

LA MEIOSI E LA RIPRODUZIONE

Gli organismi eucarioti si riproducono asessualmente o sessualmente. Nella **riproduzione asessuata** (o agamica o vegetativa), un singolo individuo si riproduce mediante mitosi e genera gli individui figli.

La riproduzione asessuata è l'unica forma di riproduzione nei procarioti ed avviene mediante il meccanismo della **scissione binaria**, nel quale il nucleoide batterico formato da un unico filamento di DNA chiuso ad anello, si replica e i due nucleoidi si separano finendo ai lati opposti della cellula che nel frattempo si divide in due cellule distinte (Figura a).

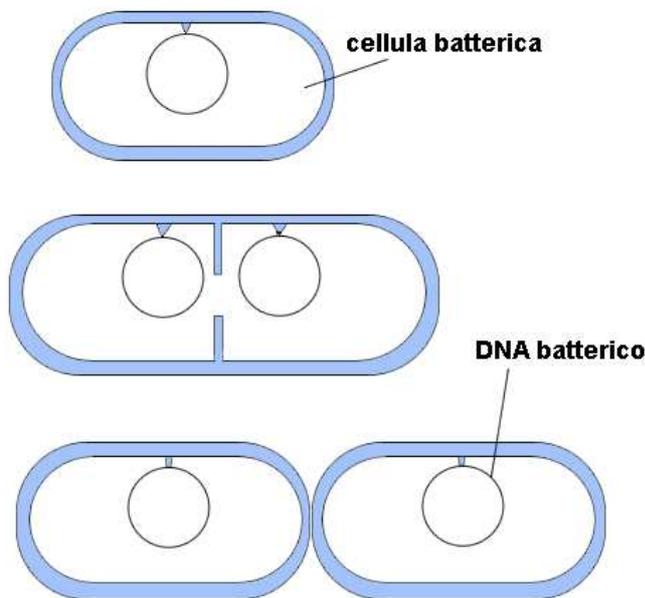


Figura a - Scissione binaria

membrana.

Un altro tipo di riproduzione asessuata è la **partenogenesi** o **riproduzione virginale**, tipica di molti insetti e nei vertebrati, presente in alcuni sauri. In questo caso, la femmina produce uova non fecondate dal maschio che si sviluppano per mitosi in individui adulti.

Ad esempio, i maschi delle api (fuchi) nascono da uova non fecondate deposte dalla regina, e quindi per partenogenesi, mentre, dalle uova normalmente fecondate nascono le api operaie, tutte femmine.

Nella **gemmazione**, si ha una normale divisione del nucleo della cellula madre per mitosi, che a causa di una distribuzione ineguale di citoplasma durante la citocinesi, dà origine ad una cellula figlia più piccola. La cellula più piccola può subito separarsi dalla cellula madre

Gli eucarioti possono asessualmente riprodursi per **frammentazione**, in cui delle parti distaccate da un organismo possono autonomamente formare individui completi. La frammentazione la troviamo tipicamente in molte piante e nel mondo animale, negli echinodermi (stelle di mare).

Abbiamo poi la **schizogonia**, (Fig.1) in cui nella cellula madre avvengono ripetute mitosi non seguite da citocinesi. In seguito, i diversi nuclei formati si circondano ciascuno di una certa quantità di citoplasma della cellula madre a sua volta circondato da

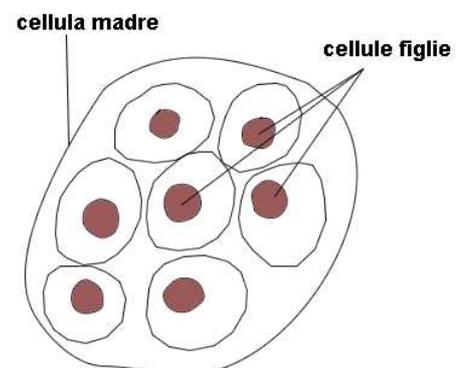


Fig.1 - schizogonia

o rimanere per qualche tempo legata ad essa ed andare incontro ad ulteriori divisioni (Fig.1a).

