

L'EVOLUZIONE DELLA SESSUALITÀ

ENRICO VANNINI

Professore di Zoologia nella Università di Bologna

È lecito chiederci la ragione per la quale, nel corso dell'evoluzione biologica, fra le svariate modalità riproduttive di cui potevano disporre gli esseri viventi, si sia affermata ed abbia prevalso la riproduzione sessuale, che indubbiamente è fra tutte la più complicata per il gran numero di meccanismi che ne sono il presupposto. Quanto più semplici e rapide sono, per lo più, le varie forme di moltiplicazione asessuale, che pure assicurano la perpetuazione della specie senza richiedere però lunghi preparativi, quali la maturazione dei gameti, e poi l'incontro, sempre aleatorio, fra i gameti dei due sessi, la loro unione nella fecondazione ed infine il laborioso sviluppo di un embrione a partire da un'unica cellula zigotica iniziale!

I complicati fenomeni della riproduzione sessuale presentano tuttavia un innegabile vantaggio rispetto a quelli della riproduzione agamica o vegetativa: essi soltanto sono in grado di assicurare ai discendenti quella gamma elevata di variabilità individuale, che in genere caratterizza le popolazioni naturali delle singole specie di organismi. Nei casi di riproduzione asessuale (ad esempio, negli animali, per scissione o gemmazione), tutti gli individui che derivano agamicamente da un dato genitore infatti sono identici a questo e sono identici fra loro, per il patrimonio di fattori ereditari che ne condiziona le caratteristiche di forma e di funzione. Invece, nella riproduzione sessuale, in pratica nessuno

degli individui che vengono generati è uguale all'altro, ad opera dell'incontro casuale fra gameti maschili e femminili (nel caso degli animali, spermii ed uova, per lo più derivati da genitori differenti), con conseguente svariatissima gamma di ricombinazioni fra i più diversi corredi di fattori ereditari.

Una specie che si riproduca esclusivamente per gameti pertanto è sempre più o meno polimorfa; soltanto in allevamenti controllati, nei quali i riproduttori siano scelti secondo adeguati intendimenti dall'allevatore, si può giungere ad un'uniformità degli esemplari. In contrapposto, una ben maggiore monotonia caratterizza le po-

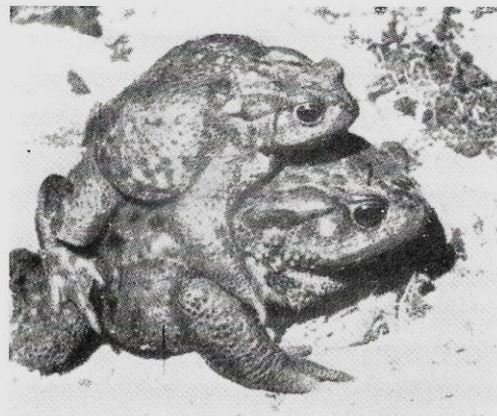


Fig. 1. - Due esemplari di Rospo comune (*Bufo bufo*) in accoppiamento: il maschio sta sul dorso della femmina e l'abbraccia alle ascelle.

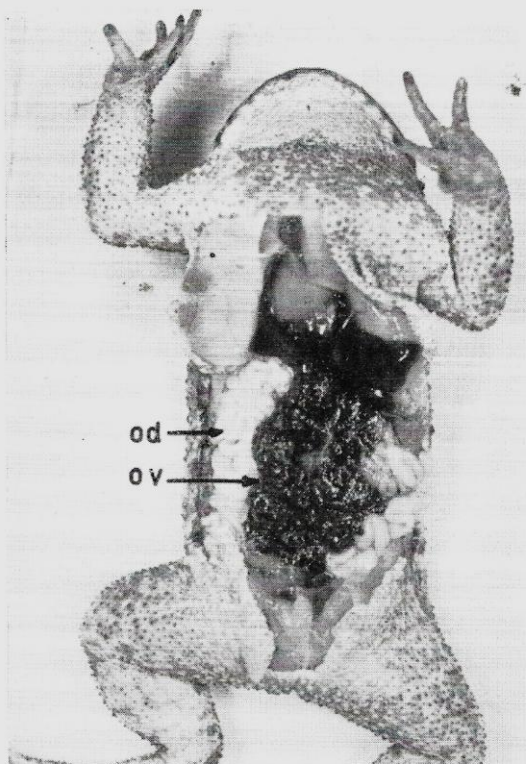


Fig. 2. - Femmina di rospo aperta dal ventre, mostrante gli ovidotti (od) e gli ovari (ov).

