

NIENTE SESSO,
SIAMO BDELLOIDEI

DIEGO FONTANETO, naturalista. Consegue il dottorato di ricerca a Milano, lavora come ricercatore all'estero per alcuni anni tra Inghilterra e Svezia e nel 2012 torna in Italia all'Istituto per lo Studio degli Ecosistemi del CNR di Verbania Pallanza. Lavora principalmente come zoologo con domande, approcci e metodi a cavallo tra ecologia ed evoluzione. È membro dei comitati editoriali di "Biogeographia", "Hydrobiologia", "Italian Journal of Zoology", "Journal of Limnology" e "PLOS ONE".

Uno dei cardini dell'evoluzione biologica degli organismi pluricellulari, ad esempio animali e piante, è che gli adattamenti all'ambiente e i meccanismi di diversificazione e speciazione avvengano grazie al rimescolamento genetico che agisce ad ogni generazione grazie alla riproduzione sessuale. L'unione dei gameti, noti come spermatozoo e uovo negli animali, produce prole che è simile ai genitori per molti caratteri, ma in cui nessun individuo è mai identico né ai genitori, né ai fratelli e alle sorelle.

Questa sorta di magia è dovuta a un processo cellulare che si chiama meiosi, usato per produrre i gameti (chiamati spermatozoi e uova negli animali). La meiosi inizia da una cellula singola parentale nelle gonadi: questa cellula, come tutte le altre cellule dell'organismo, è diploide, ovvero ha due copie di ogni cromosoma, ed ogni cromosoma è presente quindi in coppia. Ad esempio, nelle cellule umane ci sono 23 coppie di cromosomi, per un totale di 46 cromosomi [Fig. 1]; il numero di cromosomi è molto variabile: le zanzare hanno 6 cromosomi totali, il gatto 38, il cane 78, e alcune piccole farfalle addirittura 268. La meiosi è un processo complicato, diviso in due fasi, in cui si assiste a un

mare nutrono in gran copia: a tutti sono care le opere di Citerea dalla bella co-

accoppiamento dei cromosomi omologhi (le due copie della coppia), che portano informazioni genetiche simili ma non identiche, a una duplicazione dei cromosomi, a successive divisioni, e alla fine, per ogni cellula parentale, produce quattro cellule finali (i gameti), ognuna con solo un cromosoma per coppia. I gameti hanno metà del numero di cromosomi presenti nel patrimonio genetico dell'organismo che li produce e la fusione dei gameti prodotti dal padre e dalla madre porta ad un nuovo individuo con un numero di cromosomi completo (due per coppia, come nei genitori). La variabilità che si ottiene nella progenie è dovuta al fatto che la scelta di quale cromosoma per ogni coppia venga passato dall'organismo genitore ai propri gameti è casuale, e l'unione casuale dei gameti dei due genitori in un nuovo organismo aumenta ulteriormente la variabilità. Ma non è finita, perché ci sono meccanismi all'interno della meiosi che promuovono variabilità a livello di ancora maggiore dettaglio con scambi tra i cromosomi di ogni coppia, un processo chiamato *crossing-over*.