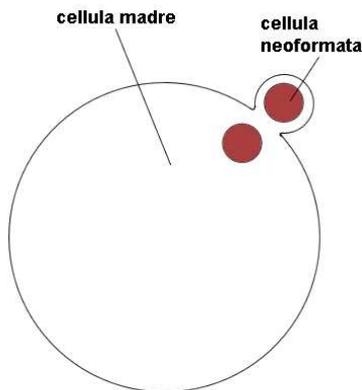


Fig. 1a - Gemmazione

La riproduzione asexuata presenta indubbi vantaggi. Ad esempio avviene con un minore dispendio di energie rispetto alla riproduzione sessuata, in quanto ogni individuo non necessita della ricerca e della scelta di un partner. Inoltre, gli individui già ben adattati al loro ambiente, producono individui figli altrettanto ben adattati perché portatori dello stesso patrimonio genetico del loro genitore, cioè geneticamente identici ad esso e tra loro (cloni).

La **riproduzione sessuata** (o gamica o anfigonica), comporta l'unione di due cellule specializzate chiamate gameti. La fusione dei gameti prende nome di **fecondazione** e da origine ad uno **zigote**, prima cellula dell'individuo della successiva generazione che, nel caso di organismi pluricellulari si accrescerà dividendosi per mitosi.

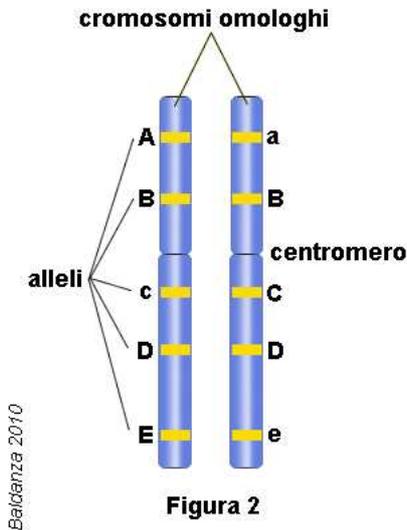
La riproduzione sessuata comporta un maggiore dispendio di energie, ma porta ad una maggiore variabilità genetica degli individui della generazione successiva. In altre parole, gli organismi prodotti attraverso la riproduzione sessuata non sono geneticamente identici. Questo fenomeno ha come conseguenza certamente la morte o la mancata riproduzione di quegli individui meno adattati alle condizioni ambientali in cui si trovano a vivere, ma fornisce un serbatoio di variabilità potenziale su cui può agire la selezione naturale in caso di variazione delle condizioni ambientali. In questo caso, gli individui geneticamente meglio adattati al nuovo ambiente potranno sopravvivere assicurando il perpetuarsi della popolazione. (L'origine di questa variabilità genetica sarà più chiaro al termine di questo capitolo).

Ora, poiché lo zigote ha origine dalla fusione di due cellule gametiche una di origine paterna e l'altra materna, è intuibile che se i due gameti possedessero lo stesso numero cromosomico delle cellule dei genitori si avrebbe un raddoppiamento del numero cromosomico ad ogni formazione di uno zigote, cioè ad ogni generazione. Ciò non avviene perché i gameti si formano attraverso il processo della meiosi che comporta, come vedremo in dettaglio, un dimezzamento del numero cromosomico.

Per comprendere cosa avviene di preciso durante il processo meiotico bisogna aggiungere qualche altra informazione riguardante i cromosomi. In un organismo si distinguono **cellule somatiche** o della linea somatica, che compongono i suoi tessuti ed organi, e **cellule germinali** o della linea germinale che portano alla formazione dei gameti a loro volta deputati alla riproduzione.

Nelle cellule somatiche degli eucarioti (animali, piante, funghi), i cromosomi sono presenti generalmente in coppia. I cromosomi di una coppia sono detti **omologhi**.

Due cromosomi omologhi sono simili per lunghezza e posizione del centromero. Inoltre, contengono lo stesso tipo di informazione genetica (Fig.2).



In altre parole, due cromosomi omologhi sono normalmente metacentrici, acrocentrici, telocentrici, e così via. Inoltre essi contengono geni che controllano le stesse caratteristiche dell'individuo. Geni corrispondenti sui due omologhi sono detti *alleli*. Anche se due alleli controllano le stesse caratteristiche genetiche nella cellula, non necessariamente contengono un'identica informazione genetica. Ad esempio, i due cromosomi di una coppia di omologhi nell'uomo, possono portare ciascuno un gene che controlla la sintesi dell'emoglobina β . Tuttavia, un allele potrebbe specificare la forma normale dell'emoglobina β mentre l'altro sul cromosoma omologo potrebbe produrne

la forma anomala correlata all'anemia falciforme.

