

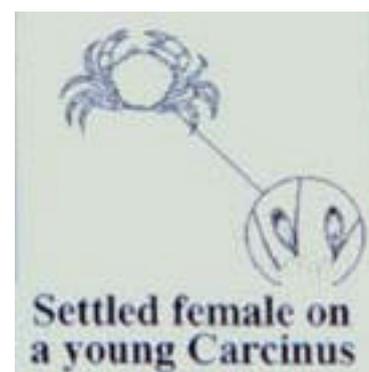
EVOLUZIONE DELL'ERMAFRODITISMO NEGLI ANIMALI

L'idea di una possibile intersessualità tra gli organismi viventi, animali e vegetali, venne per la prima volta espressa nel 1915 da Richard Goldschmidt, il quale l'applicò a specie normalmente dioiche che potevano occasionalmente esibire una mescolanza di caratteristiche fenotipiche maschili e femminili.

Attualmente, grazie al miglioramento delle conoscenze sulla sessualità animale e sul suo preciso ruolo biologico, il significato originale del termine "ermafroditismo" (dal greco, Hermes: Mercurio + Afrodite: Venere) è sostanzialmente cambiato e la maggior parte degli autori definiscono oggi l'intersessualità come la presenza contemporanea di caratteristiche sessuali maschili e femminili in uno stesso individuo. Nell'ambito di tali caratteri è opportuno, tuttavia, distinguere quelli che riguardano la sessualità primaria (gonadi) e quelli che sono, invece, da porsi in relazione a caratteristiche sessuali secondarie (modificazioni o espressioni morfologiche in relazione al sesso). Più precisamente è possibile fare una distinzione tra una intersessualità che riguardi i caratteri sessuali primari (Ermafroditismo) ed una intersessualità riconducibile a caratteri sessuali secondari (Ginandromorfismo o ginandrisma), fenomeni spesso collegati tra loro, in altri casi, invece, indipendenti l'uno dall'altro. L'ermafroditismo viene oggi più precisamente interpretato come caratteristica morfofunzionale, relativa ad organismi in cui si ha la doppia potenzialità a maturare unità riproduttive (gameti) sia maschili che femminili.

Alcuni autori hanno rielaborato la definizione primitiva di ermafroditismo distinguendolo in EUERMAFRODITISMO per indicare la contemporanea presenza di uova e spermatozoi prodotti nello stesso individuo, capace di autofecondazione o fecondazione incrociata. (questa categoria comprende altri termini: ermafroditismo simultaneo (*Reinboth 1962*), ermafroditismo sincrono (*C.L. Smith 1959*), ermafroditismo simultaneo funzionale (*Febbre et al. 1975*), ermafroditismo contemporaneo (*Rossi 1975, Liaci & Scissoli 1975*), ermafroditismo funzionale (*Coe 1943*); ERMAFRODITISMO TEMPORANEO che specifica i pochi istanti dove l'euermafroditismo è una fase di transizione tra i sessi in protoandria e protogenia e OPSIAUTOGAMIA per designare la condizione in cui gli spermatozoi

vengono trattenuti in una prima fase maschile ed utilizzati per fertilizzare le uova prodotte in una successiva fase femminile. In molti casi, come ad esempio in alcuni anellidi policheti ed anfibi, e' la temperatura ad influenzare la direzione della sessualita'; in particolare e' stato osservato che in alcune specie tra gli Anellidae elevate temperature possono indurre fenomeni di mascolinizzazione, al contrario temperature basse (inferiori ai 20°C) favoriscono una sessualita' di tipo femminile. In altri casi, sempre tra gli anellidi (Oligocheti) puo' essere la disponibilita' trofica a determinare la direzione della sessualita' durante la gametogenesi. In altre circostanze, ancora, e' il sistema nervoso, tramite le catecolamine, a condizionare l'espressione di una sessualita' maschile o femminile. Sono anche ben noti casi di controllo endocrino, tramite particolari ormoni, che possono, in vario modo, determinare o favorire casi di ermafroditismo (generalmente labile) o di ginandromorfismo. Si possono, infine, citare i casi di alcuni parassiti che possono influenzare il sesso o la condizione ermafrodita dei loro ospiti, sia a livello di gonadi che di dischi immaginali; a questo proposito ricordiamo la *Sacculina carcini* cirripede parassita del granchio. Questo influenza seriamente il proprio ospite sia a livello morfologico che fisiologico e comportamentale. Principalmente *S.carcini* ha come effetto quello di indurre una femminizzazione dell'ospite. Morfologicamente il parassita compare come una nidiata di uova quindi il granchio non l'elimina, cosa che tra l'altro potrebbe fare molto semplicemente.



