

---

ATTI ACCADEMIA NAZIONALE DEI LINCEI  
CLASSE SCIENZE FISICHE MATEMATICHE NATURALI  
**RENDICONTI**

---

FULVIO ZAFFAGNINI

**Caratteristiche citologiche ed origine della  
partenogenesi animale diploide. I. Considerazioni  
cariologiche**

*Atti della Accademia Nazionale dei Lincei. Classe di Scienze Fisiche,  
Matematiche e Naturali. Rendiconti, Serie 8, Vol. 66 (1979), n.4, p. 283–289.*  
Accademia Nazionale dei Lincei

<[http://www.bdim.eu/item?id=RLINA\\_1979\\_8\\_66\\_4\\_283\\_0](http://www.bdim.eu/item?id=RLINA_1979_8_66_4_283_0)>

L'utilizzo e la stampa di questo documento digitale è consentito liberamente per motivi di ricerca e studio. Non è consentito l'utilizzo dello stesso per motivi commerciali. Tutte le copie di questo documento devono riportare questo avvertimento.

---

*Articolo digitalizzato nel quadro del programma  
bdim (Biblioteca Digitale Italiana di Matematica)  
SIMAI & UMI*

<http://www.bdim.eu/>



**Zoologia.** — *Caratteristiche citologiche ed origine della partenogenesi animale diploide. I. Considerazioni carilogiche* (\*). Nota di FULVIO ZAFFAGNINI, presentata (\*\*) dal Corresp. E. VANNINI.

SUMMARY. — The different modes of restoration of somatic chromosome number in both accidental and obligatory parthenogenesis have been summarized. In particular, the automictic parthenogenesis of previous Authors has been divided in parthenogenesis with postmeiotic and intrameiotic regulation, according to whether restoration of diploidy takes place after or during meiosis.

La partenogenesi, o sviluppo verginale dell'uovo, può costituire un evento occasionale o un evento normale nella riproduzione degli animali. Nel primo caso abbiamo la partenogenesi accidentale (o facoltativa) diploide; nel secondo caso possiamo avere una partenogenesi facoltativa aploide od una partenogenesi obbligatoria nella quale viene conservato il corredo cromosomico somatico (diploide o poliploide) (Suomalainen, 1950).

La partenogenesi facoltativa aploide si distingue nettamente da quella diploide (accidentale od obbligatoria) sia dal punto di vista carilogico che genetico. Si tratta di uova che subiscono una normale meiosi, le quali se vengono fecondate danno origine a femmine diploidi, se non vengono fecondate si sviluppano senza che intervenga una regolazione cromosomica (almeno nella linea germinale) dando origine a maschi aploidi necessari per la riproduzione anfigonica. Pertanto la partenogenesi facoltativa aploide è strettamente associata alla determinazione del sesso maschile, per cui viene detta partenogenesi arrenotoca; essa ha comportato lo sviluppo di nuovi meccanismi genetici di determinazione del sesso (Whiting, 1945; Suomalainen, 1950; White, 1954, 1973; Crozier, 1975). Tale tipo di partenogenesi si riscontra sporadicamente in alcuni gruppi di Artropodi (certi Coleotteri Scolitidi e Micromaltidi, alcuni Tisanotteri, alcuni Omotteri Aleurodidi e Coccidi, vari Acari) e si è affermata come normale modo di produzione del sesso maschile in un intero ordine di Insetti (Imenotteri) e in un intero ordine di Rotiferi (Monogononti).

Nel presente lavoro tratterò solo della partenogenesi diploide (accidentale ed obbligatoria) mettendo in evidenza in che modo sono stati risolti i vari problemi nucleari e citoplasmatici connessi con lo sviluppo dell'uovo senza fecondazione. In particolare, questa prima parte sarà dedicata ad una analisi sintetica dei modi con cui viene ricostituito o conservato il corredo cromosomico somatico.

(\*) Dipartimento di Ecologia, Università della Calabria.

(\*\*) Nella seduta del 21 aprile 1979.