Una cellula con coppie di omologhi è detta **diploide** ed è indicata con il simbolo **2n**.

Una cellula germinale (gamete) possiede invece, una singola serie cromosomica, cioè un singolo cromosoma per ciascuna coppia di omologhi. Queste cellule sono definite **aploidi** ed indicate con il simbolo **n**.

Ad esempio, le cellule somatiche umane hanno un corredo cromosomico diploide di 46 unità organizzate in 23 coppie di omologhi. Gli spermatozoi e le cellule uovo umane invece, presentano un corredo aploide (n) di 23 cromosomi. Alla fecondazione, quando il nucleo di uno spermatozoo si fonde con quello di un uovo, si avrà il ripristino del numero cromosomico diploide ($23 + 23 = 46$), nello zigote.

Un individuo con tre o più serie di cromosomi, è detto **poliploide**. La poliploidia, è piuttosto rara negli animali, ma molto comune nelle piante dove rappresenta un importante fattore evolutivo.

Il dimezzamento del numero cromosomico nei gameti si realizza attraverso il processo della **meiosi**. Il termine meiosi significa diminuzione, proprio perché essa da origine a cellule aploidi a partire da cellule diploidi. La meiosi consiste di due divisioni cellulari e produce alla fine di esse, 4 cellule aploidi (gameti). Le due divisioni meiotiche sono simili alla mitosi, tuttavia, presentano, rispetto ad essa alcune importanti differenze.

Innanzitutto, le due divisioni nucleari, sono precedute da **un unico evento di replicazione del DNA** nella fase S dell'interfase che precede la prima divisione meiotica.

Inoltre, ogni cellula prodotta alla fine del processo meiotico presenta un corredo cromosomico aploide

Infine, durante la meiosi avviene un importante rimescolamento dell'informazione genetica. Ogni cellula aploide, avrà di conseguenza, delle combinazioni geniche peculiari. Le due divisioni di cui è composta la meiosi si chiamano rispettivamente prima divisione e seconda divisione meiotica o semplicemente meiosi I e meiosi II. La meiosi I viene indicata anche come divisione *riduzionale* perché in essa avviene il dimezzamento del numero cromosomico. La meiosi II è detta anche divisione *equazionale* in quanto in essa il numero di unità cromosomiche resta invariato. Ognuna delle due divisioni può essere schematizzata nelle quattro fasi già riconosciute nella mitosi: profase, metafase, anafase e telofase. Ciascun termine viene seguito da un numero ordinale romano che specifica a quale delle due divisioni si sta facendo riferimento.

Durante l'interfase premeiotica, il DNA si replica e ogni cromosoma risulterà diviso in due cromatidi fratelli, uniti al centromero.

PROFASE I

Come nella profase mitotica la membrana nucleare inizia a dissolversi mentre i cromosomi si condensano spiralizzandosi fino a formare corpuscoli di forma allungata distinguibili al microscopio ottico. Tuttavia, la profase I è un processo più complesso in cui è possibile distinguere alcune sottofasi. Nel **leptonema** (filamenti sottili) detto anche stadio di **leptotene** i cromosomi, iniziano a spiralizzarsi e hanno l'aspetto di filamenti sottili e lunghi. Al microscopio ottico non si distinguono i due cromatidi fratelli di cui sono composti. Essi sono visibili al microscopio elettronico. Nello **zigonema** (filamenti uniti), detto anche stadio di **zigotene**, si assiste all'appaiamento preciso dei cromosomi omologhi dicromatidici, distinti in materno e paterno in quanto ereditati rispettivamente dalla madre e dal padre. L'appaiamento stretto e preciso dei cromosomi omologhi è detto **sinapsi**.

La sinapsi fra due omologhi avviene mediante la formazione di una struttura proteica detta **complesso sinaptinemale**, visibile solo al microscopio elettronico. In questa fase, i cromosomi, sebbene parzialmente condensati, si mostrano ancora piuttosto allungati e sottili. Poiché ogni cromosoma è formato da due cromatidi, l'appaiamento dei due omologhi forma un gruppo di 4 cromatidi a due a due uniti ai centromeri e strettamente appaiati, che prende nome di **tetrade**, se invece consideriamo la coppia di cromosomi omologhi parliamo di **bivalente**.