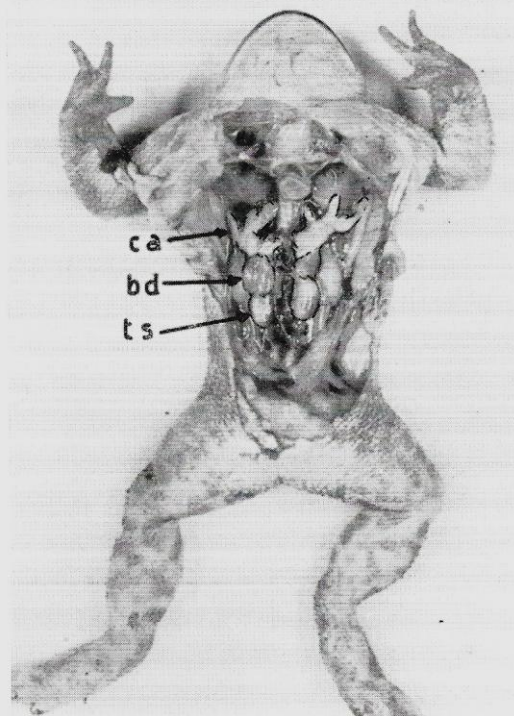


Fig. 3. - Maschio di rospo aperto dal ventre, mostrante i testicoli (ts), gli organi del Bidder (bd) e, anteriormente a questi, i corpi adiposi (ca) lobati, pieni di sostanze grasse di valore nutritivo.

popolazioni naturali di quelle specie che si riproducono in prevalenza asessualmente. Per convincercene basterà considerare la notevole variabilità nelle popolazioni umane, di cui ciascun componente ha una sua fisionomia: una forte assomiglianza, dovuta ad identità genetica, si ha però tra quei gemelli che, essendo derivati da un medesimo uovo fecondato precocemente suddivisi in due embrioni, in effetti si sono originati per un particolare processo di riproduzione asessuale svoltosi negli stadi più iniziali dello sviluppo.

L'elevato polimorfismo, che esiste dunque in quelle specie che si riproducono mediante gameti, è sotto diversi aspetti vantaggioso: da un punto di vista immediato, perché di fronte all'eventuale intervento di sfavorevoli condizioni dell'ambiente può permettere la sopravvivenza per lo meno di alcuni individui più favoriti dalla sorte; ed anche a più lunga scadenza, perché que-

sta sopravvivenza del più adatto, in virtù della selezione naturale, condiziona lo svolgersi dei processi evolutivi, con progressivo adattamento alle molteplici difficoltà stabilite dall'ambiente, lungo il succedersi di più generazioni.

* * *

Poiché la riproduzione sessuale facilita dunque i processi evolutivi, è comprensibile come anche le modalità con cui essa stessa si manifesta siano state soggette a evoluzione, nel corso della lunga storia della vita: perfezionandosi e specializzandosi, a seconda delle necessità, nei modi più svariati e adattandosi nei diversi organismi a particolari contingenze.

Un semplice e primitivo aspetto della sessualità può essere quello di organismi ermafroditi capaci di produrre contemporaneamente gameti di ambo i sessi e di fecondare i propri gameti femminili me-

dianche i propri gameti maschili. Una tale forma di ermafroditismo sufficiente, od autogamo, non è certo la più adatta a creare notevoli diversità fra i discendenti. Più opportuna e più frequente è, pertanto, la condizione di altre specie dotate di ermafroditismo insufficiente o eterogamo, nelle quali una diversità di tempo o di sede nella maturazione dei gameti, oppure anche una particolare conformazione degli apparati genitali, rende impossibile l'autofecondazione, e quindi necessaria la fecondazione incrociata, fra i gameti maschili di un esemplare e quelli femminili di un altro: per cui ogni discendente sarà sempre il figlio di due genitori diversi e dunque più variati saranno, nelle popolazioni, i patrimoni ereditari. Ancor più perfezionata è, da questo punto di vista, la situazione del gonocorismo, in cui esistono sessi separati, cioè individui maschili e individui femminili capaci di produrre ciascuno un sol tipo di gameti; tra gli animali è questa, fra l'altro, la condizione più comune per gli Artropodi e per i Vertebrati.