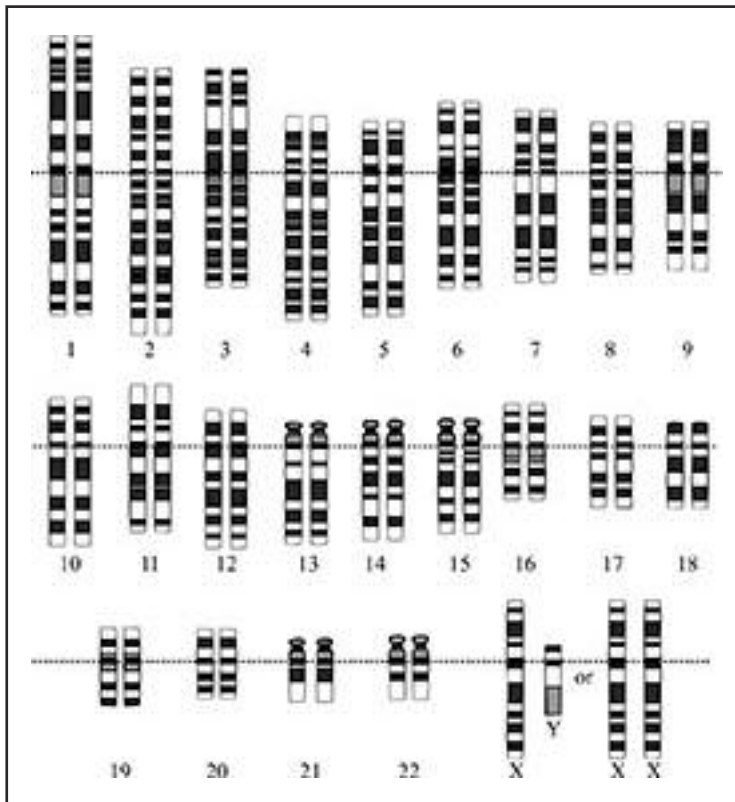


Figura 1. Rappresentazione schematica delle 23 coppie di cromosomi umani. Le bande di grigio individuano l'omologia tra i cromosomi di ogni coppia. Le coppie di cromosomi da 1 a 22 sono ordinate in base alla loro lunghezza decrescente, mentre la 23a coppia di cromosomi nella nostra specie identifica il sesso dell'individuo e i singoli cromosomi sessuali sono chiamati X e Y. Courtesy WikiCommons.

rona. Docili la accompagnavano lupi grigi e leoni feroci, orsi e veloci pantere, mai

1.
Jerry A. Coyne, Allen H. Orr, *Speciation*, Sinauer Associates, Sunderland (MA) 2004, p. 545.

La meiosi comporta elevata variabilità genetica nei gameti e la loro successiva unione a creare un nuovo individuo ha due conseguenze fondamentali: da un lato permette di avere una diversità genetica (e quindi anche morfologica, fisiologica, ecologica, comportamentale, ecc.) all'interno delle popolazioni, su cui poi agisce la selezione naturale, e dall'altro lato permette accoppiamenti e flusso genico solo tra organismi che siano compatibili per unire i propri gameti. Ad esempio, un gamete di un individuo di una specie con 48 cromosomi (24 coppie) ha 24 cromosomi di un certo tipo e non potrà unirsi se non con un gamete del sesso opposto con 24 cromosomi dello stesso tipo. Queste due pressioni opposte, variabilità da un lato ma coesione dall'altra, sono la ragione per cui esistono le specie nel mondo animale e vegetale: le specie sono infatti gruppi di popolazioni di organismi simili ma non necessariamente identici tra loro per caratteristiche morfologiche ed ecologiche (variabilità genetica all'interno della specie), in grado di produrre prole fondendo i propri cromosomi (grazie alla meiosi che produce i gameti), ed isolati da altri gruppi (coesione entro specie). Quindi, la meiosi e la riproduzione sessuale sono meccanismi fondamentali per i processi di speciazione¹, essendone promotori e continuatori.

Un'altra conseguenza della meiosi è che i gameti di un individuo debbano per forza fondersi con i gameti di un altro individuo: per far sì che i gameti si possano trovare, ci sono gameti piccoli e numerosi (spermatozoi) che si muovono alla ricerca di altri gameti, che invece sono grossi (cellule uovo), pieni di scorte di riserva per il futuro embrione, stanno fermi e aspettano che i gameti mobili arrivino da loro. La meiosi è così il motivo per cui nel mondo animale e vegetale riconosciamo maschi e femmine: i primi hanno gameti piccoli e mobili, le seconde hanno gameti grandi e immobili. In natura esistono sempre le eccezioni, e possiamo trovare nelle piante fiori maschili e femminili separati, sulla stessa pianta o su piante con fiori solo maschili o solo femminili, o anche fiori ermafroditi; lo stesso accade anche negli animali, in cui

sazie di caprioli. Vedendoli, la dea si rallegrava nel cuore e insinuava loro nel

esistono organismi ermafroditi. Come dice il nome stesso (Ermes + Afrodite), ermafrodita significa maschio e femmina insieme; ma anche in casi in cui l'organismo non abbia un sesso definito, riconosciamo organi riproduttori maschili che producono gameti piccoli e mobili e organi riproduttori femminili che producono gameti grandi e fermi. Quindi, la dicotomia maschio-femmina è una generalità del mondo degli organismi pluricellulari (piante e animali), dovuta alla meiosi.

