

La riproduzione nei funghi

(Andrea Maremmani)

INTRODUZIONE

La riproduzione è la procreazione di nuovi individui con meccanismi sessuali o asessuali.

La riproduzione sessuale implica il susseguirsi ciclico di plasmogamia, cariogamia e meiosi. Questo manca nella riproduzione asessuale.

I processi sessuali sono di difficile interpretazione ancora oggi per molti genetisti e micologi, tuttavia si possono distinguere tre maniere diverse di modificazione dei cicli sessuali comuni anche agli altri organismi:

- Dilazionamento nel tempo degli eventi: plasmogamia, cariogamia, meiosi.
- Limitazioni genetiche sulla compatibilità indiscriminata.
- Variazione dei meccanismi degli eventi cardinali.

In base a queste modalità si identificano tre aspetti distinti della sessualità:

- 1) Ciclo vitale;
- 2) Modello fondamentale della sessualità;
- 3) Meccanismo sessuale.

1) CICLI VITALI

Comunemente i Funghi sono organismi aploidi in cui la fase diploide si manifesta alla fine della fase vegetativa e persiste solo per una generazione nucleare. Ma vi sono moltissime eccezioni. I cicli vitali vanno da quelli

completamente aploidi a quelli completamente diploidi (eccetto i prodotti immediati della meiosi), compresi gli aplo-diploidi e un tipo di fase nucleare distinta che è un eterocarion altamente specializzato: il DICARION.

Nella formazione del Dicarion si parte dalla fusione di due elementi sessuali (spore, cellule vegetative, organi sessuali), che danno il fenomeno detto “plasmogamia” in cui i nuclei mantengono la loro individualità. Questo è il Dicarion. Può propagarsi per lungo tempo e dare successive divisioni mitotiche per un processo di “coniugazione”.

Successivamente osserveremo la fusione dei due nuclei con il processo di “cariogamia”. Questo darà origine alla fase diploide; segue la “meiosi” che darà origine alle spore. Dunque la fase dicariotica, quando presente, rappresenta una separazione temporale e spaziale tra plasmogamia e cariogamia. Inoltre grazie alle ripetute divisioni il dicarion contribuisce ad aumentare il numero di combinazioni genetiche possibili aumentando il numero di spore.

Nei funghi possono essere distinti chiaramente sette tipi di ciclo vitale:

CICLO ASESSUALE

La riproduzione asessuale ha luogo quando è un singolo genitore a dare origine alla progenie senza l'intervento dell'altro genitore. Il discendente è un duplicato genetico del genitore.

La riproduzione asessuale implica così una stabilità genetica che solo attraverso la riproduzione sessuale è possibile modificare.

Molti funghi sembrano apparentemente privi della riproduzione sessuale e per questo sono detti FUNGHI IMPERFETTI e classificati nel gruppo dei DEUTEROMYCOTINA, ma anche altre specie appartenenti ai così detti FUNGHI PERFETTI possono presentare prevalentemente la riproduzione asessuale (*Aspergillus*, *Penicillium*).

L'elemento riproduttivo asessuale sono le spore che comprendono: ZOOSPORE, SPORANGIOSPORE, CONIDI, CLAMIDOSPORE, OIDI. Queste sono prodotte anche durante un normale ciclo sessuale. La condizione di eterocarion che si stabilisce tramite la fusione di un ifa con un'altra e successiva migrazione dei nuclei e citoplasma permette di trarre quei benefici essenziali della vera sessualità grazie alla ricombinazione somatica; questo concetto sta alla base del CICLO PARASESSUALE ritrovato in molti funghi.

Le spore prodotte durante il ciclo asessuale sono anche dette MITOSPORE o NEUTROSPORE per differirle dalle Meiospore derivanti dai processi sessuali.

CICLO SESSUALE

CICLO APLONTE

Il ciclo più comunemente ritrovato nei Ficomiceti e Ascomiceti più primitivi è quello Aploide o Aplonte in cui è presente una sola fase diploide che rappresenta il nucleo dello zigote. E'

il ciclo più semplice che comprende fusione sessuale e ricombinazione genetica.

CICLO APLONTE CON DICARION LIMITATO

Caratteristico degli Ascomiceti più evoluti differisce dal precedente per la separazione spaziale e temporale tra plasmogamia e cariogamia. Si instaura così uno stadio a più Dicarion, solo successivamente dentro l'asco si avrà cariogamia e meiosi. E' un tipo di ciclo intermedio, dal punto di vista evolutivo, tra quello precedente e quello dei Basidiomiceti.

CICLO APLODICARIONTE

Si ritrova nei Basidiomiceti, eccetto nei Teliomiceti, e differisce dal precedente per lo sviluppo illimitato della fase dicarionica. Sia la fase omocarionica che quella dicarionica sono indipendenti e capaci di accrescimento vegetativo. La dicarionica terminerà con la produzione del corpo fruttifero. Si osservano però casi in cui la fase dicarionica attraverso conidi o oidi ristabilisce la fase omocarionica aploide. La sola fase diploide è quella terminale del nucleo del basidio.

