

**Appunti di Zoologia**  
**Prof. Biagio D'Aniello**

**STRATEGIE DI SVILUPPO**

Lo sviluppo può avvenire completamente nel corpo materno o le uova sono deposte all'esterno.

**Definizioni tradizionali**

**Oviparità:** modalità per cui l'uovo è deposto e si sviluppa all'esterno del corpo dell'organismo madre.

**Viviparità:** l'embrione è ritenuto nel corpo della madre, la quale fornisce un supporto nutrizionale.

Negli organismi che utilizzano una strategia vivipara, la nascita coincide con il parto, nei vivipari con la schiusa.

**Ovoviviparo:** un termine introdotto per indicare una via intermedia tra la viviparità e l'oviparità. Indica un tipo di modalità riproduttiva per cui l'uovo viene ritenuto fino alla schiusa nel corpo materno, ma non presuppone alcun supporto metabolico o scambio con i tessuti materni. Questo però non accade mai, quanto meno la madre predispone l'ambiente chimico ideale (scambio di gas o nutrienti elementari). L'uso di questo termine è sconsigliato perché non fornisce alcuna indicazione tra i rapporti madre/uovo. Meglio considerare questi casi come generica viviparità e provare a dare successivamente delle definizioni più esplicative per le modalità di sviluppo embrionale.

All'interno dei vertebrati la viviparità non è nota negli agnati. Nei condroitti è molto diffusa, ma rara in osteitti e anfibi. I rettili hanno un'alta incidenza di viviparità, ma solo nel gruppo degli squamati. Gli uccelli sono tutti ovipari e i mammiferi tutti vivipari (tranne le poche specie di monotremi viventi che depongono le uova e poi allattano i piccoli).

La gestazione può avvenire lungo i tubuli delle vie riproduttive, quindi tratti oviduttali (es. rettili e condroitti) o utero (mammiferi). Nei teleostei gli ovari sono in diretto collegamento con l'esterno mediante un poro. Non essendo presenti vie di trasporto delle uova, le specie vivipare incubano l'embrione nel lume dell'ovario (sviluppo intralume) o addirittura nel follicolo ovarico (sviluppo follicolare). Da notare che in questi casi la fecondazione precede l'ovulazione.

## Diffusione della viviparità nei vertebrati

Taxon	Agnati	Condroitti	Osteitti	Anfibi	Rettili	Uccelli	Mamiferi
<b>Frequenza in %</b>	<b>0</b>	<b>65</b>	<b>2,8</b>	<b>3%</b>	<b>20</b>	<b>0</b>	<b>99</b>
<b>Esempi</b>	0	Squalo balena, Squalo maccarello, Razze	Latimeria, Guappy, Pesce quattrocchi	<i>Salamandra atra</i> , Salamandra pezzata, Pletodontidi, Diversi apodi	Luscengola, Vipera, Diverse altre specie di squamati di numerose famiglie	0	Tutti i mammiferi euteri e marsupiali

La viviparità è presente anche negli invertebrati, di regola con forme molto primitive, anche se esistono casi ben documentati di forme di viviparità molto elaborate. Alcune spugne si limitano a trattenere l'uovo fino alla formazione della larva. Analogamente alcune meduse trattengono le uova dopo la fecondazione interna in speciali invaginazioni del corpo materno fino allo sviluppo della planula (es. *Cyanea sp.*); in altri casi tutto lo sviluppo avviene nelle tasche, anche le fasi embrionali sono accorciate e nascono direttamente giovani meduse (es. *Stygiomedusa sp.*). Anche i rotiferi presentano varie specie vivipare e più raramente gli anellidi policheti, nei quali l'embrione si sviluppa nel celoma. Nei molluschi gasteropodi la larva può svilupparsi nella cavità palleale (es. vermetidi) o nelle vie genitali (es. *Littorina saxatilis*, *Viviparous viviparous*), mentre in alcuni lamellibranchi le uova sono trattenute sulle branchie fino allo sviluppo della larva (es. *unionidi*). Tra gli artropodi, gli scorpioni presentano una viviparità molto spinta, con gli embrioni che possono essere nutriti attraverso una sorta di cordone ombelicale, il quale incorpora i nutrienti direttamente dall'intestino. Anche negli insetti ci sono casi di viviparità, come ad esempio in molte specie di afidi, coleotteri (es. Stafilinidi) e ditteri (es. generi *Sarchophaga* e *Glossina*) e rari casi nei tricoteri (es. *Notanatomica vivipara*). Nei ditteri pupipari sono partorite in alcuni casi direttamente le pupe, cioè tutto lo sviluppo embrionale si compie all'interno delle vie riproduttive materne.

**Modalità nutrizionali dell'embrione**

**Lecitotrofia:** l'embrione si sviluppa esclusivamente con i nutrienti presenti nel vitello (tuorlo) dell'uovo (es. ovviamente tutti gli ovipari; tra i vivipari, molti rettili squamati; qualche anfibio e alcuni condroitti e osteitti e quasi tutti gli invertebrati).

**Matrotrofia:** l'embrione utilizza nutrienti prelevati dalla madre che fornisce tali sostanze (es. mammiferi, scorpioni).