Nel **pachinema** (filamenti spessi) o stadio di **pachitene**, i cromosomi continuano a condensarsi e ad accorciarsi, ispessendosi. Essi rimangono sempre strettamente appaiati.

Durante il pachinema i cromosomi omologhi possono scambiarsi frammenti cromatidici, ossia di materiale genetico. Questo evento prende il nome di **crossing-over**.

Si ritiene che il complesso sinapteinemale giochi un ruolo importante durante il processo di crossing-over tra cromatidi non fratelli (materno e paterno) di due cromosomi omologhi in una tetrate (Fig.3).

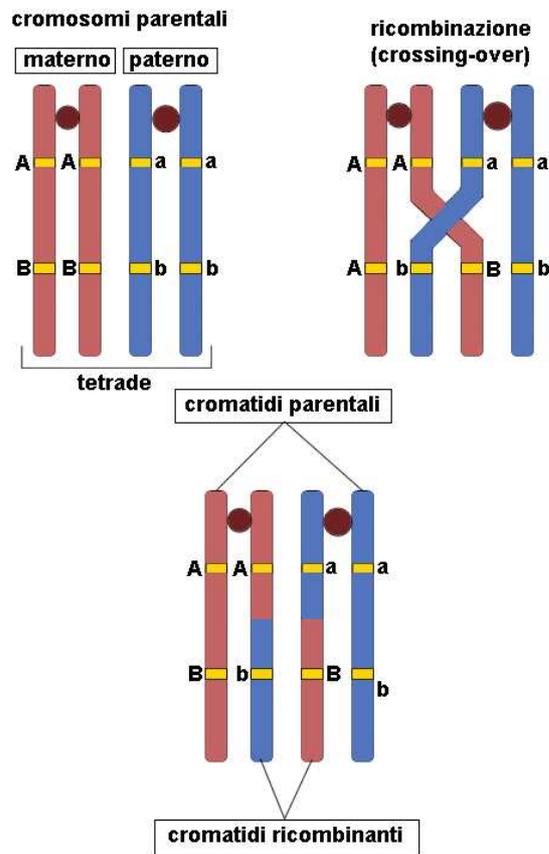


Fig.3 - Crossing-over

Nel **diploonema** (due filamenti) o stadio di **diplozene**, i cromosomi omologhi iniziano a separarsi a partire dal centromero ma rimangono legati nei punti in cui è avvenuto il crossing-over che vengono definiti **chiasmi** (singolare chiasma: incrocio). Ogni chiasma interessa solo due dei quattro cromatidi di cui è composta la tetrate. Il diploonema può avere una durata lunghissima. Negli ovociti primari umani, cellule che matureranno in cellule uovo, lo stadio di diplozene dura fino a 40 anni (Infatti, tutte le cellule della linea germinale femminile iniziano la meiosi I prima della nascita e la completano a partire dalla pubertà. Le ultime cellule sessuali completeranno la meiosi poco prima della menopausa).

Baldanza 2010

Nella **diacinesi** (siamo in tarda profase I) la membrana nucleare si è dissolta e le fibre cromosomiche del fuso che hanno iniziato a formarsi a partire dai due centrosomi polari, si legano ai cinetocori ed i bivalenti migrano sul piano equatoriale del fuso microtubulare.

METAFASE I

Ad allinearsi sul piano equatoriale del fuso microtubulare, non sono i singoli cromosomi dicromatidici, ma le intere tetradi. Ciascuno dei due omologhi è legato a fibre del fuso che provengono da solo uno dei due poli. Inoltre, l'orientamento dei cromosomi materni e paterni di ciascuna coppia di omologhi rispetto ai poli del fuso è casuale e indipendente per ciascuna tetrate. In questa fase, ad opera della trazione delle fibre microtubulari legate ai cinetocori, i bivalenti tendono a separarsi e i chiasmi scorrono lungo i cromosomi verso le loro estremità (**terminalizzazione dei chiasmi**). Alla fine i due omologhi di ciascuna coppia saranno completamente separati.

ANAFASE I

Ciascuna coppia di omologhi si separa nei due cromosomi dicromatidici per effetto dell'accorciamento delle fibre microtubulari legate ai cinetocori. I chiasmi, a loro volta si separano scorrendo lungo i cromatidi. Ciascun cromosoma della coppia di omologhi migra ad un polo opposto del fuso, a differenza dell'anafase mitotica, in cui a migrare a ciascun polo del fuso sono i cromatidi fratelli.