Da quali cause dipende l'essere un organismo ermafrodita, oppure, nei casi di gonocorismo, il nascere di sesso maschile o di sesso femminile? Le ricerche della Genetica hanno dato una risposta a questo appassionante problema, dimostrando che, come tutte le altre caratteristiche di ogni essere vivente, anche queste dipendono dal corredo dei fattori ereditari contenuti nei cromosomi entro il nucleo cellulare.

Esistono alcuni fattori ereditari, denominati « geni *F* », responsabili della capacità di sviluppare gli organi generatori dei gameti femminili ed altri, denominati « geni *M* », responsabili dell'eterologa capacità di sviluppare gli organi generatori dei gameti maschili: negli animali, rispettivamente, gli ovari ed i testicoli. Negli organismi ermafroditi, esiste sempre un equilibrio quantitativo fra geni *F* e geni *M*; per cui, contemporaneamente od in tempi successivi, ogni individuo funziona e da femmina e da maschio. Invece negli organismi a sessi separati speciali meccanismi genetici, di cui il più perfezionato è quello dei cromosomi sessuali *X* e *Y*, assicurano nelle popolazioni l'esistenza di due distinte categorie di individui, a diverso corredo di fattori ereditari: le femmine, nelle quali i geni *F* prevalgono quantitativamente sui geni *M*,



Fig. 4. - Sezione longitudinale di un girino di rospo in metamorfosi, osservata al microscopio. Nell'organo riproduttore, formato di più lobi, il lobo anteriore più voluminoso è l'abbozzo dell'organo del Bidder (bd).

ed i maschi, nei quali viceversa si verifica la condizione opposta.

Di notevole rilievo è il fatto che negli organismi a sessi separati l'essere femmina o l'essere maschio non dipenda dunque da una differenza genetica di natura qualitativa, bensì quantitativa; ogni femmina e ogni maschio posseggono infatti una certa scorta di fattori ereditari del sesso eterologo, che abitualmente non giungono a manifestarsi e rimangono latenti soltanto perché in dose troppo bassa.

Ciò spiega come possa avvenire che, nell'ambito di specie a sessi abitualmente ben distinti, in seguito a talune anomalie dei cromosomi e del loro corredo ereditario, accidentali oppure ottenute in via sperimentale (ad esempio mediante adatte ibridazioni), talvolta affiorino più o meno stabilmente, ed in misura più o meno marcata, nelle femmine caratteri di maschio o nei maschi attributi femminili: fenomeni

detti di intersessualità, dovuti a attenuazione del disquilibrio quantitativo fra i geni dei due sessi. Casi del genere sono noti anche per l'Uomo.

Analoghe inversioni, più o meno complete, del sesso genetico si possono ottenere anche attraverso influenze di altro tipo, ambientali od ormoniche, che agiscono durante lo sviluppo dei singoli esemplari e che, pur senza modificare il corredo ereditario, ne alterino le manifestazioni fenotipiche, deprimendo od esaltando la realizzazione fisiologica delle attività sessualizzanti esercitate dai geni *F* o dai geni *M*, di cui ciascun individuo, maschio o femmina, è provvisto.

* * *

Ma anche al di fuori di queste manifestazioni patologiche od ottenibili sperimentalmente nei laboratori, la natura spontaneamente ci dimostra come il passaggio dall'ermafroditismo al gonocorismo sia del tutto graduale con pratica impossibilità di stabilire, fra i due aspetti della sessualità, confini ben precisi.

