; anche cellule umane vanno incontro a questo processo fisiologicamente (ad es. i megacariociti) o patologicamente (ad es. le cellule tumorali).

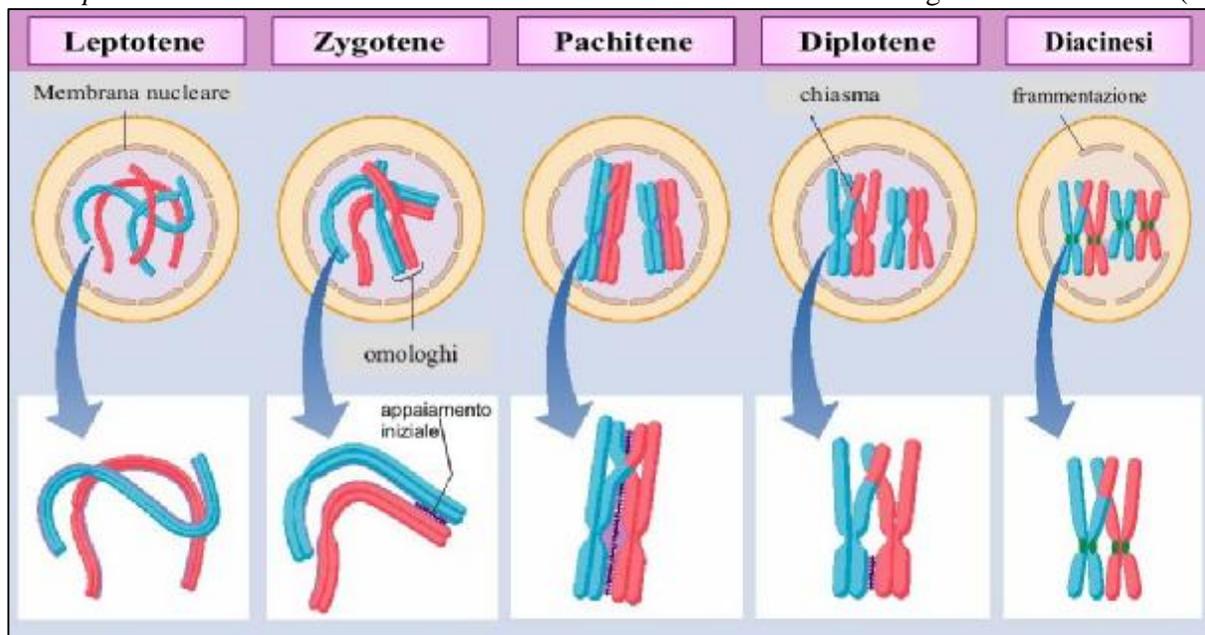
La meiosi. E' un processo di divisione che riguarda solo le cellule germinali degli animali e le piante a riproduzione sessuata. La caratteristica principale della meiosi è la sequenza di 2 divisioni cellulari precedute da 1 sola duplicazione del DNA.

La prima divisione si suddivide in 5 fasi: interfase, profase, metafase, anafase, telofase.

L'interfase. Durante questo stadio la cellula provvede alla duplicazione di tutte le strutture cellulari (DNA, mitocondri, centrioli, ribosomi, etc) che saranno distribuite nelle cellule figlie. La durata dell'interfase è di 20-30 ore.

La profase. Questa fase (la più lunga della meiosi) si articola in 5 stadi.

- **Leptotene:** in cui i cromosomi si rendono evidenti sotto forma di lunghi filamenti sottili (in



numero diploide, perché il DNA era stato duplicato nella precedente interfase).

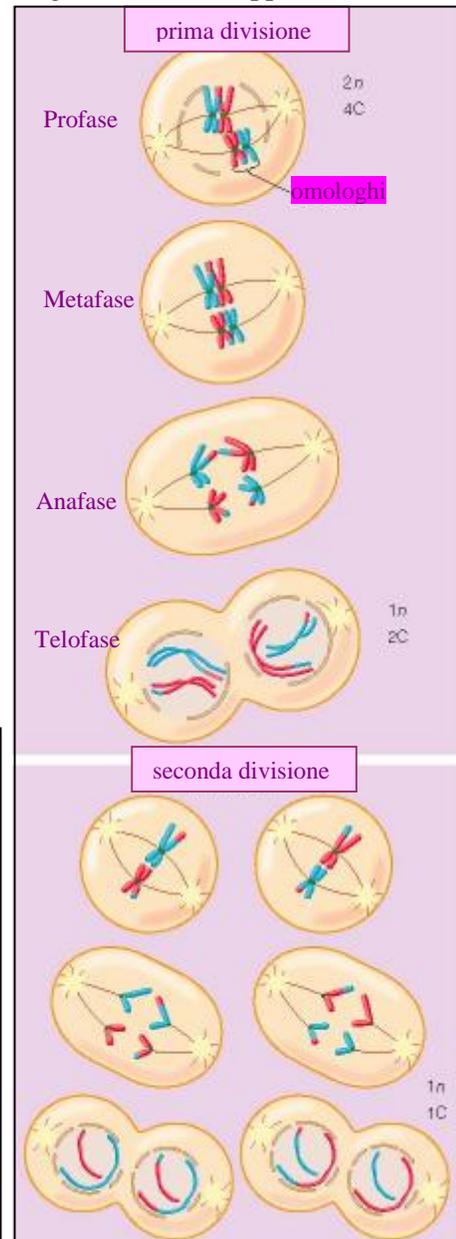
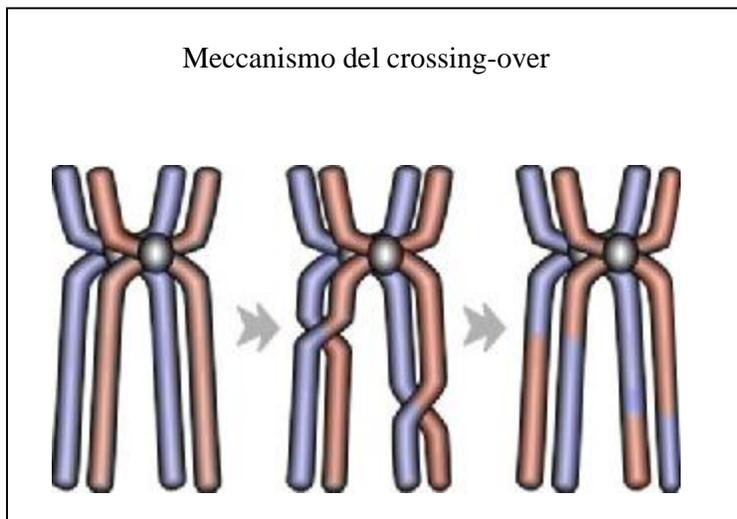
- **Zigotene:** i cromosomi si accorciano, si ispessiscono e i due “omologhi” (cioè le due coppie uguali, es. coppia 1 o coppia 2 o ...coppia 22) si appaiano longitudinalmente (punto per punto). Fanno eccezione i cromosomi X e Y negli spermatozoi che, non essendo omologhi, si uniscono in maniera terminale (X>-).
- **Pachitene:** i cromosomi continuano ad accorciarsi ed ispessirsi e diventano evidenti sotto forma di “coppie di omologhi”, dove ogni coppia è formata da 4 cromatidi, due per ciascuno dei due omologhi. Durante questo stadio si verifica il “crossing-over”, ossia l’interscambio tra due cromosomi omologhi di ciascuna coppia. L’interscambio comporta traslocazione di pezzettini di DNA (e quindi di geni !) da un cromosoma ad un altro.
- **Diplotene:** i cromosomi omologhi cominciano a separarsi, ma la separazione non è completa in quanto i cromosomi restano uniti nei punti in cui è avvenuto il crossing-over (*chiasmi*).
- **Diacinesi:** i cromosomi si separano completamente; scompare la membrana nucleare e si forma il fuso mitotico.

La metafase. Durante questa fase le coppie di cromosomi omologhi (ciascuno doppio) si allineano sul piano equatoriale, rivolgendosi coi centromeri verso i poli della cellula (dove sono i centrioli).

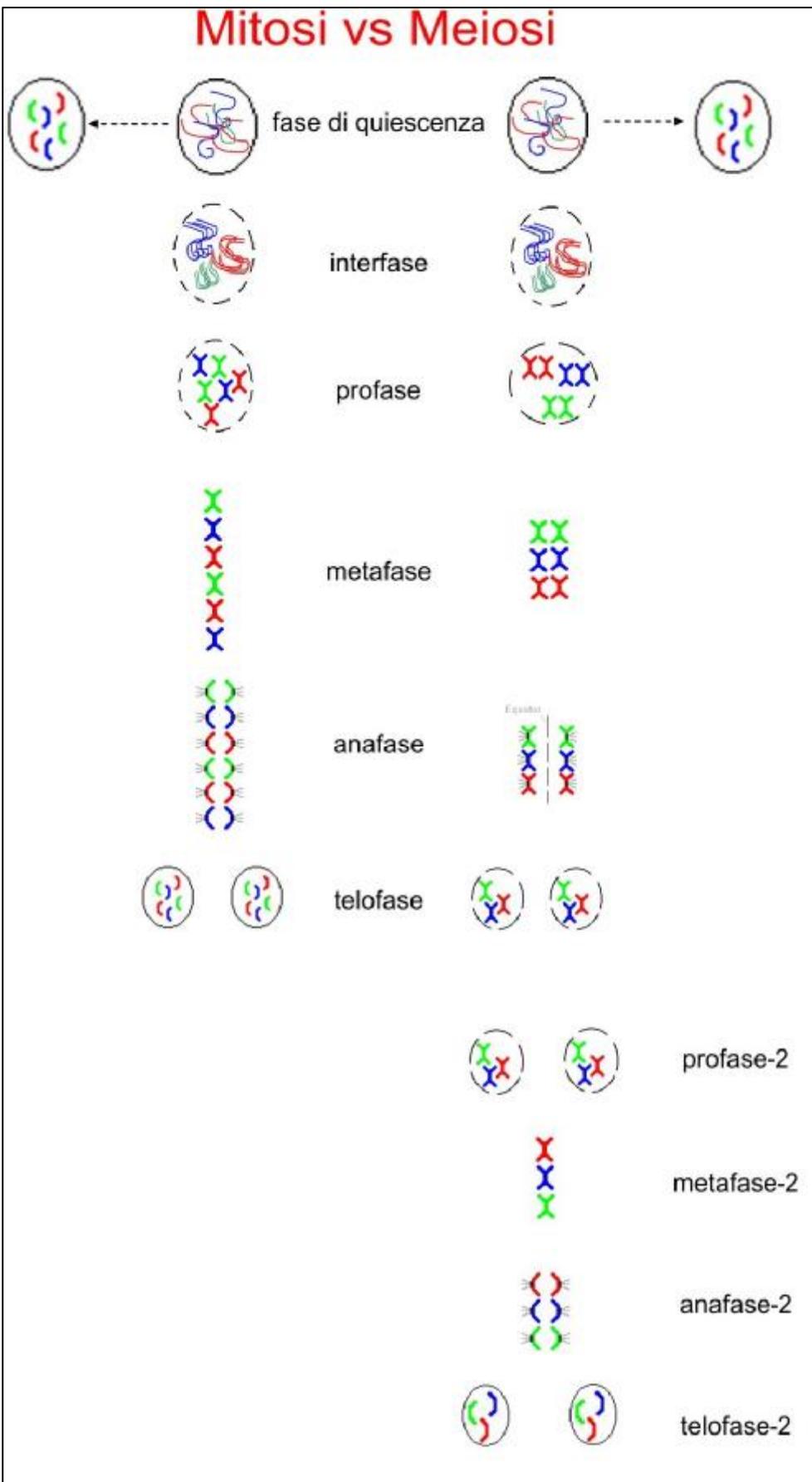
L'anafase. Gli omologhi di ciascuna coppia si allontanano e migrano verso i poli opposti della cellula. Si ricordi che ogni omologo è composto da due cromatidi attaccati ad un unico centromero e che uno dei due cromatidi di ogni omologo è diverso da quello originario di partenza (a causa del crossing-over che c'è stato).