Anche alcuni pesticidi sono in grado di influenzare la determinazione del sesso o lo sviluppo in alcune specie di uccelli. In altri casi si osserva che la condizione ermafrodita risulta più frequente in alcuni ambienti rispetto ad altri: ad esempio sono generalmente ermafroditi i molluschi e gli anellidi terrestri e di acque dolci, al contrario quelli marini risultano essere prevalentemente gonocorici. Allo stesso modo molti crostacei di acque marine profonde sono ermafroditi, mentre specie di acque più superficiali risultano costantemente gonocoriche. Riferendoci a questi esempi possiamo considerare il concetto di ERMAFRODITISMO DI BASE secondo il quale la condizione femminile sarebbe quella normalmente sviluppata se non intervenissero epifenomeni scatenati la condizione maschile. (Bufonidi). Caratteristica è la condizione (analizzata sperimentalmente da Bacci) dei cosiddetti animali ERMAFRODITI NON BILANCIATI (es. il gasteropode *Patella*), nei quali il gioco di un sistema poligenico di fattori maschili e femminili, liberamente ripartito in dosi diverse nel corredo cromosomico dei singoli esemplari, rende possibile la coesistenza di esemplari puramente maschili, puramente femminili, oppure nettamente ermafroditi, nell'ambito di una medesima popolazione della specie. Secondo Montalenti, questo sarebbe il tipo più primitivo di determinazione genetica del sesso, da cui si sarebbero evolute, da una parte l'ermafroditismo costante (o BILANCIATO), e dall'altra quella del gonocorismo. Il fenomeno dell'ermafroditismo o dell'intersessualità può riferirsi sia al tempo che allo spazio; è possibile, cioè, riconoscere tra le specie ermafrodite due gruppi distinti:

1) specie con ERMAFRODITISMO ISTANTANEO (o simultaneo), le quali hanno la possibilità di avere la gonade maschile e quella femminile (o una gonade indifferenziata) funzionali allo stesso tempo ;

2) specie con ERMAFRODITISMO SEQUENZIALE (detto anche "inversione del sesso"), le quali cambiano la loro sessualità nel tempo.

L'ermafroditismo istantaneo può dar luogo a due differenti modelli riproduttivi: uno autosufficiente (autogamo), che comporta autofecondazione nel caso dei rari metazoi che lo presentano o un fenomeno di endogamia cellulare, caratteristico di alcuni protozoi; uno insufficiente, con fecondazione incrociata tra due partners ermafroditi. Questo particolare tipo di ermafroditismo può essere

obbligato o facoltativo; in ogni caso trova scarso riscontro nel regno animale in quanto non contribuisce ad un aumento della variabilità genetica nella discendenza; i pochi casi noti in natura sono citati per gruppi o specie parassite, sessili o lente nei movimenti, per le quali l'incremento di variabilità viene "sacrificato" in favore di un più alto tasso di discendenti (strategia di tipo quantitativo).

Esempi di questo particolare tipo di ermafroditismo si riscontrano in alcuni trematodi (*Distomum*), cestodi, turbellari (*Procerodes*, *Macrostoma*, *Opistoma*) ed in poche specie di anellidi dulciacquicoli, gasteropodi (*Limnaea*), crostacei cirripedi e pesci, sia marini che di acque dolci continentali.

Molto più diffuso di quello istantaneo sufficiente risulta, al contrario, quello insufficiente, in quanto esso può comportare un notevole incremento di variabilità, legata a fenomeni di ricombinazione intercromosomica, crossing-over, etc. Esempi di questo tipo di ermafroditismo sono: protozoi, poriferi, ctenofori, molluschi, artropodi, echinodermi, emicordati e vertebrati.

Le specie con ermafroditismo sequenziale possono distinguersi in:

- a) alternanti, cioè possono cambiare sesso più di una volta durante il loro ciclo vitale;
- b) proterandriche, qualora inizino la stagione riproduttiva come maschi e la completino come femmine;
- c) proteroginiche, nel caso che inizino la loro stagione riproduttiva come femmine e la completino come maschi.