1. *Partenogenesi accidentale (o facoltativa) diploide.*

La partenogenesi accidentale (la quale diventa facoltativa se la percentuale delle uova che si sviluppano senza fecondazione aumenta) non presenta particolari problemi citologici. Si tratta di uova normalmente anfigoniche, quindi con un normale processo riduzionale, che hanno la capacità di svilupparsi anche senza fecondazione dando origine ad individui vitali e fecondi. La ricostituzione del corredo cromosomico diploide avviene nei seguenti modi:

a) Mancata formazione del 2° globulo polare e restituzione telofasica II: razza tetraploide del Nematode Tilenchide *Meloidogyne hapla* (Triantaphyllou, 1966); forse il tacchino <sup>(1)</sup>;

b) Fusione del nucleo del 2° globulo polare con il pronucleo femminile: razze bisessuate degli Omotteri Coccidi *Lecanium hesperidum* (Thomsen, 1927, 1929) e *Saissetia hemisphaerica* (Suomalainen, 1940); Asteroidei *Asterias glacialis* e *Astropecten*, nei quali la partenogenesi è rudimentale (O. Hertwig, 1890);

c) Fusione di due nuclei polari aploidi (centrali o terminali): *Drosophila parthenogenetica* (Stalker, 1954; Sprackling, 1960);

d) Fusione dei primi due nuclei di segmentazione: Ortottero Tettigoniide *Leptophyes punctatissima* (Cappe De Baillon, 1939); Lepidottero *Bombyx mori* (Tanaka, 1953);

e) Fusione a due a due dei nuclei di segmentazione: Ortottero Acridide *Locusta migratoria* (ipotizzata da Bergerard e Seugé, 1959) <sup>(2)</sup>; razza anfigonica dell'Embiottero *Haploembia solieri* (Stefani, 1959) <sup>(3)</sup>; la regolazione cromosomica mediante fusioni nucleari si può realizzare solo in quelle uova, come

(1) Poiché nel tacchino per partenogenesi nascono solo maschi, la ricostituzione della diploidia deriva probabilmente dalla soppressione o dal rientro del 2° globulo polare (Olsen, 1962). Ciò è in accordo con la prova immunologica, ottenuta da trapianto di tessuto, indicante che gli individui nati per partenogenesi non sono completamente omozigoti (Poole, Healey, Russell e Olsen, 1963).

(2) In *Locusta migratoria*, come nelle altre specie di Acrididi studiate: *Melanoplus differentialis* (King e Slifer, 1934), *Chorthippus longicornis* (Creighton e Robertson, 1941), *Romalea microptera* (Swann e Mickey, 1947) la regolazione cromosomica si attua nel corso della segmentazione, ma il meccanismo (o i meccanismi) di ripristino della diploidia non sono stati precisati. King e Slifer parlano di raddoppiamento dei cromosomi senza divisione cellulare; Swann e Mickey parlano di endomitosi. La regolazione cromosomica non si attua in tutte le cellule, cosicché gli embrioni posseggono un miscuglio (in proporzioni variabili) di cellule aploidi e diploidi. Alla persistenza di un certo numero di cellule aploidi sarebbe dovuto il fatto che la maggior parte degli embrioni presentano malformazioni e muoiono prima o dopo la schiusa. Solo una piccolissima percentuale di larve, quelle che hanno subito una regolazione pressoché completa, raggiungono lo stadio adulto.

(3) Anche in *Haploembia solieri* si forma un mosaico di nuclei aploidi, diploidi e variamente poliploidi; ciò porta alla morte di molte uova in segmentazione. Si sviluppano completamente quelle uova in cui i nuclei aploidi e variamente poliploidi degenerano al momento della formazione del blastoderma.

quelle degli Insetti, nelle quali gli stadi iniziali della segmentazione portano alla formazione di nuclei immersi in un ooplasma unico.

f) Duplicazione progressiva dei cromosomi nel corso della segmentazione in seguito a blocco della mitosi: Fasmidi *Bacillus rossius* (Pijnacker, 1969) e *Clitumnus extradentatus* (Bergerard, 1958) o in seguito a mancata citodieresi e degenerazione delle cellule con corredo cromosomico anomalo: Fasmide *Bacillus rossius* (Scali, 1969);

g) Ricostituzione asincrona della diploidia nel corso dello sviluppo embrionale per separazione dei due cromatidi che in ogni cromosoma erano rimasti uniti per soppressione della seconda divisione meiotica: diverse specie americane di Ortoteri Tetrigidi (Robertson, 1930) <sup>(4)</sup>.