La telofase. E' sovrapponibile a quella della mitosi ... ricostruzione della membrana nucleare, despiralizzazione dei cromosomi, ricomparsa dei nucleoli, etc. La telofase si conclude con la citodieresi (divisione del citoplasma). In questo caso, però, diversamente dalla mitosi, le due cellule figlie non hanno una copia identica del corredo cromosomico materno.

La seconda divisione. Si articola anch'essa nelle classiche 5 fasi (interfase, profase, metafase, anafase, telofase), con l'unica differenza che non si ha duplicazione del DNA nell'interfase.



Mitosi vs Meiosi



IL CICLOCELLULARE

Il ciclo cellulare è la serie di eventi che avvengono, in una cellula eucariote, tra una divisione cellulare e quella successiva. Esso comprende due fasi essenziali: l'interfase e la fase di divisione cellulare (o fase M o fase della mitosi).

L'interfase, a sua volta, comprende tre sotto-fasi: G_1 , S e G_2 (descritte sopra). Quando la fase G_1 si protrae a lungo viene definita G_0 , cioè fase di riposo (quiescenza) o di attesa.

La fase M è a sua volta composta da due processi: la *mitosi*, durante la quale i cromosomi della cellula sono divisi tra le due cellule figlie e la *citodieresi*, che comporta la divisione fisica del citoplasma della cellula. In alcuni casi, dopo la fase M la cellula può andare incontro ad una morte programmata (*apoptosi*), regolata dai geni.

La durata del ciclo cellulare è molto variabile (da 30 minuti ad alcuni mesi). La fase più variabile del ciclo cellulare è la G_1 .

Popolazioni cellulari. In base alla loro capacità di crescere e dividersi, le cellule possono essere distinte in:

1) cellule che hanno perso definitivamente la capacità di dividersi. Sono dette anche *popolazioni cellulari statiche*. Si tratta di cellule altamente differenziate, che hanno perso definitivamente la capacità di replicarsi. Appartengono a questa categoria le cellule nervose.

2) cellule che hanno perso temporaneamente la capacità di dividersi. Sono dette anche *popolazioni cellulari in espansione*. Si tratta di cellule che proliferano durante la fase di accrescimento corporeo ma cessano di farlo al termine di questo; nel caso, però, di eventi che portano a distruzione cellulare, queste cellule possono rigenerare. Appartengono a questa categoria le cellule del fegato, quelle dell'osso, delle ghiandole, etc).

3) cellule che continuano a dividersi. Sono dette anche *popolazioni cellulari in movimento*. Sono cellule dotate di intensa attività proliferativa, allo scopo non di espandere il tessuto di appartenenza (come le cellule tumorali) ma di sostituire gli elementi che di esso vengono distrutti. Appartengono a questa categoria le cellule dell'intestino, della pelle, dei testicoli, le cellule staminali, etc).

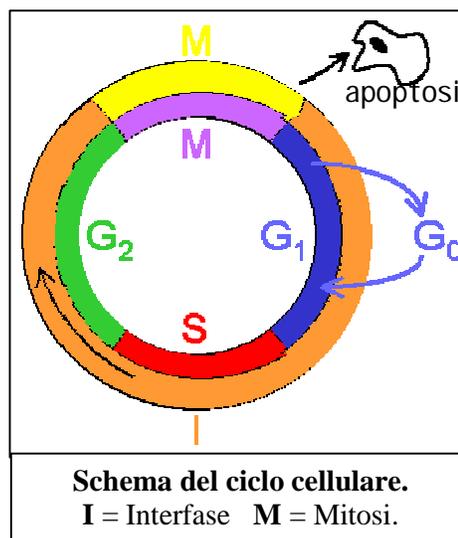
Regolazione del ciclo cellulare. La divisione cellulare è un fenomeno controllato che si verifica secondo le esigenze generali dell'organismo (altrimenti si verifica ciò che accade nei tumori). Diversi fattori regolano questo processo. In particolare:

Fattori di crescita. Essi (circa 50) regolano la sintesi proteica e di conseguenza l'accrescimento della cellula. La maggior parte è in grado di indurre la proliferazione (replicazione) delle cellule. In particolare essi inducono le cellule a passare dalla fase G_0 a quella G_1 .

Le CDK (chinasi ciclina-dipendenti o cyclin-dependent kinases). Si tratta di una famiglia di proteine, chiamate *chinasi*, che hanno la capacità di far passare una cellula da G_1 ad S o da G_2 ad M. L'attività delle CDK è regolata dalle *ciclina* (proteine che hanno la capacità di attivare le chinasi) e dalle *CDK-I* (inibitori delle CDK o CDK inhibitors), proteine in grado di legarsi al complesso chinasi-ciclina e di renderlo inattivo. Le CDK-I sono attivate dal danno del DNA.

La p53. E' una proteina che è in grado di bloccare il ciclo cellulare nel caso di un danno al DNA e, se il danno è serio, questa proteina può anche causare apoptosi (morte cellulare). I livelli di p53 aumentano nelle cellule danneggiate; ciò permette alla cellula di avere il tempo necessario per effettuare la riparazione del DNA (bloccando il ciclo cellulare). Una mutazione del p53 è la causa più frequente dell'evolversi del cancro. Un caso estremo è la sindrome di Li Fraumeni, dove un difetto genetico nel p53 porta ad un'alta frequenza di cancro negli individui affetti.

La p27. E' una proteina che si lega a ciclina e CdK bloccando l'ingresso della cellula nella fase S.



LA GAMETOGENESI

La gametogenesi è il processo che conduce alla formazione dei gameti (o cellule germinali). Nell'uomo essa comprende la *spermatogenesi* (formazione delle cellule germinali maschili o spermatozoi) e *ovogenesi* (formazione delle cellule germinali femminili od ovociti).

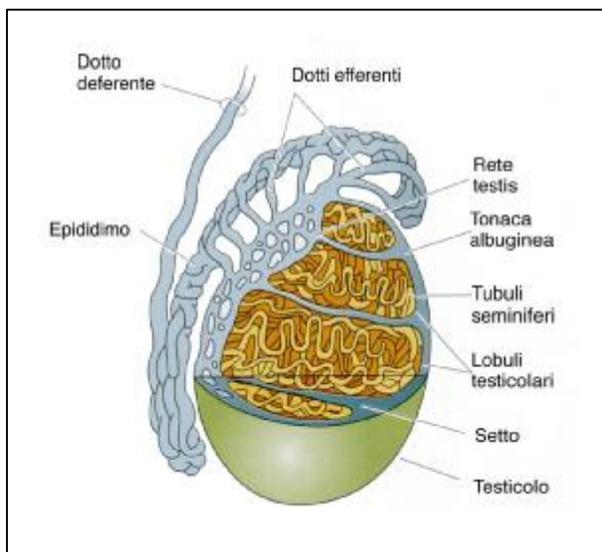
SPERMATOGENESI

Anatomia dell'apparato genitale maschile. Esso è composto dagli *organi sessuali primari* (le gonadi maschili o testicoli) e dagli *organi sessuali secondari* (le vie spermatiche, un gruppo di ghiandole ed il pene).

IL TESTICOLO (o didimo) è un organo pari, di forma ellissoidale, lungo 4-5 cm nell'adulto. I due testicoli sono contenuti nella *borsa scrotale*, tra loro separati dal setto scrotale.

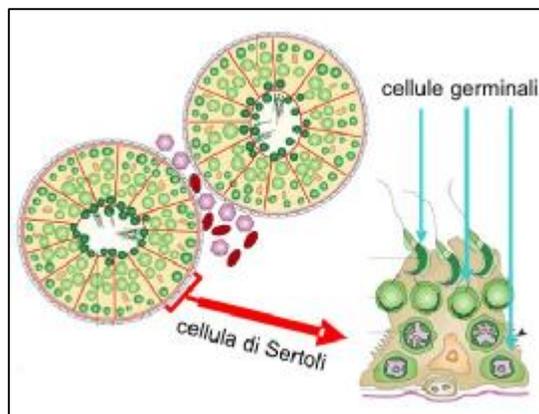
Il testicolo è costituito da 3 elementi: una capsula fibrosa, un parenchima (fatto da tubuli) ed uno stroma (che circonda i tubuli).

- **La capsula fibrosa** (o tonaca albuginea) forma una sorta di guscio che racchiude il testicolo. Dalla faccia interna di questa si distaccano numerosi setti diretti verso il margine posteriore del testicolo e convergenti in una zona detta *mediastino*; questi *setti* suddividono il testicolo in circa 250 compartimenti di forma piramidale, detti *lobuli*.
- **Il parenchima** riempie i lobuli. Esso è costituito da uno a quattro *tubuli seminiferi* attorcigliati e confluenti nel mediastino. L'incrocio dei numerosi tubuli forma una rete tubulare detta *rete testis*. Dalla rete testis prendono origine le vie spermatiche.
- **Lo stroma**, costituito da tessuto connettivo lasso, occupa lo spazio tra i tubuli seminiferi. Nello stroma sono contenute le *cellule di Leydig*, che producono l'ormone sessuale maschile o *testosterone*. Questo ormone è responsabile della formazione e funzione dei tubuli seminiferi degli organi sessuali secondari, nonché dello sviluppo dei caratteri sessuali (quali la barba, i peli, il timbro della voce, lo sviluppo della muscolatura, etc).



La spermatogenesi avviene all'interno dei tubuli seminiferi e dura circa 80 giorni. Questi sono formati da due tipi di cellule, le cellule del Sertoli e le cellule germinali.