CICLO DICARIONTE

In questo ciclo la fase aploide e quella diploide sono ridotte ad una sola generazione nucleare, la fase Dicarionica è invece portata al suo massimo sviluppo. I prodotti della meiosi, ascospore e basidiospore, si riuniscono subito per ristabilire la fase dicarionica.

E' comune nei lieviti e soprattutto nei carboni. La differenza di questo ciclo dal precedente è basata sulla durata della fase aploide. Si nota comunque che questi due tipi di cicli possono interconvertirsi causando fenomeni di specificità delle due fasi come nelle ruggini eteroiche (*Puccinia graminis*), mutazioni di habitus saprofitico o parassitico nel passaggio fra le due fasi nei carboni, esigenze di fruttificazioni della fase dicariotica di alcuni Imenomiceti contrapposta a esigenze nutrizionali della fase omocariotica.

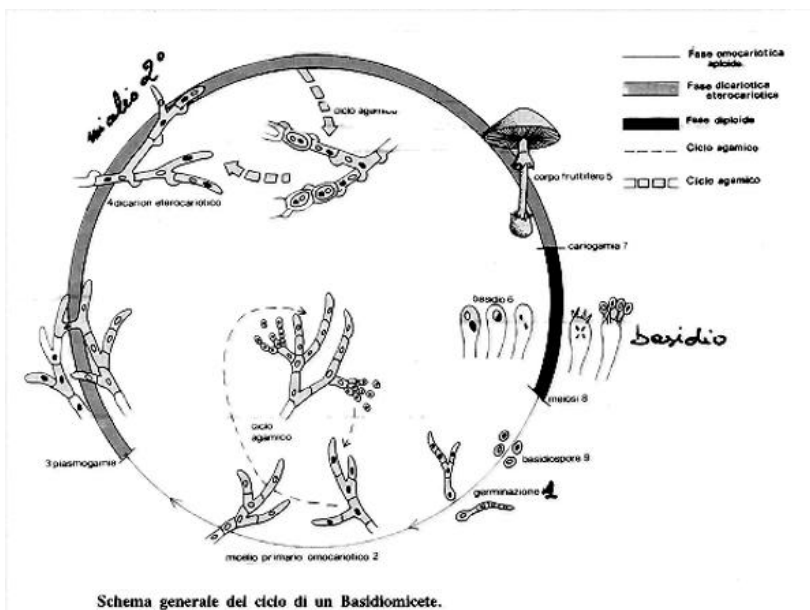


Fig. 1: Ciclo riproduttivo di un fungo

CICLO APLODIPLONTE

Questo ciclo che comporta alternanza di generazioni aploidi e diploidi si ritrova solo in due gruppi: nei Chitridiomicetes (ord. Blastocladales) e in alcune specie di Allomyces.

I miceli vegetativi delle due forme sono identici ma differiscono per la produzione degli organi riproduttivi specializzati. Simile al ciclo aploide degli Ascomiceti in cui però alla fase dicariotica si interpone quella diploide.

CICLO DIPLONTE

La fase aploide è rappresentata solo dai prodotti della meiosi. Si ritrova in alcuni lieviti, nei Myxomiceti e nelle muffe mucose, anche in qualche ordine dei Chitridiomiceti, in alcune specie dei Saprolegniales e Peronosporales. La fase vegetativa è tipicamente diploide e la fase aploide è ristretta ad una fase nucleare prima della fecondazione dell'oosfera.

2) MODELLI FONDAMENTALI DI SESSUALITÀ

La grande variabilità genetica riscontrata nei funghi è garantita dalla presenza di individui auto-sterili e quindi dalla presenza di "bisessualità" scoperta per la prima volta in *Rhizopus nigricans* nel 1904. Si riconoscono così individui ETEROTALLICI all'interno della stessa specie, ciascuno dei quali auto-sterile e diverso dall'altro per segno sessuale. Gli OMOTALLICI rappresentano così la condizione antitetica. Bisogna comunque considerare un aspetto puramente terminologico che considerava la definizione di eterotallismo. Inizialmente con questo termine si prendevano in esame differenze di ogni tipo tra individui. La necessità di reazioni intermiceliali non implicava infatti necessariamente differenze sessuali per spiegare fenomeni di auto-sterilità e auto-fertilità. Così con il termine di "eterotallismo" Whitehouse indicava tutti quei casi in cui la reazione

intermiceliale è il requisito essenziale per l'unione sessuale.

Esistono infatti due tipi di eterotallismo: l'ETEROTALLISMO MORFOLOGICO e l'ETEROTALLISMO FISIOLÓGICO. Nel primo i due miceli differiscono per la produzione di organi sessuali o gameti morfologicamente distinti (O e O).