Si tratta quindi di una partenogenesi di tipo primitivo, in cui la regolazione cromosomica avviene senza toccare nella maggior parte dei casi il normale decorso della meiosi; in pochi casi lo sviluppo partenogenetico sopprime la seconda divisione meiotica o ne impedisce il completamento. Molti dei meccanismi di regolazione cromosomica sopra descritti si verificano anche nelle specie in cui la partenogenesi viene indotta sperimentalmente (Vandel, 1931; Rostand, 1950; Beatty, 1957).

Per partenogenesi accidentale vengono prodotti o solo femmine o solo maschi, o ambedue i sessi con netta prevalenza dell'uno o dell'altro sesso; ciò dipende dal tipo di determinazione sessuale della specie, dal comportamento dei cromosomi durante la meiosi e dal meccanismo di regolazione cromosomica. I maschi prodotti sono di solito fertili.

## 2. *Partenogenesi obbligatoria (diploide o poliploide).*

Nella partenogenesi obbligatoria i meccanismi di regolazione cromosomica sono molto vari e complessi; essi possono comportare una normale meiosi o una meiosi alterata o la soppressione totale della meiosi. Se nel processo maturativo ovocitario si verifica un normale appaiamento dei cromosomi omologhi con formazione di bivalenti si parla di *partenogenesi meiotica* (fig. 1), se ciò non si verifica si parla di *partenogenesi ameiotica* (White, 1954).

1) *Regolazione premeiotica.* Endoduplicazione dei cromosomi prima della normale meiosi. Questo tipo di regolazione cromosomica è stato osservato per lo più in specie poliploidi.

2) *Regolazione postmeiotica.* La regolazione postmeiotica si realizza dopo due divisioni meiotiche complete mediante i seguenti meccanismi:

a) fusione dei primi due nuclei di segmentazione;

(4) È più probabile che l'interpretazione di Robertson non sia corretta e che la diploidia nei Tetrigidi si ricostituisca per duplicazione dei cromosomi nel corso della segmentazione come negli Acrididi (Narbel-Hofstetter, 1964; White, 1973).