Un'ulteriore generalità della meiosi è che tutti gli organismi pluricellulari la adottano, in maniera classica o aberrante, ed almeno in alcune fasi dei loro cicli vitali. **La natura è però bella proprio perché è varia e trova sempre il modo di aggirare le regole: esistono infatti gruppi di organismi, chiamati asessuati antichi, che apparentemente non hanno meiosi, non producono gameti, ma che continuano a persistere da milioni di anni, sono adattati al loro ambiente, e hanno anche prodotto numerose specie.** Il che li rende degli scandali evolutivisti, perché riescono a fare qualcosa (diversificare in specie) che in teoria non sarebbe possibile senza meiosi, ricombinazione sessuale e meccanismi che interrompono il flusso genico². I più famigerati e studiati tra questi organismi scandalosi sono i rotiferi bdelloidei [Fig. 2]: un gruppo di animali microscopici con poco meno di 500 specie, in cui nessun indizio di meiosi o di sessualità esiste, e che si stimano esistere da almeno 40 milioni di anni³.

Come risolvere il potenziale paradosso dell'esistenza di specie diverse in rotiferi bdelloidei? Possiamo tracciare tre scenari alternativi: (1) i rotiferi bdelloidei non sono completamente asessuati, e in realtà hanno qualche forma di ricombinazione sessuale; (2) le specie non esistono nei rotiferi bdelloidei, sono solamente un modo comodo per noi per parlare di loro, mentre in natura esiste un gradiente di forme di

2.

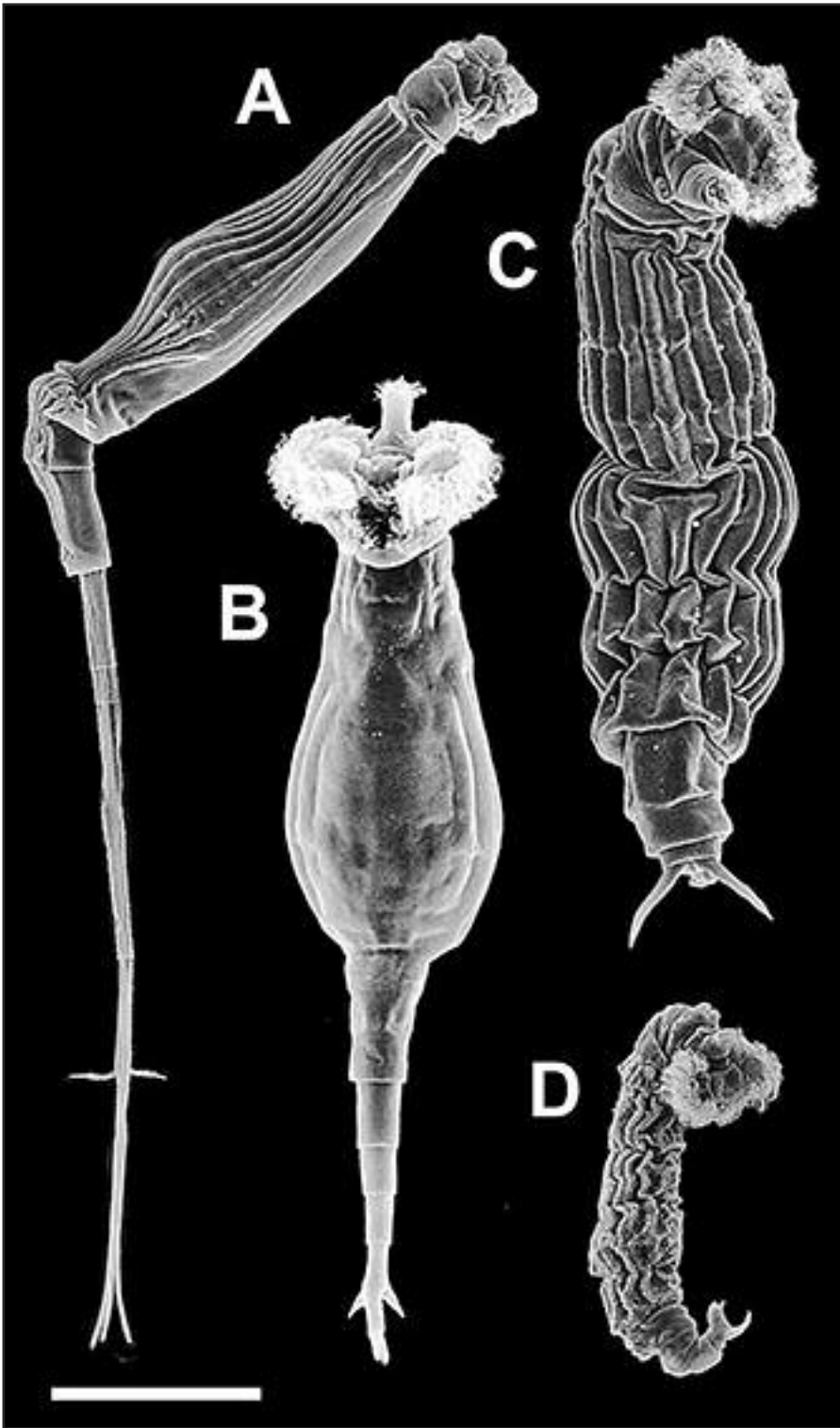
John Maynard Smith, *Contemplating life without sex*, "Nature", CC-CXXIV, 1986, pp. 300-301.