Nell'eterotallismo fisiologico invece la distinzione si attua su fattori genetici che conferiscono compatibilità o incompatibilità ed è indipendente da differenze morfologiche O - O. Un fungo può infatti mancare di organi sessuali differenziati oppure averli ma essere incapace di autofecondarsi. Solo la condizione genetica dei nuclei è capace di tale discriminazione. Esistono comunque diverse complicazioni a questo quadro apparentemente semplice. Ad esempio l'associazione regolare di nuclei di tipi diversi incompatibili in un singolo tallo auto-fertile. Queste specie sono omotalliche anche se richiedono nuclei geneticamente diversi per compiere la fusione sessuale. Inoltre anche i fattori ambientali influiscono sul comportamento sessuale.

3) MECCANISMI SESSUALI

I meccanismi sessuali tra funghi, basati sull'unione tra elementi compatibili, sono molteplici e con molte varianti determinate dai tre punti critici del ciclo vitale: MEIOSI, UNIONE FISICA DEGLI ELEMENTI SESSUALI COMPATIBILI, CARIOGAMIA.

MEIOSI

Nei Funghi i prodotti meiotici sono spore di vario tipo: zoospore, ascospore, basidiospore.

UNIONE DEGLI ELEMENTI COMPATIBILI

Nonostante la grande varietà di apparati sessuali si possono distinguere quattro tipi di unione sessuale:

I) COPULAZIONE GAMETICA: tra gameti uninucleati liberi uno o entrambi mobili.

II) COPULAZIONE GAMETE-GAMETANGIO: in cui il gamete può essere O o O.

III) COPULAZIONE GAMETANGICA o GAMETANGIOGAMIA: in cui i gametangi sono O e O morfologicamente indistinguibili.

IV) COPULAZIONE SOMATICA: tra cellule vegetative indifferenziate o spore.

FUSIONE DI NUCLEI COMPATIBILI

Dopo l'unione degli elementi sessuali i nuclei compatibili possono fondersi o dare il dicarion e dividersi coniugatamente per mitosi e poi fondersi per formare i nuclei degli aschi o basidi. Dal punto di vista evolutivo questa condizione è considerata più evoluta.

CORRELAZIONI TRA CICLI VITALI, SESSUALITA' E MECCANISMI SESSUALI

Dopo aver considerato i tre aspetti principali della sessualità dei Funghi consideriamo le possibili correlazioni esistenti tra questi. Bisogna dire che non esiste una correlazione rigida e completa tra le varie combinazioni di caratteristiche sessuali e i vari raggruppamenti filogenetici. I vari modelli sessuali sono infatti indipendenti dai tipi di ciclo ritrovati e si ritrovano indifferentemente nei gruppi sistematici. Esiste una correlazione sfumata tra specializzazione

morfologica e ciascuno dei tre maggiori aspetti della sessualità. I vari cicli si complicano nel passare da gruppi più primitivi a quelli più evoluti. Anche i modelli di sessualità diventano più complessi nelle forme più specializzate. Lo stesso per l'organizzazione di organi sessuali differenziati.

I meccanismi sessuali sono abbastanza costanti all'interno dei gruppi a livello di ordine. Esiste comunque la tendenza ad una semplificazione generale nei Funghi più evoluti. Tutto questo, comunque, considerando le dovute eccezioni.

CICLO PARASESSUALE

Fino a qualche tempo fa il ciclo sessuale era l'unico ciclo conosciuto che potesse garantire la ricombinazione genetica. Nel 1954 PONTECORVO scoprì in *Aspergillus nidulans*, un ciclo alternativo al sessuale che definì: PARASESSUALE. è una sequenza di eventi che coinvolgono:

- I) La formazione dell'eterocarion.
- II) La diploidizzazione dei nuclei aploidi.
- III) Il ritorno dei nuclei diploidi al loro stato aploide per Aploidizzazione.

Questa aploidizzazione comprende una serie di divisioni mitotiche atipiche e irregolari dei nuclei diploidi. I nuclei figli derivati hanno infatti un numero cromosomico diverso dovuto alla non-disgiunzione durante l'anafase. Un nucleo figlio sarà $2N+I$ e l'altro $2N-I$. Questi sono detti ANEUPLOIDI. Inoltre, sebbene la frequenza sia bassa, durante le divisioni mitotiche può verificarsi il crossing-over mitotico che permette la formazione di nuclei ricombinanti. I nuclei aploidi derivati verranno segregati nelle spore cosiddette "asessuali", diverse geneticamente dal

micelio parentale. La frequenza del crossing-over mitotico è dalle 500 alle 1000 volte più bassa di quello meiotico. Questo tipo di ciclo con l'eterocariosi si ritrova in quei funghi detti Imperfetti, in cui assicura, mancando il ciclo sessuale, quella variabilità genetica indispensabile per un rapido adattamento alle variazioni ambientali.