TELOFASE I

I cromatidi si decondensano anche se in genere non completamente; si riforma la membrana nucleare ed ha luogo la citocinesi con formazione di due cellule con numero cromosomico dimezzato. Tuttavia, ogni cromosoma è ancora composto dai due cromatidi fratelli uniti nella regione centromerica.

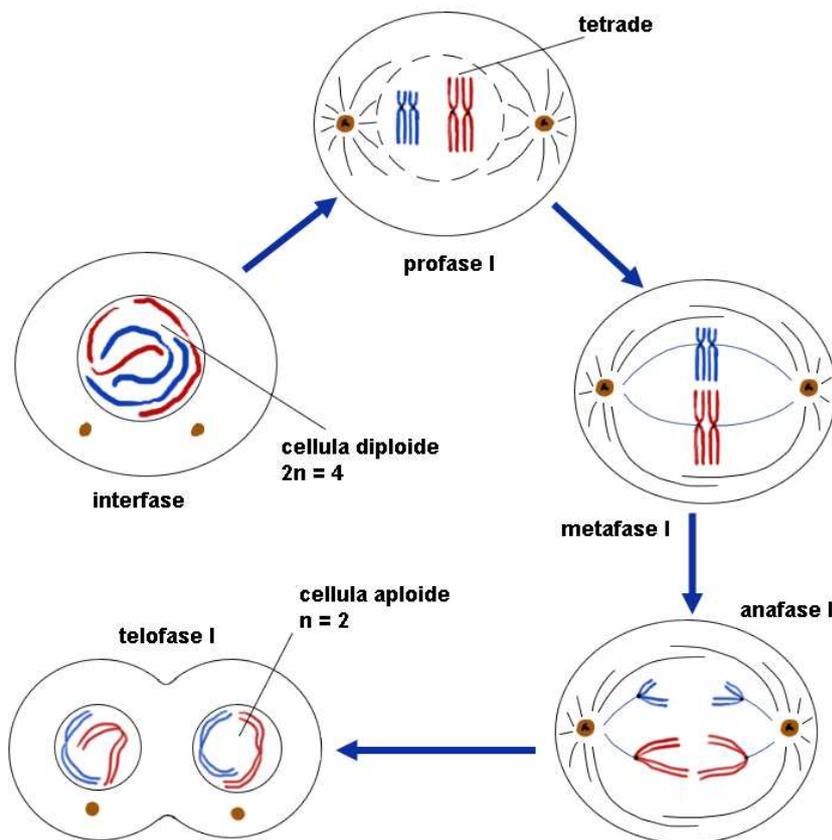


Figura 4 - Schema delle fasi del processo di meiosi I

In figura 4 è illustrato uno schema del processo della meiosi I

L'intervallo che intercorre tra la meiosi I e la meiosi II è definito **intercinesi**.

L'intercinesi può essere molto breve, o addirittura assente ed è priva di fase S (sintesi).

Ogni cellula neofornata va incontro alla meiosi II, del tutto simile ad una mitosi.

PROFASE II

La membrana nucleare si disfa, i cromosomi condensano nuovamente

e si riforma il fuso microtubulare. Non essendoci più le coppie di omologhi, non si assiste ad alcun appaiamento.

METAFASE II

Come in una mitosi, i cromosomi dicromatidici si allineano sul piano equatoriale del fuso e i due cinetocori di ciascun cromatidio fratello si legano a fibre cromosomiche rivolte verso i poli opposti del fuso.

ANAFASE II

I cromatidi fratelli si separano e migrano ai poli opposti del fuso, come per la divisione mitotica. Ogni cromatidio, da questo momento è indicato come cromosoma.

TELOFASE II

In ogni nucleo è presente una singola serie di cromosomi formati ciascuno da un solo cromatidio. I cromosomi si despiralizzano, si riforma la membrana nucleare ed appare il nucleolo. Le fibre del fuso si dissolvono.

Inizia la citocinesi al termine della quale si formeranno due cellule separate.