Spesso l'embrione inizia lo sviluppo con la lecitotrofia, poi successivamente passa alla matrotrofia.

### Modalità di sviluppo embrionale e trasferimento dei nutrienti

**Oviparità lecitotrofica:** sono deposte uova e l'embrione è nutrizionalmente autonomo.

**Viviparità lecitotrofica:** le uova non sono deposte, ma l'embrione è autonomo.

**Viviparità matrotrofica:** l'embrione è ritenuto e gli vengono forniti nutrienti con varie modalità dai tessuti materni.

**Oviparità matrotrofica:** caso particolare per cui le uova fecondate assorbono grandi quantità di secrezioni oviduttali (nutrienti) prima di essere deposte.

	<b>Oviparità</b>	<b>Viviparità</b>
<b>Lecitotrofia</b>	Loricati; Cheloni; molti squamati e anamni; uccelli Maggioranza assoluta degli invertebrati e degli osteitti.	Molti squamati; pochi anfibi; alcuni condroitti e osteitti. Maggioranza degli invertebrati vivipari.
<b>Matrotrofia</b>	Mammiferi monotremi	Pochi squamati; alcuni anfibi, condroitti e osteitti; mammiferi euteri. Scorpioni.

E' ovvio che il presupposto fondamentale per l'evoluzione della viviparità è la fecondazione interna. Tuttavia, esistono casi di viviparità associati alla fecondazione esterna.

**Pseudoviviparità:** forma inusuale di oviparità per cui le uova fecondate all'esterno, sono poi incubate in strutture interne della femmina o del maschio, come cavità gastrovascolare (anemoni), camera branchiale (molluschi), tasche sulla cute (ippocampi), bocca (alcuni pesci).

### I maschi con il pancione

I signatidi maschi dopo la fecondazione esterna raccolgono le uova in un sacca addominale (marsupio) nella quale gli embrioni contrarranno delle connessioni anatomiche con i tessuti paterni. Alla fine della gestazione avviene un parto maschile.

### **Siti di deposizione delle uova**

Le uova possono essere lasciate libere nella colonna d'acqua (osteitti marini pelagici; molti invertebrati marini). In molti pesci le uova sono deposte sulle foglie delle piante acquatiche, sulle quali si attaccano grazie ad un secreto appiccicoso. I genitori possono provvedere a ripulirle e ventilarle. Le uova degli squali sono provvisti di cirri che servono per agganciarsi alla vegetazione. Gli anfibi depongono le uova in acqua singolarmente o in cordoni; a volte anche sulle foglie della vegetazione ripariale, dalle quali i girini cadono nell'acqua alla schiusa. I tritoni spesso ripiegano le foglie delle piante acquatiche per nasconderle meglio. Anche gli organismi terrestri depongono spesso le uova sulle piante. La scelta della madre spesso ricade su piante commestibili per il neonato se erbivoro (es. farfalle). I parassitoidi depongono le uova negli ospiti, così le larve hanno a disposizione tutto il materiale energetico necessario per il loro sviluppo (es. l'*Ammophila* depone l'uovo in un bruco; *Aphidius* in un afide). Le uova possono essere anche attaccate alle rocce, di regola sotto o in cavità poco visibili e accessibili. Molte specie preparano accuratamente i siti in cui deporre le uova: i rettili scavano buche; gli uccelli costruiscono nidi ben nascosti o in luoghi inaccessibili per i predatori. I nidi sono costruiti intrecciando vari materiali vegetali o impastati con la saliva e il fango (rondini). Lo spinarello produce un collante nel fegato che utilizza per attaccare i materiali usati per il nido. Alcune specie di anfibi portano le uova attaccate al corpo (es. la femmina si *Pipa pipa* con uova sul dorso o il maschio di *Alytes obstetricans*, con le uova attaccate alla regione posteriore del corpo).

### **Pattern di trasferimento nutrienti dalla madre all'embrione**

**Placentotrofia** (contatto diretto). La placenta è un organo della nutrizione embrionale costituito dall'unione dei tessuti materni e embrionali. Nei mammiferi la placenta è di derivazione **corioallantoidea**. In quella più evoluta il i villi coriali penetrano in lacune di sangue dell'utero materno (placenta emocoriale). In altri vertebrati la placenta può essere costituita dal sacco vitellino (placenta **vitellina**).

**Trofodermia**: in questo caso i nutrienti materni, prodotti come secrezioni uterine, sono assorbiti con strutture specializzate embrionali. Quindi, non c'è un contatto diretto con i tessuti materni. L'embrione può assorbire i nutrienti con la superficie esterna del corpo

(**dermotrofia**) o attraverso derivati intestinali (**enterotrofia**), detti **trophotaeniae** (es. condroititi).

**Oofagia:** ingestione di uova non fecondate durante gestazione ad opera degli embrioni in via di sviluppo (es. squalo mako).

**Adelfofagia:** ingestione di fratelli durante gestazione. Nella salamandra avviene occasionalmente, quando la femmina non riesce a partorire per ragioni climatiche. Nello squalo toro sono prodotti sistematicamente fratelli più piccoli per alimentare gli embrioni più avanti nello sviluppo.