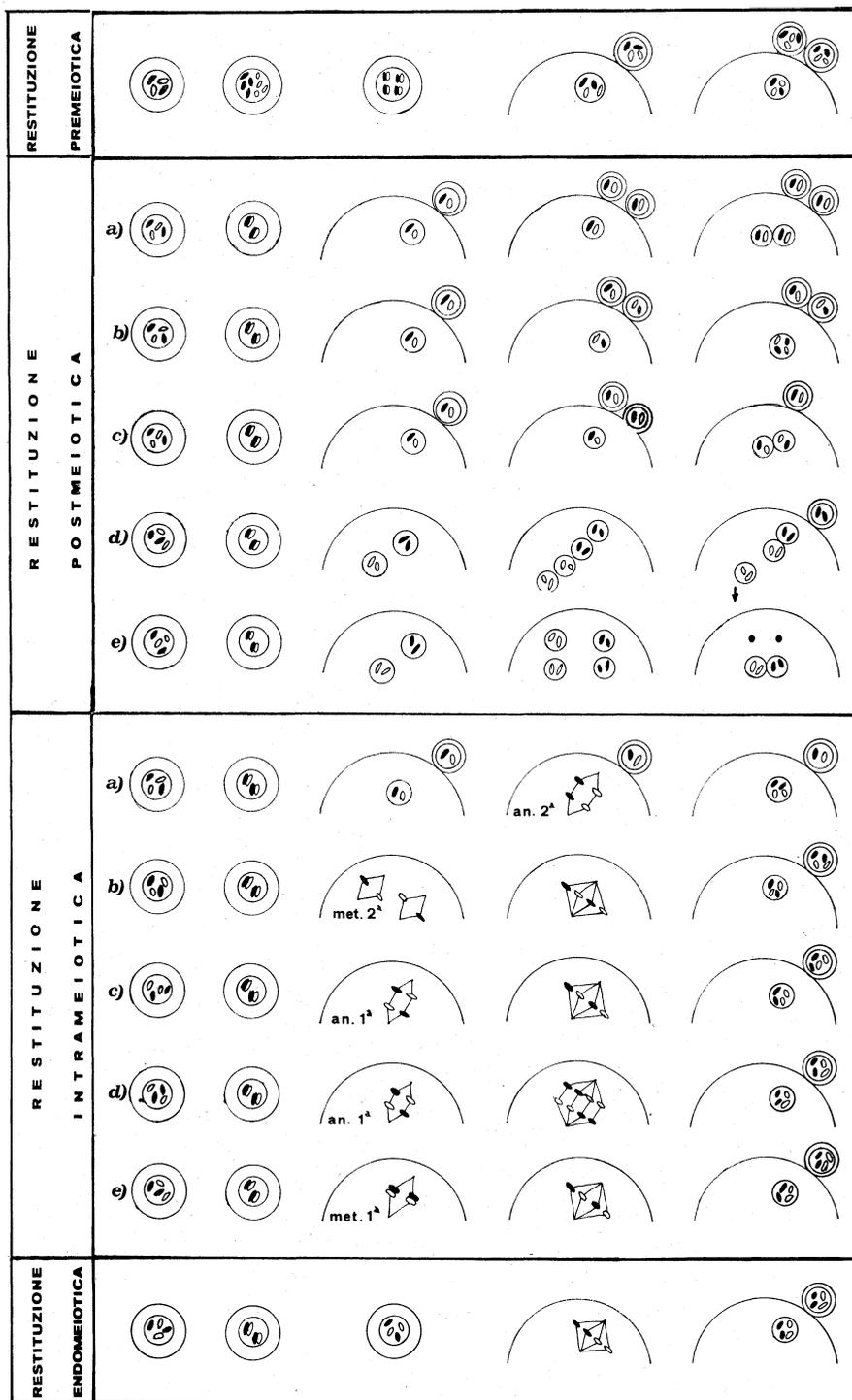


Fig. 1. - Meccanismi di ricostituzione del corredo cromosomico somatico nella partenogenesi obbligatoria meiotica. Per la spiegazione vedi il testo.

- b) endoduplicazione dei cromosomi dopo la telofase II prima della formazione del pronucleo, o prima dell'inizio della segmentazione;
- c) fusione del nucleo del 2° globulo polare con il pronucleo femminile;
- d) fusione dei due nuclei polari aploidi centrali;
- e) fusione del pronucleo femminile con uno dei due nuclei provenienti dalla divisione del 1° globulo polare.

Queste modalità di regolazione cromosomica si riscontrano in massima parte anche nella partenogenesi accidentale o facoltativa diploide. La ricostituzione della diploidia mediante fusione di nuclei di segmentazione o mediante endoduplicazione dei cromosomi è rara nella partenogenesi obbligatoria; essa porta ad una completa omozigosi per tutti i loci genici.

### 3) *Regolazione intrameiotica.*

- a) Mancata formazione del 2° globulo polare e fusione delle due piastre anafasiche II (restituzione anafasica II);
- b) mancata espulsione del 1° globulo polare ed unione delle due piastre metafasiche II in una unica piastra metafasica diploide;
- c) mancata espulsione del 1° globulo polare e fusione delle due piastre anafasiche I (restituzione anafasica I);
- d) separazione dei cromatidi durante l'anafase I o la telofase I: se si considera la separazione dei cromatidi nel corso della prima divisione meiotica come una seconda divisione estremamente ridotta, allora l'unico globulo polare espulso diventa il secondo;
- e) disgiunzione dei bivalenti in metafase I.

Mi è sembrato opportuno fare una distinzione tra partenogenesi in cui la ricostituzione del corredo cromosomico si attua dopo il completamento della meiosi (regolazione postmeiotica) e partenogenesi in cui essa si attua nel corso della meiosi (regolazione intrameiotica). Ambedue i tipi di partenogenesi corrispondono a quella che Autori precedenti hanno chiamato *partenogenesi automittica*, in quanto il nucleo ovocitario prima diventa aploide e poi torna diploide per fusione con un altro nucleo proveniente dallo stesso ovocita o per duplicazione dei cromosomi (Suomalainen, 1950). La regolazione intrameiotica comporta l'alterazione di una delle due divisioni meiotiche, con soppressione del 1° o del 2° globulo (o nucleo) polare, per cui alla fine viene formato un solo polocita (o nucleo polare).