Numerosi sono gli esempi di ermafroditismo sequenziale in natura ed essi si riscontrano in quasi tutti i gruppi animali, dai più semplici ai più complessi, compresi alcuni vertebrati superiori. Tra i pesci, come nel caso dell'orata, si ha una tendenza all'inversione della sessualità (maschi da giovani e femmine da adulti); in altri casi, come in alcune specie di uccelli, il fenomeno è invertito, si stabilisce, cioè, prima la condizione femminile e successivamente quella maschile. La condizione proterandrica è, invece, molto comune tra i molluschi bivalvi, in particolare negli ostreidi. Le comuni ostriche, infatti, conducono vita sessile e, pertanto, non hanno necessità di difendere il proprio territorio o il proprio assemblamento; di conseguenza, le loro dimensioni non sono particolarmente importanti nelle interazioni con altri individui della stessa popolazione. In questo caso notevoli dimensioni corporee sono da porsi in relazione con la produzione delle uova, fenomeno che richiede, appunto, un grosso dispendio energetico. Pertanto, ad un'ostrica "conviene" essere maschio quando è giovane e diventare

femmina quando, da adulta, deve provvedere alla produzione e allo sviluppo delle uova.

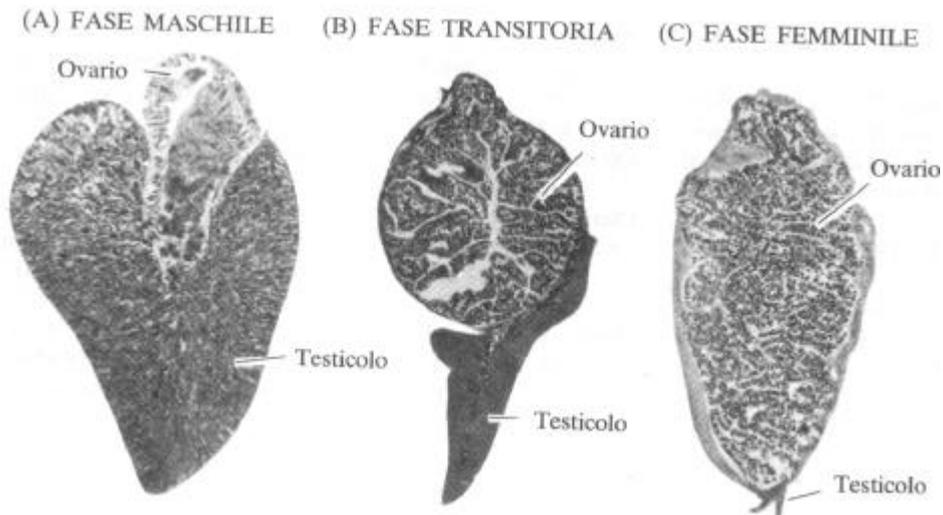


Fig1. Cambiamenti delle gonadi nel pesce ermafrodita *Sparus auratus*. Sezione di gonade in fase maschile (A), in fase transitoria (B) e della fase finale femminile (C)

MODELLI INTERPRETATIVI DELL'ERMAFRODITISMO

Molti autori, nel passato ed in tempi anche recenti, hanno considerato l'ermafroditismo quale caratteristica primitiva degli organismi animali, dalla quale si sarebbe in un secondo tempo evoluta la condizione dioica (gonocorica), piu' vantaggiosa in quanto comporta una "divisione del lavoro" tra due partners sessuali ed un concomitante vantaggio energetico per le specie. L'ermafroditismo rappresenta, in realta', un fenomeno ampiamente distribuito nel regno animale, indifferentemente in organismi primitivi e superiori, a dimostrazione del fatto che in molti casi alla "divisione del lavoro" tra due partners possa essere preferita la "unione del lavoro" in un unico individuo. Tutte le considerazioni sinora fatte hanno portato, in tempi recenti, ad una completa revisione del significato e del ruolo biologico dell'ermafroditismo; in particolare ne sono stati proposti diversi modelli interpretativi:

1.IPOTESI DI UN ERMAFRODITISMO PRIMITIVO

2.ERMAFRODITISMO COME CONDIZIONE NECESSARIA ALL'AUTOFECONDAZIONE

3.MODELLO DI BASSA DENSITA' ECOLOGICA

4.MODELLO DEL VANTAGGIO DELLA TAGLIA

5.MODELLO DELLA DISPERSIONE GENICA

1.IPOTESI DI UN ERMAFRODITISMO PRIMITIVO

Si e' gia' accennato alla fragilita' dell'idea che i sessi possano essere riuniti negli organismi "inferiori" e separati in quelli "superiori. Una tale concezione trovava una sua giustificazione nel momento storico, pre-evoluzionistico, in cui veniva proposta, come pure nella assunzione che tutti gli organismi pluricellulari di fatto discendano da antenati ermafroditi.