Le cellule del Sertoli (o di sostegno) costituiscono l'impalcatura dei tubuli seminiferi. Hanno forma triangolare; con la base poggiano sulla lamina basale (che forma l'involucro dei tubuli) e l'apice è rivolto verso il lume. Il nucleo è dislocato verso la base mentre il citoplasma ha una serie di prolungamenti coi quali avvolge le cellule germinali. Le cellule del Sertoli non si dividono mai (nell'adulto) e sono molto resistenti sia alle radiazioni ionizzanti che agli agenti tossici. Le funzioni principali sono: a) fornire un sostegno alle cellule germinali e regolare la spermatogenesi.



Le **cellule germinali** sono disposte in più strati (da 4 a 8) fra le cellule di sostegno. Le cellule germinali più periferiche poggiano direttamente sulla lamina basale, mentre quelle più centrali sono in rapporto con l'apice delle cellule del Sertoli e sporgono nel lume dei tubuli seminiferi. Partendo dalla periferia e andando verso il lume, le cellule germinali subiscono un processo di maturazione (spermatogoni → spermatociti primari → spermatociti secondari → spermatidi → spermatozoi).

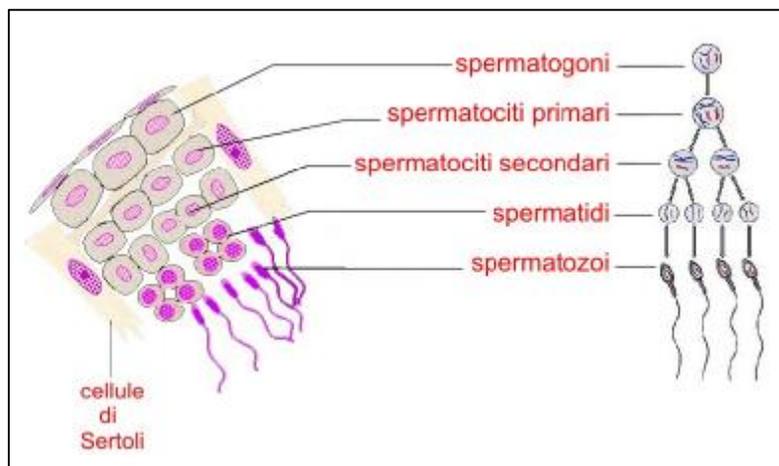
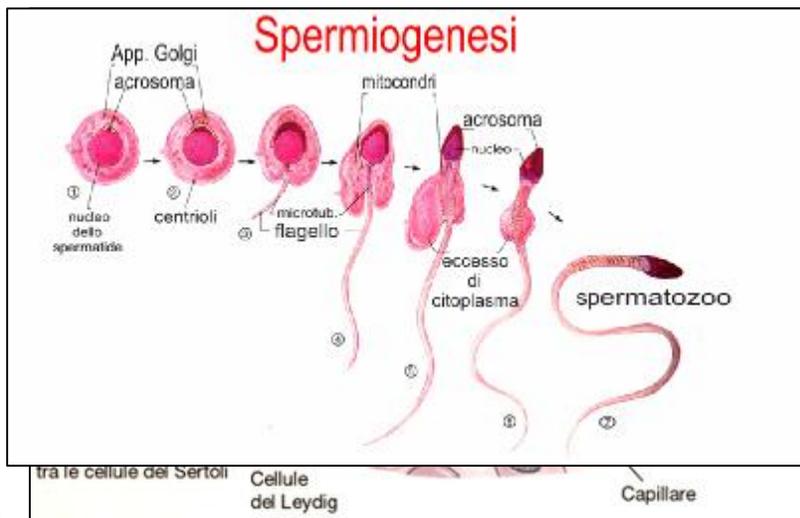
Gli **spermatogoni** rappresentano le cellule germinali primitive e stanno nella parte periferica del tubulo (addossati alla lamina basale). Hanno una forma poliedrica o rotondeggiante, scarso citoplasma ed un grande nucleo. In base alle caratteristiche del nucleo si distinguono due tipi di spermatogoni: il *tipo A* (con cromatina dispersa) ed il *tipo B* (con cromatina addensata). Il tipo A rappresenta la forma più indifferenziata mentre il tipo B quella più differenziata (che si trasformerà in spermatocita primario). In pratica, gli spermatogoni A si dividono per mitosi dando origine a spermatogoni A (che formano la riserva di cellule staminali) e spermatogoni B che, dopo una divisione mitotica, danno origine agli spermatociti primari.

Gli **spermatociti primari** non sono altro che le cellule figlie derivate dalla divisione mitotica degli spermatogoni B. Pertanto essi hanno un corredo cromosomico di tipo diploide. Gli spermatociti primari, a loro volta, duplicano il proprio DNA e vanno incontro alla prima fase della divisione meiotica, producendo così gli spermatociti **secondari**.

Gli **spermatidi**, derivano dalla divisione (la seconda fase della divisione meiotica) degli spermatociti secondari ed hanno, pertanto, un corredo cromosomico di tipo aploide.

Studi di microscopia elettronica hanno dimostrato che ci sono *ponti di citoplasmatici* che uniscono gruppi di spermatogoni, di spermatociti e spermatidi. Questo fenomeno è dovuto ad una citodieresi incompleta.

Dopo essere stati generati, gli spermatidi vanno incontro ad un processo di trasformazione, chiamato **spermiogenesi**, che li fa trasformare in spermatozoi. Dapprima si formano numerosi granuli all'interno dell'apparato di Golgi; questi si uniscono tra loro e formano un unico grosso granulo avvolto in una vescicola dell'apparato di Golgi (*acrosoma* o *vescicola acrosomiale*). La vescicola si ingrandisce e si sposta verso la parte anteriore dello spermatide. Contemporaneamente, i due centrioli si spostano verso il polo opposto ed uno dei due funzionerà come corpuscolo basale del flagello. Il nucleo si allunga e la sua cromatina si condensa (diventando inattiva); il citoplasma si allunga in corrispondenza del polo caudale fino a formare il flagello e la parte in eccesso viene



eliminata sotto forma di corpi residuali (che sono fagocitati dalle cellule del Sertoli); i mitocondri migrano verso il flagello, circondandone il suo terzo prossimale. Subito dopo l'eliminazione dei corpi residuali gli spermatozoi si staccano dalla cellula del Sertoli (che sino a questo momento li aveva avvolti) e si liberano nel lume del tubulo seminifero.

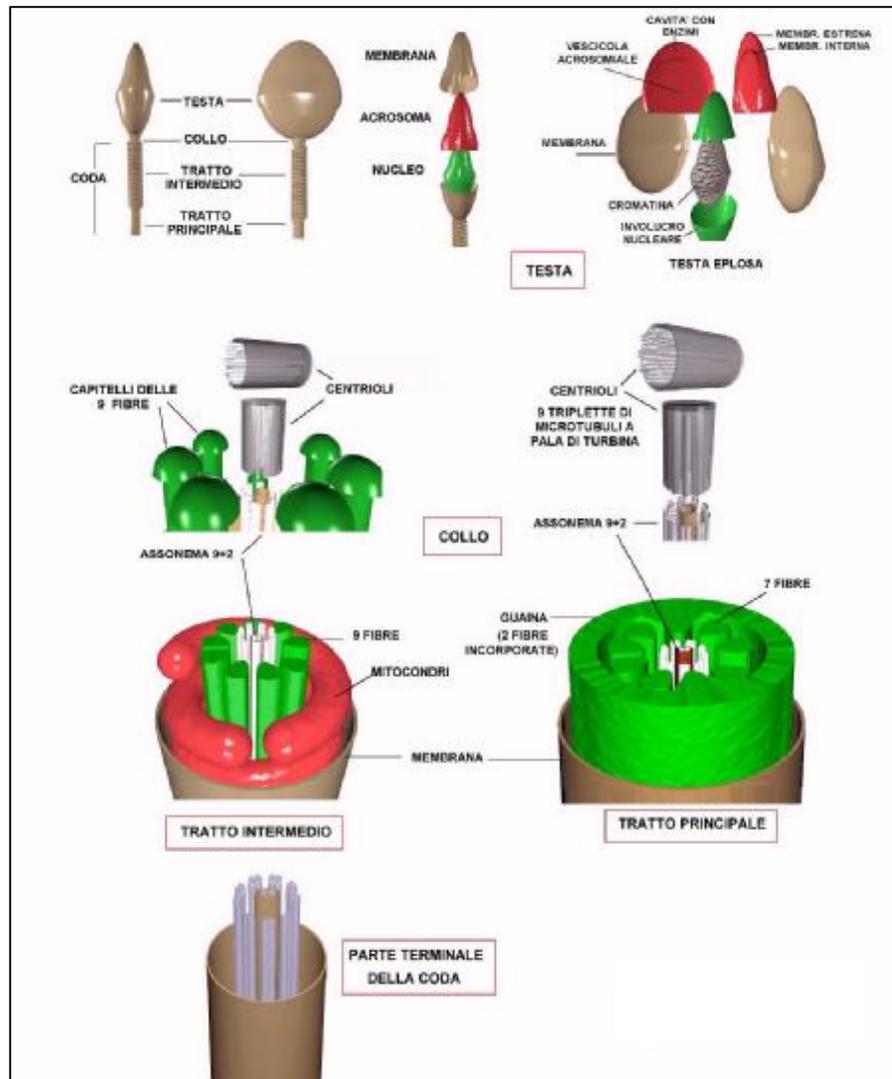
Gli spermatozoi sono costituiti da due componenti: la testa (5-10 μm) e la coda (60 μm). La testa è composta da due parti: il *nucleo*, contenente cromatina fortemente addensata ed in corredo aploide, e l'*acrosoma*, un lisosoma primario di notevoli dimensioni che incappuccia la parte anteriore del nucleo. Il compito dell'acrosoma è quello di aprirsi un varco nella parete dell'ovulo grazie agli *enzimi* in esso contenuti e liberati al momento opportuno. Sulla membrana nucleare non sono presenti *pори nucleari*.

La coda dello spermatozoo è formata da un fascio di microtubuli (disposti secondo il classico assetto 9+2 dell'assonema) circondato da 9 fibre esterne striate trasversalmente. In base alle caratteristiche morfologiche, la coda è suddivisa in quattro parti: il collo, il tratto intermedio, il tratto principale (costituente la maggior parte della lunghezza dell'intero spermatozoo) e il tratto terminale.

Il *collo* presenta un diametro maggiore delle altre parti della coda e contiene i residui citoplasmatici dello spermatide. Tra gli elementi importanti contenuti nel collo c'è un *centriolo* in posizione trasversale rispetto all'asse di simmetria dello spermatozoo (l'altro centriolo, il centriolo prossimale, si è trasformato nel corpo basale del flagello), ed una placca basale di materiale denso dove si ancorano 9 fibre striate esterne.

Il *tratto intermedio* è costituito dalle 9 fibre striate esterne che circondano l'assonema (9+2). Il reperto più importante del tratto intermedio rimane tuttavia la cosiddetta *guaina mitocondriale*: tanti mitocondri si pongono tra la membrana plasmatica e le nove colonne fibrose a formare un rivestimento che fornisce energia per il movimento dello spermatozoo.