Riassumendo. Dopo la prima divisione meiotica da una cellula diploide con ciascun cromosoma composto da due cromatidi, se ne formano due aploidi con cromosomi dicromatidici. Ciascuna delle due cellule figlie va incontro alla meiosi II durante la quale si formeranno 4 cellule aploidi con cromosomi monocromatidici.

L'intero processo di divisione meiotica ha dunque importanti conseguenze:

produce cellule germinali con numero cromosomico dimezzato aploide

I cromosomi materni e paterni delle coppie di omologhi, assortiscono casualmente e indipendentemente dalle altre coppie di omologhi e durante l'anafase II migrano ai poli opposti del fuso.

Inoltre, nella prima profase meiotica, il fenomeno del crossing-over produce cromosomi con nuove combinazioni genetiche (*ricombinazione*) che portano ad un aumento della variabilità genetica negli individui della generazione successiva, utile alla popolazione, per far fronte ad eventuali cambiamenti ambientali.

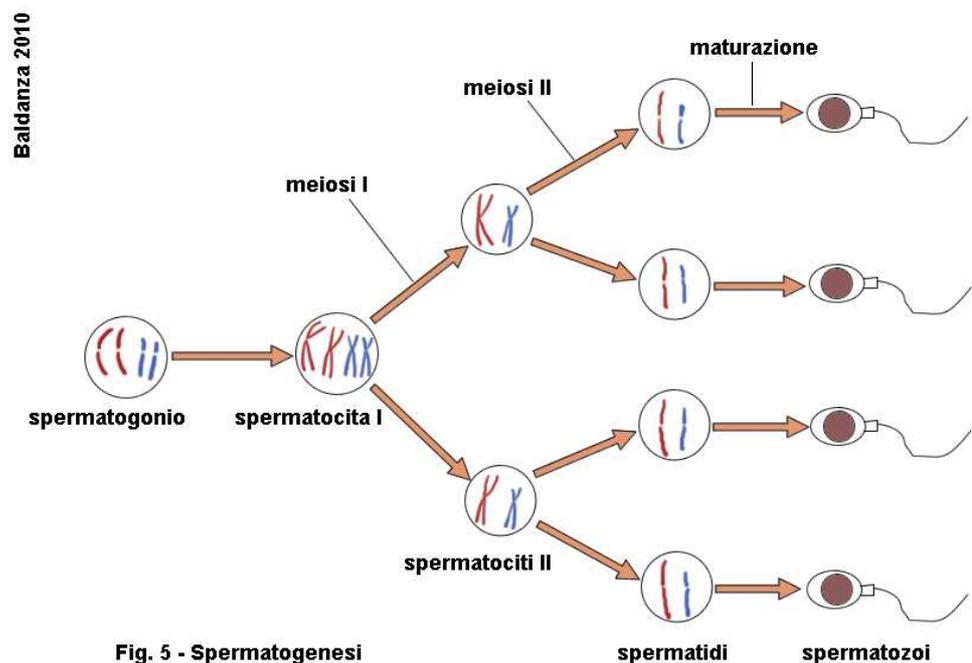
Naturalmente, il processo di formazione dei gameti (meiosi) deve essere precedente alla fecondazione.

Negli animali generalmente, le cellule somatiche sono diploidi e si moltiplicano per mitosi, mentre le uniche cellule aploidi sono i gameti che sono prodotti dal processo meiotico.

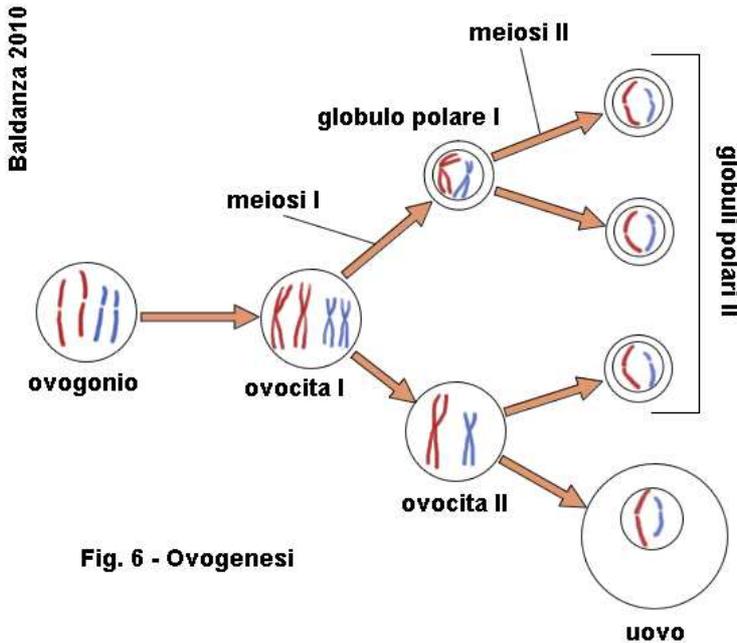
La **gametogenesi**, processo di formazione dei gameti, si distingue in **spermatogenesi** (formazione dei gameti maschili o spermatozoi o spermi), e **ovogenesi** (formazione del gamete femminile o cellula uovo o semplicemente uovo).