Oggi e' ben noto, tuttavia, che gli ermafroditi differiscono dai loro parenti gonocorici per il fatto di presentare una serie di adattamenti, quali la scarsa motilita', la vita sessile o parassitaria che, molto verosimilmente, influenzano la loro sessualita' e la loro riproduzione; infatti, contrariamente a quanto si possa pensare, gli organismi primitivi, risultano specializzati, presentando adattamenti morfo-funzionali certamente confrontabili con quelli degli organismi cosiddetti "superiori". Essi, in realta', sopravvivono e si evolvono allo stesso modo di questi ultimi, in virtu' della loro superiorita' adattativa a certe condizioni o situazioni ambientali quali, appunto, la vita parassitaria, la scarsa mobilita', la sessilita', la vita in ambiente terrestre, etc.

Vediamo in breve come si è evoluta la condizione ermafrodita nel regno animale: ermafroditismo e gonocorismo sono entrambi presenti nei poriferi e negli cnidari (polipi e meduse), questi ultimi comunemente ritenuti filogeneticamente derivati da uno stock gonocorico; gli ctenofori sono costantemente ermafroditi; i cosiddetti vermi piatti (platelminti) costituiscono un phylum essenzialmente ermafrodita, con rari casi di gonocorismo; gli anellidi sono generalmente gonocorici, ma comprendono anche diverse famiglie con specie costantemente ermafrodite. I molluschi presentano un ermafroditismo primitivo dal quale si sarebbe evoluta, per motivi adattativi, la condizione gonocorica. Il grosso phylum degli artropodi, fatta eccezione per i crostacei cirripedi, presentano una bassa percentuale di specie ermafrodite, ma anche in questo caso la spiegazione puo' essere di tipo adattativo: i rappresentanti di

questo gruppo, infatti, hanno conquistato nel corso dell'evoluzione notevoli capacita' adattative per il movimento, mediante la comparsa di appendici specializzate per il nuoto, la raptazione e lo spostamento in ambiente terrestre per cui la ricerca del partner sessuale non presenta per essi un problema particolare. Al contrario, nei deuterostomi inferiori il gonocorismo sembra essere la condizione ancestrale, dalla quale si sarebbe evoluta quella ermafrodita, apomorfa. Nei vertebrati, infine, non si hanno prove evidenti di un ermafroditismo primitivo, anche se casi di ermafroditismo (non funzionale) sono ben noti per alcuni ciclostomi. In conclusione si puo' ragionevolmente affermare che ermafroditismo e gonocorismo sono presenti nei piu' diversi gruppi animali e, pertanto, non e' possibile considerare l'ermafroditismo quale condizione primitiva dalla quale si sarebbe evoluta quella gonocorica in quanto migliore. Si e' visto, infatti, come nei gruppi sessili o poco mobili, come pure nei parassiti, si riscontra una apprezzabile prevalenza di ermafroditi, mentre animali con maggiori capacita' locomotorie (salvo rare eccezioni) sono gonocorici.

Da un punto di vista rigorosamente selettivo, infine, un vantaggio evidente dell'ermafroditismo e' dimostrato dal fatto che la riproduzione e' sempre, comunque, garantita, anche nel caso di due soli individui o di uno solo qualora sia presente l'autofecondazione; tale condizione e' evidentemente molto vantaggiosa soprattutto per quelle specie che, come si e' accennato, risultano poco mobili, facilmente soggette a trasporto passivo o distribuite su vasti areali, con bassa densita' ecologica. Tuttavia, da un punto di vista piu' generale risulta evidente che nel caso dei gonocorismo la funzione riproduttiva e' a carico di due individui che concorrono e "spendono" in maniera equivalente per il raggiungimento del successo riproduttivo; in particolare sono distribuiti tra due individui alcuni "costi" associati alla riproduzione sessuale, quali la elaborazione di strutture accessorie (dotti genitali, ghiandole, etc.) e l'aumento della mortalita' associato alla necessita' di trovare un partner per l'accoppiamento. Al contrario, gli ermafroditi devono sopportare entrambi questi "costi ed e", pertanto, probabile che il costo totale per individuo sia in questo caso di molto superiore a quello degli organismi gonocorici.