Il *tratto principale* è caratterizzato dall'assonema rivestito fibre striate esterne e dall'assonema. A questo livello, 2 delle fibre striate si continuano con una struttura circolare che avvolge le altre 7.



Il *tratto terminale* è costituito dall'assonema rivestito dalla membrana plasmatica (scompaiono le fibre striate).

Controllo ormonale della spermatogenesi.

La spermatogenesi è un processo regolato da un controllo ormonale. Gli ormoni coinvolti nella spermatogenesi sono essenzialmente 3: testosterone, LH (ormone luteinizzante) e FSH (ormone follicolo-stimolante).

L'ipofisi produce l'LH e l'FSH.

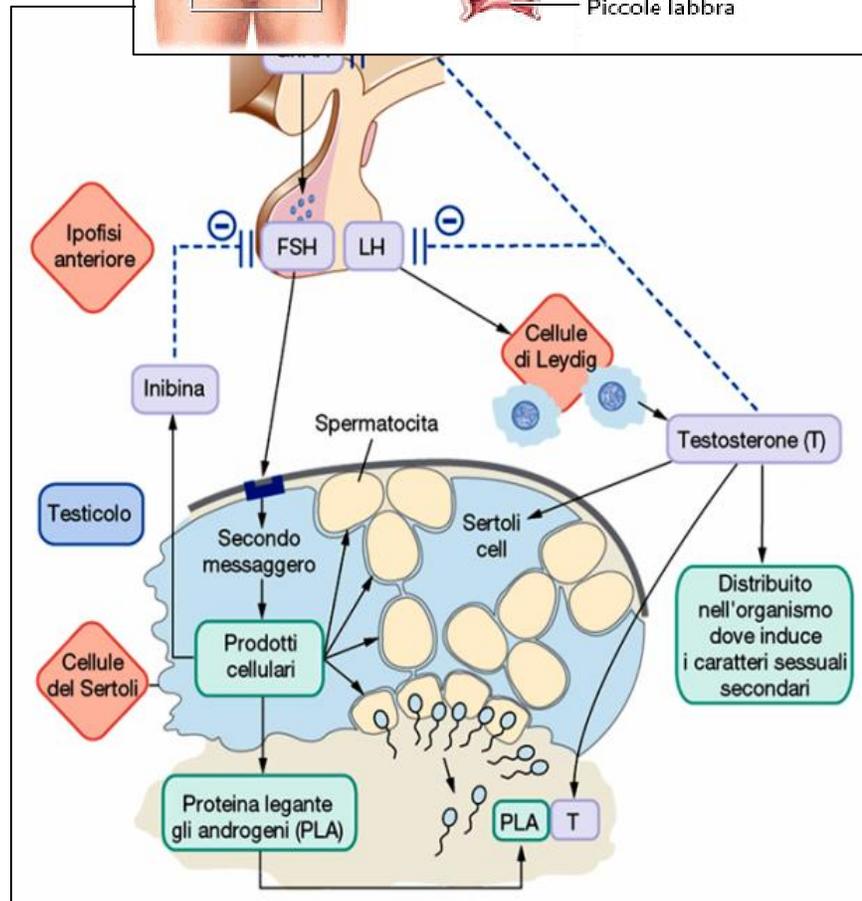
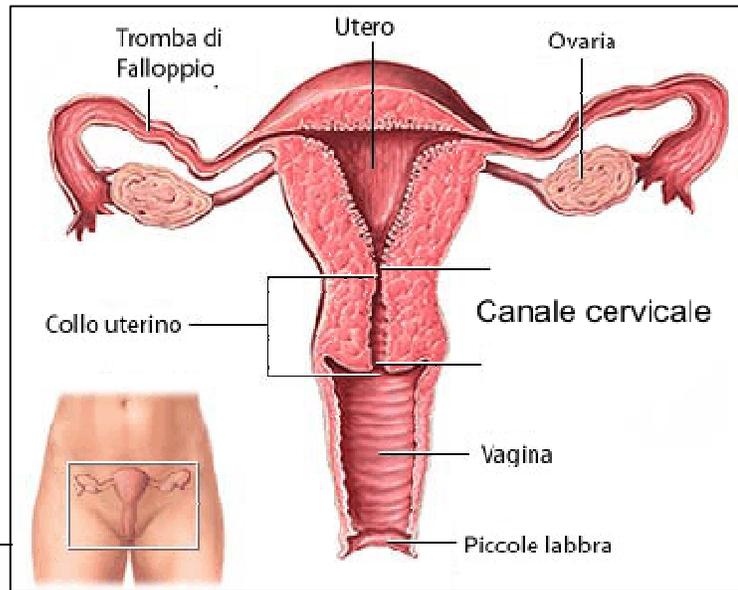
L'FSH agisce sulle cellule del Sertoli per favorire la spermatogenesi (cioè la maturazione delle cellule germinali). Oltre a questa funzione, le cellule del Sertoli producono anche la PLA (proteina legante gli androgeni) che ha il compito di legare e trattenere il testosterone nel lume dei dotti seminiferi (per stimolare la spermiogenesi).

L'LH (detto anche ICSH, ormone stimolante le cellule interstiziali) agisce sulle cellule di Leydig stimolandole a produrre Testosterone.

Il Testosterone, a sua volta, esercita 2 funzioni principali: 1) stimola le cellule del Sertoli per favorire la spermatogenesi e 2) influenza i caratteri sessuali secondari (crescita peli, sviluppo muscolare, aumento massa scheletrica, etc). Tutto il sistema è sottoposto ad un fine meccanismo di autocontrollo (*feed-back*).

In particolare:

Il Testosterone prodotto inibisce a livello ipotalamico la produzione di GnRH (ormone che stimola il rilascio di gonadotropine – LH e FSH), inibendo così la produzione di LH e FSH. Le cellule del Sertoli producono una proteina, l'inibina, che agisce sull'ipofisi bloccando la produzione di FSH.



OVOGENESI

Anatomia dell'apparato genitale femminile. Esso è composto dagli *organi sessuali primari* (le gonadi femminili od ovaie) e dagli *organi sessuali secondari* (tube, utero, vagina, mammelle).

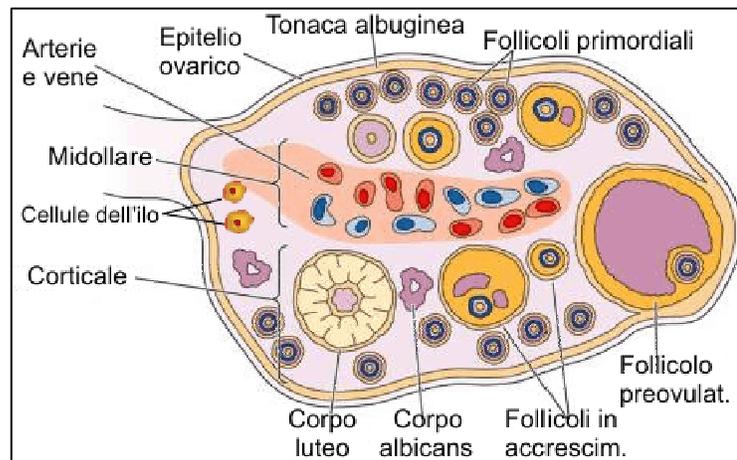
L'OVAIO è un organo pari, ha la forma di una grossa mandorla con dimensioni di 2 x 3.5 cm. Prima della pubertà, l'ovaio ha una superficie liscia; durante il periodo fertile ha una superficie irregolare per la sporgenza di follicoli evolutivi; col progredire degli anni tende a divenire atrofico.

Ciascun ovaio è ricoperto da uno strato unico di cellule cuboidi, detto *epitelio ovarico* o *germinativo* (perché si riteneva che desse origine agli ovociti). Al di sotto dell'epitelio germinativo ovarico c'è uno strato di tessuto connettivo denso (*tonaca albuginea*) che forma una sorta di capsula protettiva per l'ovaio. All'interno dell'ovaio, in sezione, si distinguono due zone: una zona corticale periferica ed una zona midollare centrale. La zona corticale è fatta di tessuto connettivo lasso, all'interno del quale sono contenuti i follicoli ed i corpi lutei (in vari stadi di evoluzione). La zona midollare, è fatta anch'essa di tessuto connettivo lasso, ma contiene solo vasi sanguigni (arterie e vene), linfatici ed i nervi. Inoltre, essa contiene anche un particolare tipo di cellule (simili alle cellule del Leydig), dette *cellule dell'ilo* che producono androgeni (ormoni maschili) e che possono dare origine a tumori virilizzanti.

I **follicoli primordiali**. Sono rappresentati da un ovocita circondato da un unico strato di cellule follicolari appiattite. In questo stadio l'ovocita è bloccato nella profase della prima divisione meiotica.

I **follicoli primari**. Sono simili ai precedenti, ma hanno un ovocita più grande e lo strato di cellule follicolari da piatto diventa cubico.

I **follicoli secondari**. Hanno un ovocita ancora più grande circondato da più strati di cellule follicolari. Tra queste compaiono piccole cavità contenenti liquido follicolare (prodotto dalle cellule follicolari). Inoltre, tra la membrana cellulare dell'ovocita e le cellule follicolari che lo circondano si viene a formare una zona di materiale denso, chiamata *membrana pellucida*. In corrispondenza di questa zona l'ovocita forma dei microvilli che la penetrano e si interdigitano con prolungamenti cellulari delle cellule follicolari. Attraverso queste interdigitazioni l'ovocita riceve sostanze nutritive e proteine (attraverso processi di esocitosi).



I follicoli cavitari. Le piccole cavità confluiscono tra loro formando una cavità unica (*antro follicolare*) che schiaccia le cellule follicolari alla periferia, ove formano uno strato di cellule (*strato della granulosa*) che circonda la cavità. In prossimità dell'ovocita le cellule follicolari formano una sorta di collinetta (*cumulo ooforo*) che si dispone ad avvolgere l'ovocita. L'insieme delle cellule che avvolge l'ovocita si chiama *corona raggiata* (per la disposizione a raggi). In questo stadio, le cellule stromali (del connettivo lasso) che stanno attorno al follicolo si organizzano e formano due avvolgimenti: la *teca interna* (fatta di cellule poliedriche o fusiformi e molti vasi sanguigni) e la *teca esterna* (fatta di cellule fibrociarie e fibre di collagene). Le cellule della teca interna quando maturano, producono ormoni estrogeni.