4) *Regolazione endomeiotica.* Disgiunzione endonucleare dei bivalenti durante la profase I (endomeiosi), seguita da una sola divisione equazionale con emissione di un globulo polare diploide. Considerando i fenomeni di coniugazione e deconiugazione endonucleari come prima divisione meiotica, allora la divisione equazionale che segue diventa la seconda divisione meiotica.

5) *Regolazione ameiotica*. Soppressione totale della meiosi (*partenogenesi apomittica*) sostituita di solito da una sola divisione equazionale. In alcune specie, come nel Blattide *Pycnoscelus surinamensis* (Matthey, 1945), nel Fasmide *Carausius morosus* (Pijnacker, 1966) e nei Gasteropodi Prosobranchi del genere *Melanoides* (Jacob, 1957), vi sono due divisioni maturative equazionali. Questo tipo di regolazione cromosomica è il più comune; esso si riscontra tra l'altro nelle specie con cicli eterogonici (ad eccezione degli Afidi in cui c'è endomeiosi e degli Imenotteri Cinipidi in cui sembrano esservi fenomeni sinaptici) ed è il modo più semplice di conservazione del corredo cromosomico somatico nelle razze o specie poliploidi, soprattutto quando il grado di ploidia è di ordine dispari.

Per una indicazione delle specie che presentano i meccanismi di regolazione cromosomica sopra riportati rimando a Suomalainen (1950, 1962), Narbel-Hofstetter (1964), White (1973).

Con la partenogenesi obbligatoria nascono normalmente solo femmine (*partenogenesi telitoca*), perché i meccanismi di ricostituzione del corredo cromosomico somatico messi in atto dalle varie specie portano di solito alla conservazione del genotipo femminile. Pertanto si può ritenere che la rarefazione o la scomparsa dei maschi, almeno nei casi in cui la determinazione del sesso è legata ai cromosomi sessuali, sia una diretta conseguenza della partenogenesi.

Nella partenogenesi telitoca i maschi, la cui comparsa come abbiamo visto è sporadica, sono di solito sterili. Evidentemente le cause che hanno portato ad una alterazione della meiosi nell'ovogenesi fanno sentire il loro effetto anche nella spermatogenesi. Invece nelle specie eterogoniche con maschi diploidi, questi vengono prodotti regolarmente nella fase anfigonica del ciclo e sono fertili. La stessa femmina partenogenetica, ad eccezione di alcune specie di Afidoidei Fillosseridi, produce sia femmine anfigoniche che maschi (*partenogenesi deuterotoca*). Il meccanismo citologico che sta alla base della determinazione del sesso maschile non è stato delucidato in tutti i gruppi. Il caso meglio conosciuto è quello degli Afidoidei (Morgan, 1912; Schwartz, 1932; Orlando, 1974).

La partenogenesi telitoca è ampiamente distribuita nel regno animale: Plateminti (Turbellari, Trematodi), Aschelmini (Nematodi, Rotiferi, Gastrotrichi), Anellidi (Oligocheti), Molluschi (Gasteropodi Prosobranchi), Tardigradi, Artropodi (Crostei, Acari, Insetti), Vertebrati (Rettili). Probabilmente essa è sorta ripetutamente e indipendentemente, poiché i diversi tipi di regolazione cromosomica sono irregolarmente distribuiti (White, 1954). Pur essendo molto diffusa, la partenogenesi telitoca si riscontra spesso in singole specie o in razze; nei pochi casi in cui è presente in tutti i rappresentanti di un gruppo zoologico a livello di famiglia, sottordine, ordine, essa si alterna il più delle volte con la riproduzione anfigonica (Nematodi Rabdiasoidei, Rotiferi Monogononti, Crostei Cladoceri, Omotteri Afidoidei, Ditteri Cecidomioidi, Imenotteri Cinipidi). Solo i Rotiferi Bdelloidei ed i Gastrotrichi Chetonotoidei sono costituiti da sole femmine. Quando la telitochia è poco rappresentata in un gruppo non è raro trovare specie vicine o razze nell'ambito della stessa

specie che presentano meccanismi di regolazione cromosomica differenti; quando la telitochia è presente in tutti i componenti una famiglia, un sottordine, un ordine, essa sembra attuarsi con lo stesso meccanismo di regolazione cromosomica in tutti gli appartenenti al gruppo.