Nella spermatogenesi, che negli organismi animali avviene nelle **gonadi** maschili, cioè in speciali organi chiamati **testicoli**, ogni singola cellula diploide della linea germinale, detta **spermatogonio**, diploide, si differenzia in **spermatocita I** (spermatocita primario), anch'esso diploide, che inizia la prima divisione meiotica, al termine della quale si saranno formate due cellule aploidi dette **spermatociti II** (spermatociti secondari). Questi, al termine della meiosi II danno origine a 4 cellule aploidi dette spermatidi che a loro volta maturano in 4 spermatozoi maturi (Fig.5).

Nella ovogenesi, che ha luogo nelle gonadi femminili o ovaie degli organismi animali, un **ovogonio** diploide si differenzia in un **ovocita I** (ovocita primario), diploide, che va incontro alla meiosi I al termine della quale si formano due cellule aploidi,



delle quali solo una sarà l'**ovocita II** (ovocita secondario) che conterrà quasi tutto il citoplasma materno. L'altra cellula figlia, definita **globulo polare primario**, non darà luogo alla formazione di gameti. Al termine della meiosi II, l'ovocita II si sarà diviso producendo un uovo aploide ed un **globulo polare secondario**. Il globulo polare primario può anch'esso dividersi formando altri due globuli secondari aploidi. I globuli polari, al termine della meiosi degenerano. Il processo di ovogenesi produce quindi un solo gamete per ogni evento meiotico (Fig.6).



Tuttavia, non sempre la meiosi produce direttamente i gameti. Ad esempio, in alcuni eucarioti semplici come alcuni funghi ed alghe, la meiosi produce cellule aploidi che si dividono per mitosi generando un organismo aploide che ad un certo momento produrrà per mitosi le cellule gametiche. I gameti, alla fecondazione, formeranno lo zigote diploide che immediatamente subirà meiosi producendo l'individuo aploide. Organismi che presentano un ciclo cellulare del genere sono

chiamati **aplonti** o **aplobionti**.

Invece, le piante, alcune alghe e alcuni funghi sono caratterizzati da un ciclo vitale più complesso, che consiste in un'alternanza di generazioni. Dopo la fecondazione, lo zigote si divide ripetutamente per mitosi producendo un individuo diploide pluricellulare detto **sporofito**. Alcune cellule dell'individuo sporofitico subiscono meiosi producendo spore aploidi che si sviluppano per mitosi e danno origine ad un organismo aploide pluricellulare detto gametofito che produrrà gameti per mitosi. Il gamete maschile e quello femminile si fondono per formare uno zigote diploide che per divisioni mitotiche originerà un nuovo sporofito. Nelle piante a fiore (*angiosperme*), nelle *conifere* (pini, abeti, larici) e nelle felci, la generazione sporofitica è dominante.

Ad esempio, in una pianta di pomodoro, l'organismo di colore verde con radici, fusto e foglie è lo sporofito diploide, mentre i gametofiti sono piccolissimi e poco evidenti. Il gametofito maschile è il granulo pollinico presente nelle antere del fiore. Esso contiene alcune cellule aploidi che per mitosi formano un singolo spermio. Il gametofito femminile è rappresentato dal singolo ovulo, presente nell'ovario florale. Nell'ovulo, si produce per mitosi, la cellula uovo, che fecondata darà origine al seme. Il ciclo vitale appena descritto è tipico degli organismi **aplo-diplonti** o **aplo-diplobionti**.

Gli organismi animali, che formano gameti immediatamente alla fine della meiosi, sono organismi **diplonti** o **diplobionti**.