3.

Claudia Ricci, Diego Fontaneto, *The importance of being a bdelloid: ecological and evolutionary consequences of dormancy*, "Italian Journal of Zoology", LXXVI, 2009, pp. 240-249.

Figura 2. Immagini al microscopio elettronico a scansione di quattro specie di rotiferi bdelloidei del genere *Rotaria*: A) *R. neptunia*, B) *R. macrura*, C) *R. tardigrada*, D) *R. sordida*. Barra = 0,1 millimetro. Fonte: PLoS Biology, <http://bit.ly/PLOSbiology>.

petto il desiderio: e tutti, a coppie, si acquattarono negli anfratti ombrosi.



Afrodite, la dea di Cipro, che suscita dolce desiderio negli dèi e soggioga le razze

transizione tra una specie e l'altra; questi due scenari risolverebbero il paradosso, rendendolo non reale, ma (3) nel caso in cui le due ipotesi precedenti non fossero supportate, la meiosi e la ricombinazione sessuale potrebbero non essere gli unici motori dei meccanismi di speciazione. Vediamo punto per punto questi potenziali scenari.

Come si fa a dire che i rotiferi bdelloidei non hanno ricombinazione sessuale? La prima evidenza è che, malgrado siano osservati in abbondanza in quasi ogni ambiente sul nostro pianeta dai tempi dell'invenzione del microscopio, non sono mai state trovate evidenze di maschi, ermafroditi, o di organi riproduttori maschili. Anche nel caso in cui i maschi fossero irriconoscibili come rotiferi e gli zoologi non li avessero ancora riconosciuti come tali, non sono comunque noti organismi di questo tipo da poter essere eventualmente ricondotti ai rotiferi bdelloidei. Le indagini cellulari attestano che la produzione di embrioni avviene solo mediante mitosi e non vengono mai prodotti gameti, nemmeno femminili⁴. La pubblicazione del genoma di un rotifero bdelloideo, *Adineta vaga*, ha dato una prova definitiva all'incompatibilità della struttura cromosomica con la meiosi: i geni sono disposti lungo i cromosomi in maniera tale da non potere assolutamente appaiarsi come coppie di alleli durante il processo della meiosi⁵. Questa incompatibilità supporta in maniera definitiva l'asessualità degli bdelloidei.