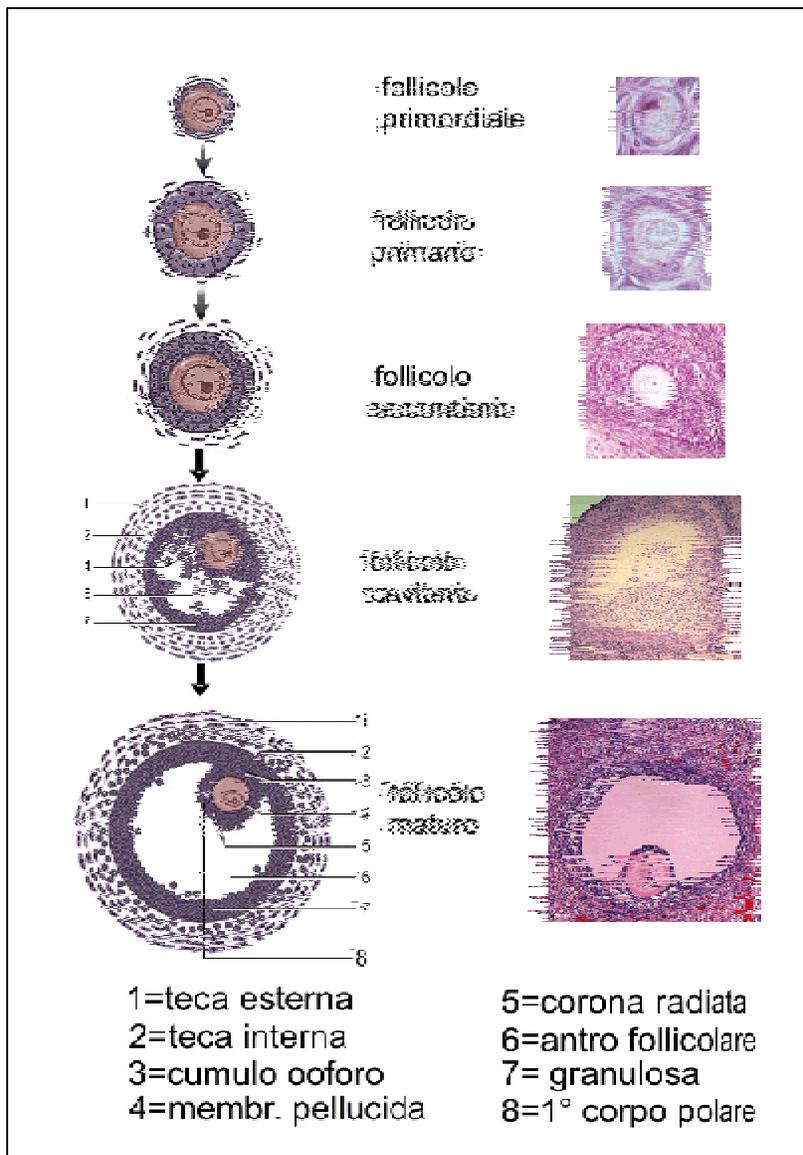
I follicoli maturi. Aumentano notevolmente le dimensioni, raggiungendo i 10-15 mm. La parete si assottiglia e il follicolo tende a sporgere dalla superficie esterna dell'ovaio.

L'ovocita completa la prima divisione meiotica, dando origine all'*ovocita secondario* (che eredita quasi tutto il citoplasma della cellula madre) e al *primo globulo polare* (fatto da nucleo con scarsissimo citoplasma). Quest'ultimo resta, assieme all'ovocita, all'interno della membrana pellucida.

Successivamente, il follicolo si rompe e l'ovocita, circondato dalle cellule del cumulo ooforo viene espulso (*ovulazione*). L'ovocita espulso è bloccato nella metafase della seconda divisione meiotica, che potrà completarsi (con formazione dell'ovocita maturo ed espulsione del *secondo globulo polare*) solo se avrà luogo la fecondazione.

I follicoli involutivi. Comprendono tutti quei follicoli che non sono riusciti a raggiungere la maturazione completa e che vanno incontro ad un processo di regressione (*atresia follicolare*). L'atresia può colpire i follicoli in qualunque fase del loro sviluppo. I follicoli primordiali, i primari e quelli secondari, di solito, scompaiono senza lasciare traccia. L'atresia dei follicoli cavitari, invece, può essere *obliterante* (in cui il follicolo viene sostituito da tessuto fibroso) o *cistica* (quando residua una cavità all'interno del tessuto fibroso).

Il corpo luteo. Dopo l'espulsione dell'ovocita, il follicolo residuo si trasforma in corpo luteo. Privato della cellula uovo e del liquido, il follicolo si affloscia e, compresso dai tessuti circostanti, assume una forma pieghettata (o raggrinzita). Dalla teca interna i vasi sanguigni invadono la zona della granulosa. In conseguenza di ciò, le cellule della granulosa e quelle della teca interna si



trasformano in *cellule luteiniche* (quelle di origine tecale producono estrogeni, mentre quelle che originano dalla *granulosa* producono progesterone). Se non avviene la fecondazione, il corpo luteo dura solo 12-13 giorni e poi degenera (*corpo luteo mestruale*). Nel caso in cui la cellula uovo viene fecondata, invece, il corpo luteo persiste per tutto il periodo della gravidanza (*corpo luteo gravidico*). Sia il corpo luteo mestruale che gravidico vanno incontro (anche se in tempi diversi) a regressione, consistente nella sostituzione del corpo luteo con tessuto fibroso (*corpo albicans*).

Nella ovogenesi, diversamente dalla spermatogenesi, le cellule primordiali (*ovogoni*) sono presenti solo nell'ovaio immaturo (cioè, prima della nascita). Alla nascita, le donne non hanno più ovogoni nell'ovaio perché questi si sono già moltiplicati per mitosi e maturati in ovociti primari. Questi iniziano la meiosi e si bloccano (per 13 anni) nella profase della prima divisione, sotto forma di follicoli primordiali. Sono circa 1.000.000 i follicoli primordiali presenti alla nascita. Di questi, circa 600.000 regrediscono nel periodo che va dalla nascita alla pubertà.

All'epoca della pubertà, l'ipofisi incomincia a secernere l'*ormone follicolo-stimolante* (o FSH) e l'*ormone luteinizzante* (o LH). Sotto la spinta di questi due ormoni i caratteri sessuali secondari iniziano a maturare e, nell'ovaio, alcuni follicoli primordiali iniziano a trasformarsi in primari, secondari...etc. Di questi, solo 1 completa il processo di maturazione, gli altri vanno incontro ad atresia.

Nell'uomo, un ciclo di maturazione completa (da follicolo primordiale a follicolo maturo ed ovulazione) dura 28 giorni. Pertanto, dei 400.000 (1.000.000-600.000) follicoli primordiali presenti alla pubertà, solo lo 0.1% (500) raggiunge la maturazione completa, tutti gli altri (399.500) vanno incontro ad atresia.

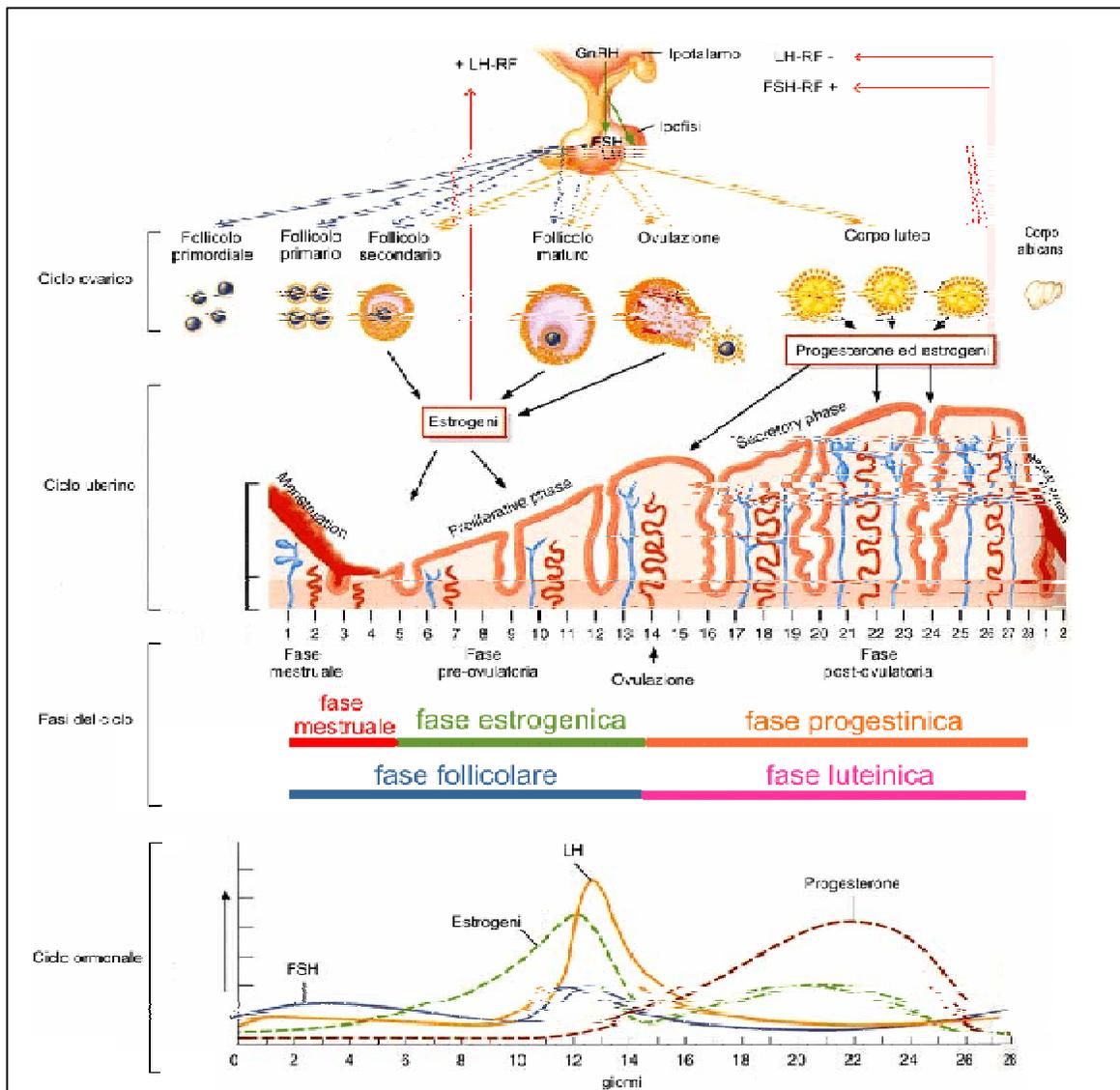
Controllo ormonale della ovogenesi. L'ipotalamo produce i fattori liberanti gli ormoni gonadotropi (Gn-RH). Questi stimolano l'ipofisi a produrre l'FSH e l'LH.

L'FSH determina, nell'ovaio, l'avvio della maturazione di un certo numero di follicoli primordiali. Di questi, uno va incontro a maturazione completa e gli altri regrediscono. Durante la fase che precede l'ovulazione, le ovaie (ed in particolare quello attivo, cioè quello che contiene il follicolo che va incontro a maturazione completa) producono una notevole quantità di *ormoni estrogeni* (fase estrogenica). Questi ormoni sono prodotti dalle cellule della teca interna dei follicoli, sia evolutivi che atresici. L'LH prodotto dall'ipofisi (assieme all'FSH) stimola la produzione di estrogeni da parte delle cellule della teca.