### **Svantaggi e vantaggi delle strategie vivipare e ovipare**

La scelta di una determinata strategia riproduttiva è uno dei fattori più importanti che favoriscono il successo evolutivo individuale. Molti animali hanno ottenuto un buon successo evolutivo attraverso l'oviparità, altri hanno scelto una strategia riproduttiva alternativa: la viviparità. Queste due modalità presentano sia dei vantaggi sia degli svantaggi e si sono affermate alternativamente in relazione al tipo di nicchia ecologica della specie.

**Svantaggi oviparità:** predazione uova, attacchi microbici, disidratazione, esposizione a raggi ultravioletti e temperature estreme.

**Svantaggi viviparità:** i problemi di reperimento del cibo della madre si riflettono sulla sopravvivenza della prole; limiti di spazio nello sviluppo; limitazione del numero gravidanze (limiti nell'output riproduttivo).

Quindi, la viviparità può evolvere solo dopo un'analisi dei costi e dei benefici. Spesso con l'oviparità si possono ottenere gli stessi benefici della viviparità. Ad esempio negli uccelli c'è un'oviparità specializzata, per cui c'è termoregolazione delle uova ad opera dei genitori (cova); protezione contro la disidratazione e gli attacchi microbici mediante un guscio duro, membrane e albume; protezione contro i predatori operata dai genitori, dal mimetismo delle uova o grazie alla costruzione di nidi inaccessibili.

### **SVILUPPO POSTEMBRIONALE**

**NOTA:** lo studente è autorizzato a discutere gli argomenti che seguono su schemi da lui stesso elaborati.

Lo sviluppo può essere diretto o indiretto. Nel primo caso la fase embrionale termina con la nascita di un organismo strutturalmente simile all'adulto. Nei poriferi lo sviluppo avviene attraverso una fase larvale (**parenchimula** o **anfibrastula**). Numerose sono le fasi larvali

degli cnidari che si susseguono in un ciclo particolarmente complesso: **planula** (tutti), l'**efira** (solo scifozoi) e l'**actinula** (solo idrozoi). Numerosissime forme larvali sono anche note nei plattelminti, che raramente hanno uno sviluppo diretto. Nei turbellari possono essere presenti due forme larvali liberamente natanti (**larva di Muller e di Goette**). Nei trematodi parassiti le larve vivono liberamente (**miracidio e cercaria**); formano cisti (**metacercarie**); oppure vivono in ospiti (**sporocisti e redie**). Nei cestodi le larve vivono quasi esclusivamente nell'ospite (**oncosfera, idatide, cisticerco**) e raramente hanno una vita libera (**coracidio** del botriocefalo). I nematodi e i rotiferi hanno uno sviluppo diretto. Le fasi larvali attribuite ai nematodi in realtà sono molto simili all'adulto, ma subiscono molte mute durante l'accrescimento. Nei molluschi cefalopodi lo sviluppo è diretto, così come nei gasteropodi polmonati. Nei bivalvi marini e alcuni gasteropodi è presente una larva **trocofora**, spesso con un secondo stadio larvale (**veliger**) nei bivalvi. Una larva particolare è presente nei molluschi dulciacquicoli (*Unio, Anodonta*): il **glochidio**, una larva parassita che si attacca alle branchie dei pesci. La trocofora ha la forma di una trottola e presenta corone di ciglia per il movimento. Una larva di tipo trocofora è anche presente nei policheti, mentre gli altri anellidi hanno uno sviluppo diretto. Tra gli artropodi, gli aracnidi hanno sviluppo diretto, mentre in crostacei e insetti è vario. Nella maggioranza dei crostacei si sviluppa un **nauplio**. Poi possono essere presenti forme larvali aggiuntive. Gli insetti apterigoti presentano uno sviluppo diretto (**ametaboli**). Altri possono presentare una metamorfosi incompleta (**emimetaboli**, es. ortotteri, odonati) o completa (**olometaboli**, es. imenotteri, coleotteri, ditteri, lepidotteri). Nei emimetaboli la forma adulta è raggiunta progressivamente attraverso una serie di mute. Gli insetti olometaboli hanno una metamorfosi estensiva che si compie in uno stadio intermedio (**pupa**). Gli echinodermi presentano delle larve ciliate diverse nei vari gruppi. Negli echinoidei c'è un **echinopluteo** e un **ofiopluteo** degli ofiuroidei. Gli asteroidei passano attraverso una **bipinnaria**, che si trasforma in una **brachiolaria**; gli oloturoidei producono un'**auricolaria** che si trasforma prima in una **doliolaria**, poi in **pentactula**. La larva dei crinoidei è una **doliolaria**. I cordati inferiori presentano tutti delle fasi larvali; quella delle ascidie è detta girino per la somiglianza con la larva degli anfibii anuri. Nei vertebrati lo sviluppo è in prevalenza diretto, tranne che in anfibii e pesci (con delle eccezioni) in cui vi è una forma larvale. Negli anfibii si ha una metamorfosi eclatante per cui i tessuti e gli apparati embrionali sono quasi tutti sostituiti da quelli dell'adulto.