Come si fa a confermare in maniera convincente l'esistenza di specie diverse? Gli zoologi hanno iniziato a descrivere specie in bdelloidei fin dal diciottesimo secolo, e ad oggi hanno formalmente descritto quasi 500 specie diverse. Queste però potrebbero essere solo dei nomi di comodo e non rappresentare entità biologiche reali, evolutivamente indipendenti tra loro. Quest'ipotesi è stata rigettata già una decina di anni fa, con i primi confronti statistici tra morfologia, ecologia e analisi di diversità genetica, confermando l'esistenza di entità biologiche separate nelle specie analizzate, con dettagli quantitativi comparabili a quanto è noto in organismi con ricombinazione ses-

4. Diego Fontaneto, Timothy G. Barraclough, *Do species exist in asexuals? Theory and evidence from bdelloid rotifers*, "Integrative and Comparative Biology", LV, 2015, pp. 253-263.

5. Jean-Francois Flot, Boris Hespeels, Xiang Li, Benjamin Noel, Irina Arkhipova, Etienne G. J. Danchin, Andreas Hejnol, et al., *Genomic evidence for ameiotic evolution in the bdelloid rotifer Adineta vaga*, "Nature", D, 2013, pp. 453-457.

6.

Diego Fontaneto, Elisabeth A. Herniou, Chiara Boschetti, Manuela Caprioli, Giulio Melone, Claudia Ricci, Timothy G. Barraclough, *Independently evolving species in asexual bdelloid rotifers*, "PLoS Biology", V, 2007, pp. 914-921.

7.

Cuong Q. Tang, Ulrike Obertegger, Diego Fontaneto, Timothy G. Barraclough, *Sexual species are separated by larger genetic gaps than asexual species in rotifers*, "Evolution", LXVIII, 2014, pp. 2901-2916.

8.

Joseph Felsenstein, *Skepticism towards Santa Rosalia, or why are there so few kinds of animals?*, "Evolution", XXXV, 1981, pp. 124-138.

suale⁶. Vari caratteri morfologici, ecologici, fisiologici, e genetici concordano nell'individuare gruppi di individui isolati da altri gruppi di individui, come atteso nel caso di specie dovute ai meccanismi messi in moto dalla ricombinazione sessuale.

Quindi, visto il supporto per l'assenza di ricombinazione sessuale e per la presenza di specie, l'ipotesi che vede i meccanismi di ricombinazione sessuale non essere gli unici motori dei processi di speciazione sembrerebbe prendere piede, almeno per i rotiferi bdelloidei. In effetti, confrontando vari parametri di diversità genetica in rotiferi bdelloidei e nei loro parenti più stretti dotati invece di ricombinazione sessuale che vivono nello stesso ambiente, i rotiferi monogononti, si evince come i meccanismi di speciazione siano addirittura accelerati in assenza di ricombinazione. Gli bdelloidei sembrano speciare più rapidamente dei monogononti, a parità di altre condizioni di contorno⁷. Queste evidenze empiriche supportano precedenti ragionamenti teorici⁸: la ricombinazione sessuale, invece di essere un meccanismo che favorisce i processi di speciazione, potrebbe avere un effetto limitante, rallentando il processo a causa del tempo necessario affinché si raggiunga il requisito dell'isolamento riproduttivo. Tale scenario è supportato dal fatto che gli asessuati divergono più facilmente dei sessuati, almeno nei rotiferi bdelloidei, che non devono sopportare ad esempio, gli effetti limitanti dovuti all'attesa di meccanismi di isolamento riproduttivo tra specie nel loro processo di speciazione.