In conseguenza di ciò, il tasso di estrogeni nel sangue aumenta notevolmente, fino ad un certo punto, superato il quale gli estrogeni, con un meccanismo di feed-back positivo, stimolano la produzione di LH-RF da parte dell'ipotalamo, che induce, a sua volta, una massiva produzione di LH da parte dell'ipofisi. L'incremento della produzione di LH è responsabile della ovulazione (che avviene attorno al 14° giorno del ciclo).

Dopo l'ovulazione, il follicolo residuo si trasforma in corpo luteo che inizia a produrre, sempre sostenuto dall'LH, il progesterone (fase progestinica). Il livello di progesterone nel sangue aumenta progressivamente per circa 10 giorni (fino al 24° giorno del ciclo). Quando raggiunge un certo livello, il progesterone blocca, attraverso un meccanismo di feed-back negativo, la produzione di LH-RH da parte dell'ipotalamo e, di conseguenza, la produzione di LH da parte della ipofisi. Il corpo luteo, non più sostenuto dall'LH, comincia a regredire e la produzione di progesterone diminuisce progressivamente fino a cessare del tutto. Ciò avviene verso il 28° giorno del ciclo. La diminuzione brusca del progesterone determina la desquamazione della mucosa uterina (mestruazione).

Contemporaneamente a tale evento, ha inizio un nuovo ciclo sotto la spinta dell'FSH, la cui produzione tende ad aumentare per effetto del progesterone. Infatti, quando il tasso di progesterone



aumenta (dal 14° al 28° giorno del ciclo) esso non solo blocca l'LH-RH (feed-back negativo) ma, contemporaneamente, stimola (feed-back positivo) anche la liberazione dell'FSH-RH che fa ripartire un nuovo ciclo.

Se l'uovo viene fecondato, il corpo luteo non regredisce e si sviluppa, grazie al sostegno della gonadotropina corionica (che ha un'azione LH-simile) prodotta dall'embrione. Per cui esso produce il progesterone fino al terzo mese di gravidanza, dopo di che regredisce. La produzione di progesterone, dopo il terzo mese, viene poi sostenuta dalla placenta.

LA FECONDAZIONE

L'uovo, avvolto dalla zona pellucida e dalle cellule del cumulo ooforo, dopo essere stato espulso dall'ovaio è convogliato verso la tuba uterina e la percorre tutta favorito sia dai movimenti peristaltici della tuba che dalle correnti provocate dal battito delle ciglia delle cellule tubariche. La sopravvivenza dell'ovocita, nelle vie genitali femminili è molto breve: circa 24 ore. Il numero di ovociti ovulati varia da specie a specie; nella specie umana viene espulso, di solito, un solo ovocita ad ogni ciclo. Numerosi sono invece gli spermatozoi che durante il coito sono eiaculati nelle vie genitali femminili (200-300.000000). Di questi, solo qualche decina (max un centinaio) raggiungerà la sede della fecondazione. Le principali barriere per gli spermatozoi sono il collo uterino e la

giunzione utero-tubarica. Gli spermatozoi che rimangono nell'utero sono poi fagocitati dai polimorfonucleati e dai macrofagi presenti nel lume dell'utero.

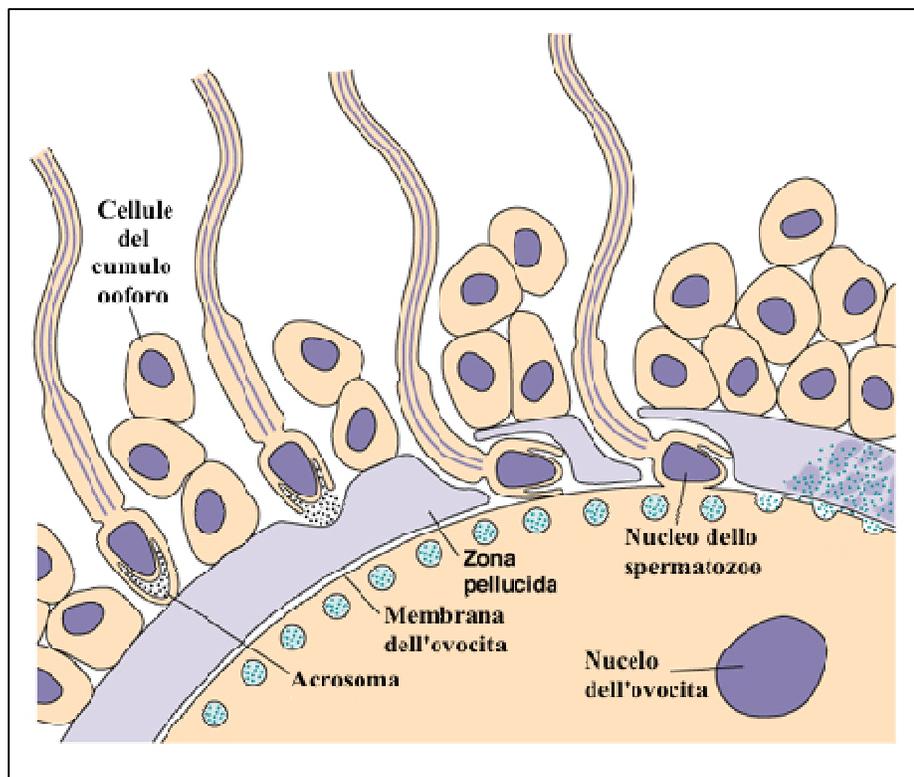
La sopravvivenza degli spermatozoi nelle vie genitali femminili è breve: circa 24-48 ore. In alcuni casi, però, può arrivare fino a 6 giorni. Il trasporto degli spermatozoi lungo le vie genitali femminili avviene entro pochi minuti dal coito e non dipende dal movimento del flagello bensì dalle contrazioni peristaltiche delle vie genitali femminili.

Gli spermatozoi e l'ovocita si incontrano in corrispondenza dell'ampolla della tuba uterina (o terzo esterno della tuba). L'incontro dei due gameti produce una serie di eventi che consente il processo della fecondazione.

1) La capacitazione degli spermatozoi. Si verifica spontaneamente dopo una permanenza di alcune ore nelle vie genitali femminili. In conseguenza di ciò, gli spermatozoi assumono una *motilità iperattiva* e acquisiscono la *capacità di attivare la reazione acrosomiale* (che interverrà successivamente). Il meccanismo molecolare che sta alla base del processo di capacitazione è la rimozione di alcuni gruppi glucidici dalle proteine di membrana e/o la demolizione di proteine della membrana.

2) Penetrazione attraverso le cellule del cumulo ooforo. Gli spermatozoi si devono far strada tra le cellule della corona radiata, che sono relativamente poco compattate. Alcuni spermatozoi hanno una reazione acrosomiale anticipata (liberazione degli enzimi contenuti nell'acrosoma), che favorisce la disgregazione delle cellule del cumulo. Tali spermatozoi, però, non riusciranno a penetrare nella zona pellucida.

3) Legame alla zona pellucida. Gli spermatozoi incontrano la zona pellucida e si legano ad essa.

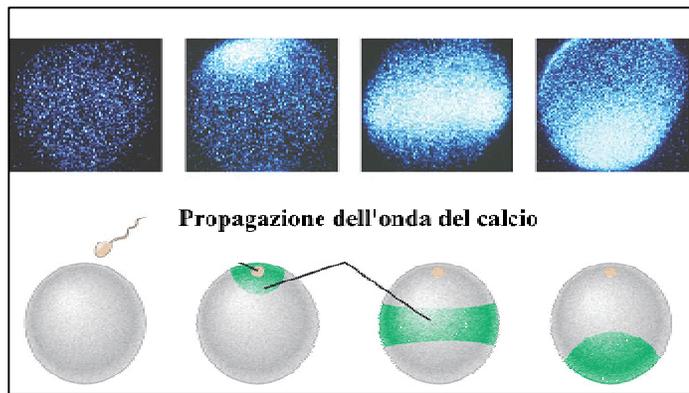


4) Reazione acrosomiale. Il legame con la zona pellucida è seguito dalla fuoriuscita degli enzimi dall'acrosoma. Ciò è favorito da una proteina della membrana pellucida, chiamata *ZP3*. La reazione acrosomiale comporta una fusione tra la membrana plasmatica e quella acrosomiale nella regione anteriore degli spermatozoi. In corrispondenza dei punti di fusione delle due membrane (acrosomiale e citoplasmatica), si ha la rottura delle membrane e, di conseguenza, gli enzimi contenuti nell'acrosoma si riversano nell'ambiente circostante. Con l'aiuto di questi enzimi gli spermatozoi possono così farsi strada nella zona pellucida.

5) Penetrazione nella zona pellucida. L'aiuto degli enzimi e la spinta del flagello consentono agli spermatozoi di penetrare nella zona pellucida.

6) Legame alla membrana dell'ovocita. Attraversata la membrana pellucida, gli spermatozoi si possono legare alla membrana plasmatica dell'ovocita. Il legame avviene nella regione postero-laterale della testa dello spermatozoo, in una zona dove non era presente l'acrosoma.

7) Attivazione dell'ovocita. Appena lo spermatozoo si è legato alla membrana dell'ovocita si innesca un segnale, mediato da un recettore di membrana presente sull'ovocita, che porta al rilascio di calcio da parte del reticolo endoplasmatico. Ciò determina una sorta di onda transitoria (detta *onda del calcio*).

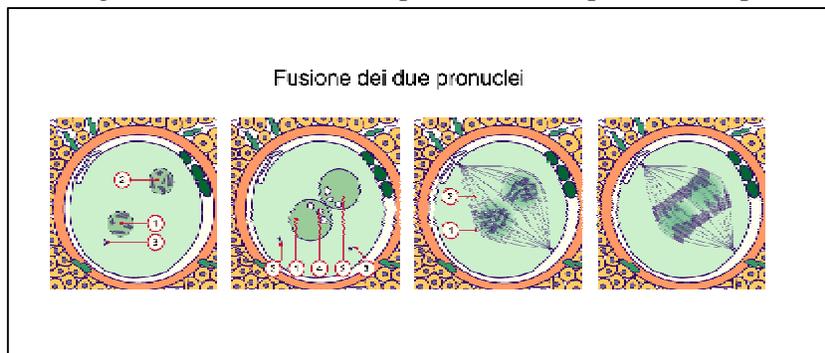


8) Reazione corticale. L'attivazione dell'ovocita è seguita dalla massiccia esocitosi dei granuli corticali. Questi granuli si trovano nel citoplasma dell'ovocita, a ridosso della membrana citoplasmatica, e contengono una miscela di enzimi (tra cui le proteasi); essi sono rivestiti da membrana e sono prodotti dall'apparato di Golgi. L'esocitosi di questi granuli determina un'alterazione della struttura della zona pellucida.