## BIBLIOGRAFIA

- BEATTY R. A. (1957) - «Parthenogenesis and Polyploidy in Mammalian Development», Cambridge University Press, 132 pp.
- BERGERARD J. (1958) - «Bull. Biol. Fr. Belg.», 92, 87-182.
- BERGERARD J. e SEUGÉ J. (1959) - «Bull. Biol. Fr. Belg.», 93, 16-37.
- CAPPE DE BAILLON P. (1939) - «C.R. Acad. Sc. Paris», 208, 463-465.
- CREIGHTON M. e ROBERTSON W. R. B. (1941) - «J. Hered.», 32, 339-341.
- CROZIER R. H. (1975) - «Animal Cytogenetics», 3 (7), 95 pp., Gebrüder Bornträger, Berlin, Stuttgart.
- HERTWIG O. (1890) - «Jenaische Zeit. Naturwiss.», 24, (citato da Vandel, 1931).
- JACOB J. (1957) - «Trans. Roy. Soc. Edinb.», 63, II, 341-352.
- KING R. C. e SLIFER E. H. (1934) - «J. Morph.», 56, 603-620.
- MATTHEY R. (1945) - «Rev. Suisse Zool.», 52, 1-109.
- MORGAN T. H. (1912) - «J. exp. Zool.», 12, 379-398.
- NARBEL-HOFSTETTER M. (1964) - «Protoplasmatologia», 6, F 2, 163 pp.
- OLSEN M. W. (1962) - «J. Genet.», 58, 1.
- ORLANDO E. (1974) - «Monitore Zool. Ital.» (N.S.), 8, 61-70.
- PIJNACKER L. P. (1966) - «Chromosoma», 19, 99-112.
- PIJNACKER L. P. (1969) - «Genetica», 40, 393-399.
- POOLE H. K., HEALEY W. V., RUSSELL P. S. e OLSEN M. W. (1963) - «Proc. Soc. Exptl. Biol. Med.», 113, 503.
- ROBERTSON W. R. B. (1930) - «J. Morph.», 50, 209-257.
- ROSTAND J. (1950) - «La Parthénogenèse Animale», Presses Universitaires de France, Paris, 161 pp.
- SCALI V. (1969) - «Rend. Acc. Naz. Lincei, Classe Sci. fis. mat. nat.», ser. VIII, 46, 110-116.
- SCHWARTZ H. (1932) - «Z. Zellforsch.», 15, 645-686.
- SPRACKLING L. S. (1960) - «Genetics», 45, 243-256.
- STALKER H. D. (1954) - «Genetics», 39, 4-34.
- STEFANI R. (1959) - «Caryologia», 12, 1-70.
- SUOMALAINEN E. (1940) - «Ann. Acad. Sci. Fenn.», ser. A, 57 (6), 1-30.
- SUOMALAINEN E. (1950) - «Advanc. Genetics», 3, 193-253.
- SUOMALAINEN E. (1962) - «Ann. Rev. Entomol.», 7, 349-366.
- SWANN M. F. e MICKEY G. H. (1947) - «Proc. Louisiana Acad. Sci.», 10, 78-92.
- TANAKA Y. (1953) - «Advanc. Genetics», 5, 239-317.
- THOMSEN M. (1927) - «Z. Zellforsch.», 5, 1-116.
- THOMSEN M. (1929) - «Trans. IV Int. Congr. Entomol. Ithaca», 18-24.
- TRIANAPHYLLOU A. C. (1966) - «J. Morph.», 118, 403-414.
- VANDEL A. (1931) - «La Parthénogenèse», G. Doin et C<sup>ie</sup> Éditeurs, Paris, 412 pp.
- WHITE M. J. D. (1954) - «Animal Cytology and Evolution», 2nd Ed., Cambridge University Press, 454 pp.
- WHITE M. J. D. (1973) - «Animal Cytology and Evolution», 3rd Ed., Cambridge University Press, 961 pp.
- WHITING P. W. (1945) - «Quart. Rev. Biol.», 20, 231-260.