2.ERMAFRODITISMO COME CONDIZIONE NECESSARIA ALL'AUTOFECONDAZIONE

Questo modello si basa sulla constatazione che l'autofecondazione rappresenta, in molti casi, un grosso vantaggio in quanto comporta un notevole risparmio di tempo e di energie. Infatti essa si sarebbe evoluta e mantenuta proprio in quei gruppi in cui la variabilita' poteva essere di secondaria importanza per la sopravvivenza: e' il caso, in particolare, di quegli invertebrati (trematodi, turbellari, cestodi, nematodi, anellidi, crostacei cirripedi) ed alcuni pesci, particolarmente lenti o parassiti per i quali l'incontro con un partner sessuale puo' risultare generalmente difficile o poco probabile. Un tale modello trova, infine, la sua giustificazione nella constatazione che molto probabilmente i primi ermafroditi dovevano essere autogami, obbligati o facoltativi e da questa condizione si sarebbero successivamente evolute tutte le altre forme di ermafroditismo.

3.MODELLO DI BASSA DENSITA' ECOLOGICA

Il modello della bassa densita' ecologica (*dispersal model*) rappresenta la spiegazione piu' tradizionale, e sicuramente piu' convincente, dell'ermafroditismo in termini di selezione naturale. Ad esempio un "verme" gonocorico maschio che faccia parte di una popolazione poco numerosa, la quale occupi un ampio areale, avrebbe, quando maturo sessualmente, la stessa probabilita' di incontrare un partner femminile che uno del suo stesso sesso; e' evidente che solo nel primo caso l'incontro sarebbe "fruttuoso"; nell'altro, viceversa, l'individuo non avrebbe possibilita' di riprodursi. In una tale situazione, pertanto, le probabilita' di un pieno successo riproduttivo sarebbero del 50%. Poiche' gli ermafroditi simultanei non hanno evidentemente questo problema, essi hanno, nelle suddette condizioni, un grosso vantaggio selettivo ai fini della riproduzione della specie.

Molte sono le prove che dimostrano che situazioni di questo tipo si presentano molto frequentemente in habitat marini di profondita'; sono, infatti, noti un gran numero di taxa generalmente gonocorici (molluschi bivalvi, crostacei, pesci, etc.) che mostrano un'insolita alta frequenza di ermafroditi nei rappresentanti di acque marine

molto profonde, laddove la densità delle relative popolazioni risulta molto bassa.

La scarsa mobilità e possibilità di riprodursi dei parassiti è così ovvia che non richiede prove a conferma. Molti di questi gruppi sono costantemente ermafroditi, generalmente istantanei (trematodi, cestodi, irudinei, alcuni gasteropodi). Una variazione nello sviluppo che assicura un tale incontro di ermafroditi si è evoluta nella specie *Diplozoon paradoxum* ("strano animale doppio"), un parassita delle branchie della carpa. Durante la maturazione due di questi vermi si fondono a metà del corpo, rimanendo uniti per tutta la vita. Inoltre il dotto spermatico di ciascuno resta permanentemente attaccato all'orifizio riproduttivo dell'altro, formando quindi due sistemi riproduttivi completi in un animale fuso. Esistono anche gruppi parassiti, quali acantocefali, nematomorfi e nematodi, nei quali non si ha una elevata frequenza di forme ermafrodite: la spiegazione di tale fenomeno potrebbe essere che in molti dei suddetti casi si realizza un ermafroditismo giovanile, mentre le forme adulte abbandonano il proprio ospite, vivendo liberamente nell'ambiente acquatico dove si riproducono come gonocorici. Sono anche noti casi di parassiti che sono tornati secondariamente ad una condizione gonocorica allorché l'aumento di densità della popolazione li ha stimolati ad adottare una strategia riproduttiva alternativa: di questo tipo si riscontrano frequentemente nei crostacei copepodi e cirripedi parassiti. Un'ulteriore prova della validità del modello della bassa densità ecologica ci viene offerta dagli organismi sedentari o sessili: tra questi esiste un ampio spettro di possibilità di scambio di materiale genetico con individui distanti per mezzo dell'ermafroditismo. È evidente, in conclusione, come sia il tipo di distribuzione che la densità di una popolazione giochino entrambi un ruolo fondamentale in favore della scelta delle strategie riproduttive delle specie animali.