9) Reazione della zona pellucida. L'effetto degli enzimi liberati dai granuli determina un indurimento della zona pellucida (tale da rendendola impenetrabile agli altri spermatozoi) ed una distruzione del recettore ZP3. Tutto questo porta al blocco della *polispermia* (presenza di più spermatozoi nell'ovocita), condizione che di solito non è vitale per l'embrione.

10) Eventi successivi. In seguito al legame con la membrana plasmatica, lo spermatozoo penetra nell'ovocita.

Nell'uomo, sia il nucleo che il flagello entrano nel citoplasma dell'ovocita (in altri animali solo il nucleo). I componenti del flagello (mitocondri, fibre esterne, assonema, centriolo) vengono rapidamente degradati (solo il centrosoma e i microtubuli entrano a far parte dello

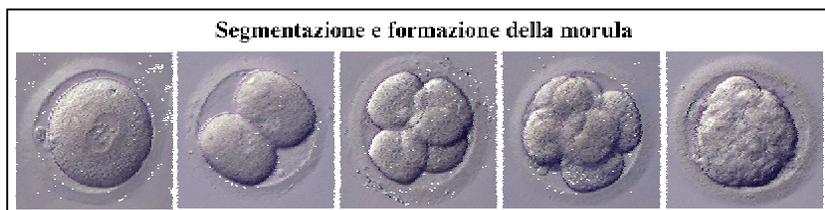


zigote). Il nucleo, invece, perde la sua membrana nucleare e diventa meno compatto. Successivamente, il reticolo endoplasmatico della cellula uovo forma una nuova membrana nucleare attorno alla cromatica dello spermatozoo (*pronucleo maschile*).

Contemporaneamente alla penetrazione dello spermatozoo, l'ovocita (che era rimasto, fino a quel momento, bloccato nella metafase della II divisione meiotica), completa la seconda divisione meiotica ed emette il secondo corpo polare. A questo punto, il nucleo dell'ovocita (aploide, cioè costituito da 22 autosomi+X) torna allo stadio interfase (despiralizzando la cromatina). Si forma così il *pronucleo femminile*.

L'ultima fase della fecondazione (e che è anche il primo evento dello sviluppo embrionale) è rappresentata dalla FUSIONE (*anfimissi*) dei due corredi cromosomici aploidi per formare lo *zigote* (diploide).

Da questo momento in poi, lo zigote inizia una serie di divisioni mitotiche che avvengono all'interno della zona pellucida. Questo processo si chiama **segmentazione**. Alla fine



della segmentazione l'ammasso di cellule (16-32 cellule) viene chiamato **morula** perché le cellule che sporgono dalla superficie conferiscono alla massa la forma di una mora. Mentre si segmenta,

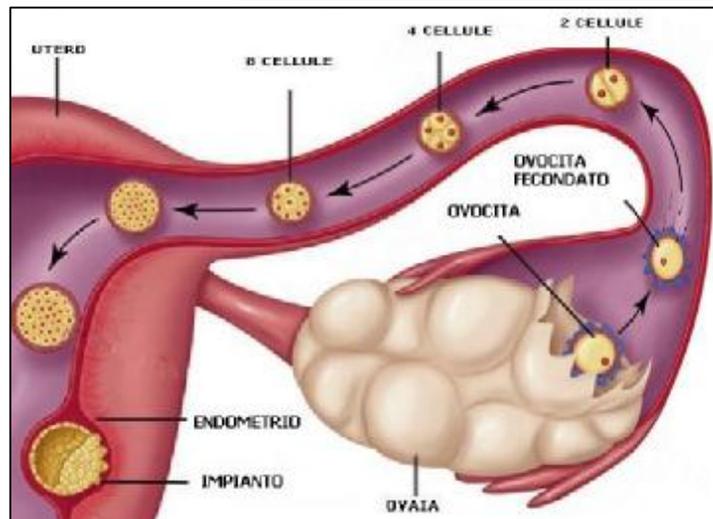
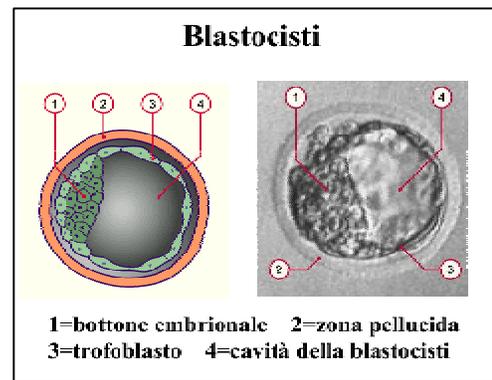
l'uovo procede lungo la tuba uterina verso l'utero, sospinto dai movimenti della tuba e dalle correnti generate dalle ciglia delle cellule tubariche. Dopo 3-4 giorni, la morula raggiunge la cavità dell'utero e si trasforma in **blastocisti**. Questa è formata da uno strato esterno di cellule, il *trofoblasto* (da cui avrà origine la placenta), da una cavità interna ripiena di liquido e da un ammasso di cellule più interne che prende il nome di *bottone embrionale* (da cui si svilupperà l'embrione).

La blastocisti rimane libera nel lume dell'utero per 2-3 giorni, e verso il 6°-7° giorno dall'ovulazione aderisce alla superficie dell'*endometrio* (rivestimento interno dell'utero) ed inizia l'**impianto**.

Se le condizioni sono favorevoli, lo zigote, continua a dividersi mediante mitosi. Poiché il gamete femminile ha una scarsa quantità di sostanze nutritive, deve essere assicurato il nutrimento. Dal trofoblasto si sviluppa la **placenta**, un organo il cui compito è quello di fare da tramite tra la madre e l'embrione. Essa è un organo importante che ha il compito di convogliare sostanze nutritive verso l'embrione e ricevere, in cambio, le sostanze di rifiuto da smaltire.

L'**embrione** (un insieme di cellule non ancora differenziate) si sviluppa progressivamente, portando alla formazione dei foglietti germinativi, o **foglietti embrionali**, costituiti a cellule terminali nelle quali si osserva una marcata differenziazione. I foglietti embrionali sono tre: *entoderma*, *esoderma* ed *ectoderma* e costituiscono i precursori degli organi e dei tessuti del nascituro. Successivamente, l'embrione sviluppa "abbozzi" degli tali organi e dei tessuti.

Quando gli organi si completano ed iniziano a funzionare, il prodotto del concepimento si chiama **feto**.



LA RIPRODUZIONE

La riproduzione è il processo attraverso il quale un organismo vivente dà origine a nuovi individui. Essa è una delle funzioni fondamentali dei viventi, perché permette la perpetuazione della specie. Ci sono due tipi fondamentali della riproduzione: riproduzione asessuata e riproduzione sessuata. Gli organismi meno evoluti si riproducono essenzialmente con la riproduzione asessuata, mentre quelli più evoluti con quella sessuata.

LA RIPRODUZIONE ASESSUATA

Viene anche denominata *agamica* (o *asessuale* o *agametica*). Essa consiste nella formazione di nuovi individui geneticamente identici a quello che li ha generati (salvo mutazioni) e si basa sul processo della mitosi.

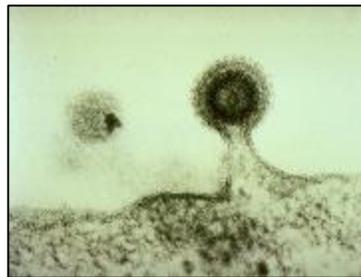
La riproduzione asessuata è molto diffusa negli organismi meno evoluti (unicellulari e pluricellulari invertebrati), quali batteri, protozoi, cnidari, poriferi, turbellari, echinodermi. Negli organismi più evoluti (quali gli artropodi e i vertebrati) la riproduzione asessuata è molto più rara.

Nella riproduzione asessuata un individuo produce, tramite mitosi, discendenti geneticamente simili tra loro e all'individuo che li ha generati. Pertanto, la riproduzione asessuata è un processo "conservativo" in grado di trasmettere invariate le caratteristiche parentali ai discendenti.

I principali vantaggi della riproduzione asessuata sono a) produrre molti individui b) in tempi brevi e c) con scarso dispendio di energia. Lo svantaggio principale, invece deriva dal fatto che gli organismi identici sono più vulnerabili nei confronti di condizioni ambientali sfavorevoli.

I principali tipi di riproduzione asessuata sono:

- La **scissione** (o divisione uguale), in cui l'organismo si divide in parti uguali che poi si accrescono, formando individui uguali tra loro e uguali all'organismo generante. Essa può essere binaria o multipla. Nella scissione **binaria** l'organismo generante si divide in due parti identiche (es. batteri e protozoi). Alcuni batteri si riproducono ogni 20-40 minuti. In condizioni favorevoli, da una sola cellula, dopo 15 ore, si possono ottenere circa un miliardo di nuove cellule, che formano una colonia spesso visibile a occhio nudo. Nella scissione **multipla** l'organismo generante si divide in molte parti identiche.
- La **gemmazione** (o divisione diseguale), in cui dalla cellula madre si producono delle gemmazioni laterali che si staccano e si accrescono dando vita a nuovi individui o rimangono unite formando una colonia (come nel caso dei coralli).
- La **sporulazione**, consiste nella formazione, per mitosi, di particolari cellule riproduttive, le **mitospore**, in grado di generare un nuovo individuo in contesti ambientali favorevoli. Le mitospore sono munite di una spessa parete di protezione che permette loro di resistere a condizioni avverse.
- La **frammentazione**, in cui una parte dell'organismo si distacca e rigenera un individuo completo. Questo tipo di riproduzione si nota frequentemente tra i vegetali (come nelle Liliaceae – es. aglio, cipolla, asparago, giglio, tulipano) ed in alcuni tipi di vermi.
- La **rigenerazione** rappresenta una forma particolare di frammentazione e può avere due finalità: a) di riproduzione vera e propria, b) finalità di riparazione. Un esempio di rigenerazione con finalità riproduttiva è quello di alcune attinie che attraverso un processo di "lacerazione pedale" si ha la perdita di cellule del piede dell'animale, le quali si moltiplicano e generano individui completi. Un esempio di rigenerazione con finalità riparativa è la ricostruzione di un braccio perso da parte delle stelle marine o la rigenerazione di un arto da parte delle salamandre.
- La **poliembrionia**, consiste nella divisione in più parti dello zigote o dell'embrione nei primissimi stadi di sviluppo (di solito durante la segmentazione). Alla poliembriologia si devono i



gemelli monozigotici (fenomeno noto anche per la specie umana), originandosi da un unico uovo fecondato.

LA RIPRODUZIONE SESSUATA

Viene anche denominata *gamica* (o *sessuale* o *gametica*). Essa consiste nella formazione di nuovi individui geneticamente diversi tra loro e dagli organismi generanti e si basa sul processo della meiosi. Alla base della riproduzione sessuata ci sono i **gameti**, cioè cellule specializzate per la riproduzione e capaci di unirsi tra loro per realizzare la fusione dei due patrimoni ereditari.