Il fatto che le specie esistano nei rotiferi bdelloidei, animali in cui non sono note meiosi e ricombinazione sessuale, supporta l'ipotesi che la diversificazione in specie, in termini evolutivi, possa avvenire anche al di fuori del paradigma dei meccanismi di isolamento riproduttivo, che non hanno modo di esistere in organismi asessuati. Questa conclusione potrebbe però venire rivista alla luce di recenti scoperte effettuate confrontando genomi di diversi bdelloidei: la quantità di geni di origine non animale ma 'catturati' da batteri, piante, muschi, alghe, funghi e altri organismi nel loro

mare nutrono in gran copia: a tutti sono care le opere di Citerea dalla bella corona.

genoma sembra essere molto alta, molto di più di quanto avvenga in altri animali⁹. Inoltre, la proporzione di questi geni stranieri nel loro genoma sembra essere in relazione alla loro capacità di sopravvivere al disseccamento¹⁰. Quindi, i rotiferi bdelloidei, piccoli animali acquatici capaci di resistere al disseccamento e in grado di riparare il DNA rotto quando tornano in vita una volta reidratati, possono aggiungere al loro genoma geni estranei, catturati durante il processo di riparo del DNA dopo la disidratazione, prendendoli dal materiale genetico che trovano intorno a loro. Se fossero presenti intorno a loro anche geni di organismi della stessa specie, potenzialmente provenienti da individui morti durante la disidratazione, questi potrebbero essere introdotti nel genoma dell'organismo che si riprende dal disseccamento, funzionando come un meccanismo alternativo alla meiosi e alla riproduzione sessuale per ottenere scambi di materiale genetico tra individui della stessa specie. Questo processo, finora sconosciuto, sembrerebbe essere compatibile con le recenti scoperte di individui di bdelloidei che presentano combinazioni genetiche impossibili con una visione di ereditarietà solo per linea verticale di madre in figlia ad ogni generazione, ma possibili solo ipotizzando scambi di pezzi di cromosomi^{11,12}. Sembrerebbe quindi essere possibile che il trasferimento orizzontale di geni durante il recupero delle funzioni vitali dopo la disidratazione possa permettere un meccanismo di scambio genetico alternativo alla meiosi, facendo sì che anche i rotiferi bdelloidei possano evolvere, sopravvivere, e diversificare in specie, ovviando alle carenze di diversità genetica a livello di popolazione che l'assenza della meiosi porterebbe loro.

Come sovente accade nella ricerca, una spiegazione inattesa – in questo caso la sopravvivenza alla disidratazione – entra in scena a spiegare fatti altrimenti non comprensibili o apparentemente paradossali – l'esistenza di specie in organismi asessuati come i rotiferi bdelloidei – dimostrando come l'aumento delle conoscenze in biologia ci fa capire ancora di più quanto siamo ignoranti¹³.

9. Jean-Francois Flot, Boris Hespeels, Xiang Li, Benjamin Noel, Irina Arkhipova, Etienne G. J. Danchin, Andreas Hejnol, et al., *Genomic evidence for ameiotic evolution in the bdelloid rotifer Adineta vaga*, "Nature", D, 2013, pp. 453–457.
10. Isobel Eyres, Chiara Boschetti, Alastair Crisp, Thomas P. Smith, Diego Fontaneto, Alan Tunnacliffe, Timothy G. Barraclough, *Horizontal gene transfer in bdelloid rotifers is ancient, ongoing and more frequent in species from desiccating habitats*, "BMC Biology", XIII, 2015, 90, pp. 1-17.
11. Ana Signorovitch, Jae Hur, Eugene Gladyshev, Matthew Meselson, *Allele sharing and evidence for sexuality in a mitochondrial clade of bdelloid rotifers*, "Genetics", CC, 2015, pp. 581-590.
12. Nicolas Debortoli, Xiang Li, Isobel Eyres, Diego Fontaneto, Boris Hespeels, Cuong Q. Tang, Jean-Francois Flot, Karine Van Doninck, *Evidence for intra- and inter-specific genetic exchanges among bdelloid rotifers of the genus Adineta*, "Current Biology", Vol. 26, Issue 6, p. 723-732.
13. Stuart Firestein, *Ignorance: how it drives science*, Oxford University Press, New York 2012, p. 208.