4. MODELLO DEL VANTAGGIO DELLA TAGLIA

Il modello del vantaggio delle dimensioni, relativamente più recente del precedente, si basa sulla osservazione che se un piccolo animale può riprodursi come membro di uno dei due sessi, mentre uno di grosse dimensioni si riproduce meglio come membro dell'altro sesso, è evidente che risulterà vantaggioso per un individuo cambiare sesso durante il suo ciclo vitale; infatti, quando

risultati vantaggioso per un maschio essere piccolo e per una femmina essere grossa, si evolve piu' frequentemente la condizione ermafrodita proterandrica. Al contrario grosse dimensioni risultano evidentemente piu' utili a maschi che "combattono" per potersi riprodurre, cioe' ogni volta che si instauri una selezione sessuale che comporta una competizione per la conquista delle femmine; in quest'ultimo caso si evolve un ermafroditismo proteroginico. In molti invertebrati marini (gasteropodi, crostacei decapodi, tanaidacei, etc.) che sono sedentari da adulti, si sviluppa una condizione ermafrodita proterandrica; la condizione femminile si stabilisce solo piu' tardi, quando l'organismo, divenuto piu' grande, risulta piu' idoneo a portare le uova. Il pesce di profondità *Gonostoma gracile* mostra maschi molto più piccoli delle femmine, i maschi diventano femmine dopo la stagione della prima riproduzione. Questo comporta un incremento della fecondità (numero delle uova prodotte) in zone dell'oceano relativamente non produttive. La protoginia si ha in quei sistemi in cui i maschi più grandi si accoppiano con le femmine. Pertanto gli individui più piccoli prima si riproducono come femmine e poi, con l'aumento delle dimensioni corporee, cambiano sesso. La maggior parte delle specie proteoginiche ha un sistema di accoppiamento ad harem. Un harem tipico consiste di un maschio dominante ed un certo numero di femmine di cui il territorio si sovrappone a quello del maschio. Se il maschio muore o viene rimosso, una delle femmine, generalmente la più grande, incomincia a cambiare sesso nello spazio di alcuni giorni e al completare dell'inversione sessuale rimpiazzerà il maschio dominante. In altri casi, se il numero delle femmine diviene molto elevato, superiore a quello che puo' gestire un singolo maschio, la femmina di maggiori dimensioni cambia sesso e costituisce un nuovo gruppo.

5. MODELLO DELLA DISPERSIONE GENICA

Quando la motilità risulta ridotta, il numero e la varietà dei potenziali partners sessuali in una popolazione sono generalmente limitati, con conseguente impoverimento del pool genico. Al limite un solo maschio nella popolazione potrebbe avere occasione di fecondare molte femmine, in modo tale che la generazione successiva sia caratterizzata da un elevato grado di parentela (consanguineità); inoltre, gli individui di una tale generazione avrebbero una maggiore opportunità di incrociarsi tra di loro (come

pure con gli individui vicini) cui risultano strettamente imparentati; infatti, a causa della scarsa mobilità, tutti gli individui, di generazione in generazione, si allontanano di poco dal loro luogo di origine e, pertanto, vanno incontro ad una notevole probabilità di incrocio. L'ermafroditismo sequenziale impedirebbe l'incrocio tra consanguinei vicini; infatti, quando i discendenti di uno stesso incrocio risultano tutti maschi e' evidente che non potranno incrociarsi tra loro ma solo con i discendenti femmine provenienti da altri incroci. Analoghe considerazioni potrebbero farsi nel caso che i discendenti di uno stesso incrocio fossero tutte femmine. Le prove a favore dell'ermafroditismo quale strategia legata alla sedentarietà e all'incremento del pool genico di una popolazione sono piuttosto deboli e riscontrabili solo in pochi gruppi animali, in particolare negli isopodi. Tuttavia la validità di questo modello e' sostenuta dalla constatazione che esiste un'elevata incidenza di ermafroditi sequenziali in forme poco mobili e con ridotto flusso genico in confronto con i loro "parenti" più mobili.

RIFERIMENTI BIBLIOGRAFICI

- CLARK WC. 1978 Hermaphroditism as a reproductive strategy for metazoans; some correlated benefits. *New Zea J Zool* 5:769-780
- COCKRUM E.L. MC CAULEY W.J. 1965 Zoologia Piccin Editore-Padova
- GHISELIN MT. 1969 The evolution of hermaphroditism among animals. *Q. Rev. Biol.* 44:189-208
- GHISELIN MT. 1974 The economy of nature and the evolution of sex. Berkley:Univ. California Press
- GILBERT SCOTT F. 1985 Biologia dello sviluppo. Zanichelli
- LA GRECA M: - 1990 - Zoologia degli Invertebrati. Utet ed.
- Malin Werner: The ecology of parasitism: dispersal, behaviour, settlement and recruitment of *Sacculina carcini* (Thomson), a parasite on the green crab *Carcinus maenas* (L.)