Nella maggior parte dei casi i gameti hanno caratteristiche morfologiche tali da poterli suddividere in due categorie: gameti femminili e gameti maschili. I gameti femminili si chiamano *macrogameti* o *ovuli* o *uova* e sono in genere di dimensioni maggiori, poco mobili e ricchi di materiale di riserva che serve per la nutrizione dell'embrione (almeno nelle prime fasi dello sviluppo). I gameti maschili sono, in genere, molto più piccoli, spesso mobili, capaci di penetrare all'interno di quelli femminili e vengono chiamati *microgameti* o *spermatozoi*. In certi organismi primitivi (come certe alghe o nei protozoi) i gameti sono morfologicamente uguali (isogamia) ma fisiologicamente diversi.

La riproduzione sessuale si riscontra in molti organismi unicellulari ed in quasi tutti gli animali e le piante pluricellulari. Negli invertebrati superiori ed in tutti i vertebrati è molto spesso la forma esclusiva di riproduzione.

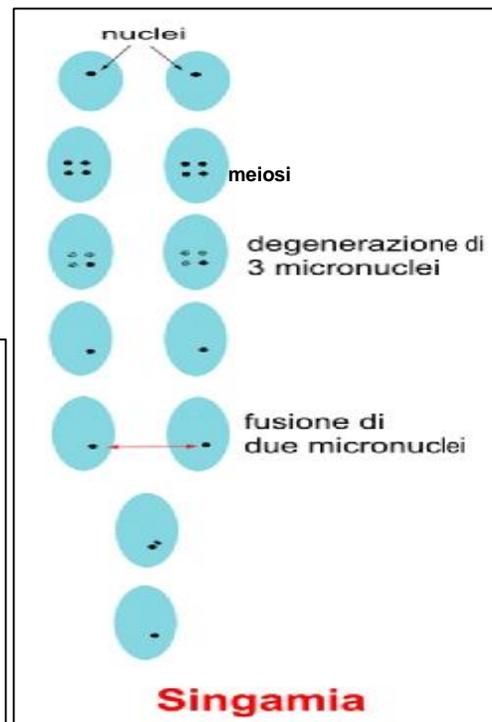
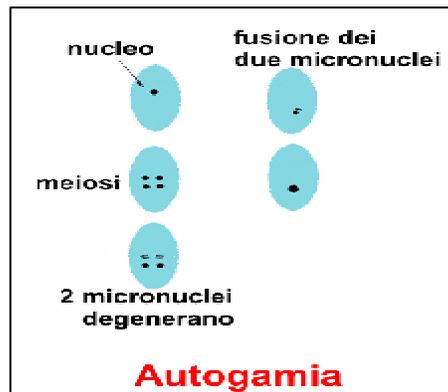
Al contrario della riproduzione asessuata, quella sessuata rappresentano un "processo di apertura" in grado di favorire l'adattamento e la sopravvivenza in condizioni ambientali nuove e modificate. Infatti, combinando i patrimoni genetici di due genitori, la riproduzione sessuata introduce variabilità genetica nella discendenza e quindi nuove possibilità adattative in ambienti variabili o sfavorevoli.

La **riproduzione sessuata negli organismi unicellulari** può essere di tre tipi:

- La **singamia**, in cui due organismi assumono funzioni di gameti e quindi si fondono in uno zigote. In questo processo non solo non si ha un aumento della popolazione, ma addirittura si ha una riduzione di essa (si passa da due individui ad uno)! E' evidente che il significato adattativo di tale fenomeno risiede nel fatto che, in ambienti particolarmente sfavorevoli, può "convenire" sia aumentare la variabilità che diminuire il numero di individui.

- L'**autogamia**, in cui un solo individuo va incontro a meiosi (senza divisione del citoplasma) producendo 4 corredi cromosomici, di cui 2 degenerano e i rimanenti due si fondono tra loro. Con l'autogamia l'individuo subisce una sorta di ringiovanimento cellulare, derivante dall'aumentata variabilità genetica che si produce. In questo caso, a differenza del precedente, il numero di individui della popolazione resta costante.

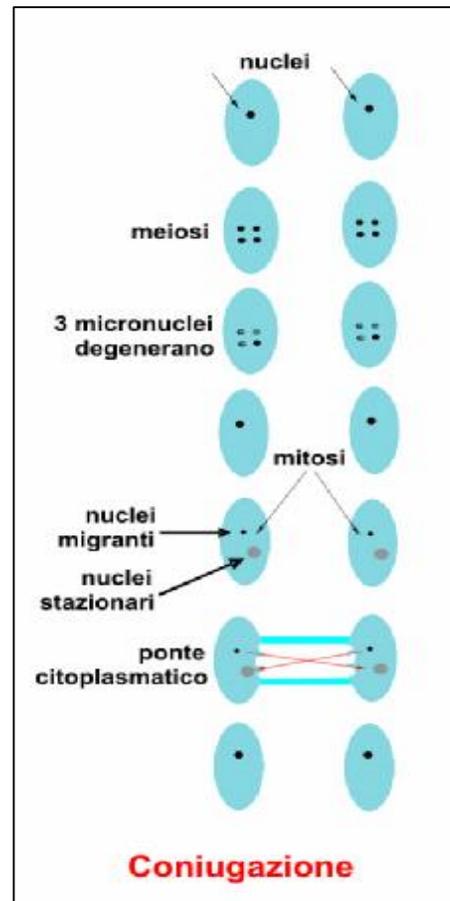
- La **coniugazione**, in cui due organismi si congiungono, fondendo parzialmente il proprio citoplasma (attraverso un ponte citoplasmatico). Poi, il nucleo di ciascuna delle due cellule da origine, per meiosi, a due nuclei: uno più



piccolo, detto nucleo migrante, ed una più grosso, detto nucleo stazionario. Il nucleo migrante di ciascuna cellula attraversa il ponte citoplasmatico e va a fecondare il nucleo stazionario dell'altra cellula, formando un nucleo zigotico in ciascuna cellula. Successivamente, gli organismi si separano nuovamente. Anche in questo caso, come in quello precedente, non si realizza un aumento numerico di individui nella popolazione, ma si produce una maggiore variabilità nella discendenza.

La **riproduzione sessuata negli organismi pluricellulari** è preceduta dalla gametogenesi, un processo attraverso il quale si formano le unità riproduttive (gameti) maschili (spermatozoi) e femminili (uova), generalmente all'interno di organi specializzati: le gonadi.

- Le gonadi spesso definiscono il sesso dell'animale poiché, anche se questo non è una regola, le gonadi maschili e le gonadi femminili sono presenti in animali di sesso diverso. Questa condizione si chiama **gonocorismo**.
- In alcuni casi (molte piante e vari animali), gli organismi possiedono ambedue le gonadi e producono, pertanto, i gameti di entrambi i sessi. Questa condizione è definita **ermafroditismo** e in alcuni casi può consentire l'autofecondazione.
- Un altro tipo particolare di riproduzione negli organismi pluricellulari è la **partenogenesi**, in cui i nuovi individui si formano esclusivamente dai gameti femminili, senza l'intervento di quelli maschili (cioè senza fecondazione).
- Nella **ginogenesi**, invece, l'uovo si sviluppa solo dopo la penetrazione dello spermatozoo, ma senza che questo, dopo l'attivazione, si fonda col pronucleo femminile. In questo caso si parla anche di *pseudogamia*, e si riscontra in varie specie di nematodi, platelminti ed in svariati gruppi di insetti, in alcuni anfibi e pesci.



LA METAGENESI

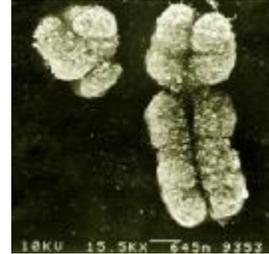
È un particolare tipo di riproduzione (impropriamente definita anche come "alternanza di generazioni") riguardante protozoi e pluricellulari primitivi, in cui gli organismi alternano cicli di riproduzione asessuata con cicli di riproduzione sessuata, in base alle condizioni ambientali (in qualche caso seguendo l'andamento delle stagioni).

LA DETERMINAZIONE DEL SESSO

La determinazione del sesso nelle varie specie animali avviene tramite **meccanismi**, sia **di natura ambientale** (GSD, *Genetic Sex Determination*) che **genetica** (ESD, *Environmental Sex Determination*).

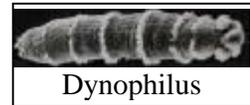
In alcuni casi i due sessi hanno identico corredo genetico, e il controllo dello sviluppo fenotipico sessuale spetta a particolari segnali ambientali. Ad esempio, in alcuni pesci il fenotipo sessuale può variare nell'adulto ed è controllato da un insieme di fattori, tra cui segnali ormonali e visivi. In molti rettili (alligatori e tartarughe) il fenotipo sessuale dipende dalla temperatura di incubazione dell'embrione.

In altre specie, la determinazione genetica (cromosomica) del sesso è legata alla presenza di cromosomi sessuali (**eterosomi**) che sono tra loro omologhi, ma diversi per forma e dimensioni. Nella maggior parte dei Mammiferi (incluso l'uomo) i maschi sono portatori di una coppia eteromorfa di cromosomi sessuali (XY), mentre le femmine hanno due cromosomi sessuali identici (XX). Esistono però anche sistemi differenti di determinazione del sesso. Negli uccelli e nei serpenti il sesso eterogametico è quello femminile. Per distinguere questa situazione da quella dei Mammiferi (XX - XY), negli Uccelli i cromosomi sessuali vengono indicati con le lettere Z e W, con le femmine ZW e i maschi ZZ.



A seconda del momento in cui avviene, la determinazione del sesso può essere:

- **Progamica:** una rara forma in cui il sesso è determinato nell'uovo prima della fecondazione. Nel *Dinophilus gyrociliatus* (un piccolo anellide marino) le uova più grandi daranno femmine e quelle più piccole, maschi. In questi casi, sebbene non vi sia una determinazione gametica, il sesso è comunque regolato da geni, la cui espressione è, però, controllata dalle circostanze ambientali in cui avviene lo sviluppo.
- **Epigamica:** anch'essa rara. Il sesso è determinato da fattori ambientali che agiscono dopo la fecondazione. Tipico è il caso della *Bonellia viridis*, un anellide marino. Da un uovo fecondato di questo organismo nasce una larva indifferenziata che, se si fissa sul terreno, si accresce e si trasforma in femmina; se, invece, si fissa sulla proboscide di una femmina matura, si trasforma in maschio e vivrà parassita nella camera anteriore dell'utero della femmina.
- **Singamica:** è la forma più frequente. Il sesso è un carattere ereditario e viene quindi determinato al momento della fecondazione.



Dynophilus



Bonellia viridis