Fra le specie che definiamo ermafrodite, ne esistono alcune nelle cui popolazioni la maggioranza degli esemplari matura gameti di ambo i sessi, e una minoranza si comporta invece esclusivamente o da femmina o da maschio: soltanto negli esemplari della prima categoria la quantità dei geni *F* e dei geni *M* è in equilibrio, mentre negli altri prevalgono o i geni *F* o i geni *M*. Così si comportano, ad esempio, alcuni Molluschi ed alcuni Policheti.

Fra le specie che definiamo a sessi distinti, d'altra parte, se ne conoscono talune nelle quali per lo meno uno dei sessi non ha ancora completato la separazione dal sesso eterologo, del quale persiste qualche traccia. È il caso, a titolo di esempio, di molti Anfibi: le cui femmine soltanto presentano una netta prevalenza dei geni *F* sui geni *M* e quindi sino dagli stadi giovanili sviluppano ovari permanenti; mentre nei maschi la prevalenza dei geni *M* sui geni *F* è così poco marcata, che essi si comportano da intersessuati, abbozzando da giovani un apparato genitale di aspetto femminile, che poi si inverte definitivamente in apparato maschile nella vita adulta.

Generalmente (ad esempio nelle rane) questa condizione intersessuale dei maschi

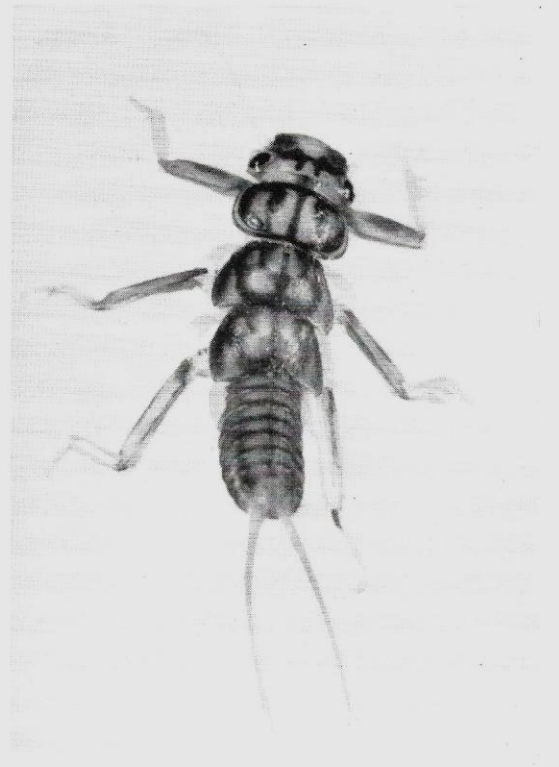


Fig. 5. - Ninfa del Plecoptero *Perla marginata*.

è del tutto transitoria e nell'adulto non rimane alcuna traccia dell'avvenuta inversione sessuale. Non così invece nei rospi: i maschi adulti dei quali conservano infatti una testimonianza della progressiva condizione femminile.

Ce ne possiamo convincere assai semplicemente, esaminando il maschio e la femmina adulti della nostra più diffusa specie di rospi, il Rospo comune (*Bufo bufo*). Il maschio si riconosce agevolmente dalla femmina, per la taglia più ridotta e per la particolare conformazione delle zampe anteriori; le prime dita della mano sono provviste di speciali prominente ghiandolari (le cosiddette callosità del pollice), di cui il maschio si vale per aderire fortemente alla femmina quando, durante l'accoppiamento, le si pone sul dorso e l'abbraccia stringendola sotto le ascelle (fig. 1). In tal maniera, via via che la femmina depone nell'acqua le sue uova, incluse in lunghi cordoni di una sostanza gelatinosa, queste vengono fecondate dallo sperma emesso dal maschio (fecondazione esterna).

Se uccidiamo un maschio e una femmina di rospo e ne apriamo la cavità addominale, mettendo allo scoperto l'apparato riproduttore, nella femmina troviamo due ovari assai voluminosi, pieni di uova in corso di sviluppo, fiancheggiati dagli ovidotti lunghi e tortuosi (fig. 2); nel maschio, invece, al dinanzi di ciascun testicolo vediamo un corpo particolare, denominato l'organo del Bidder, pieno di cellule uovo incompletamente sviluppate e definibile pertanto come un ovario rudimentale, che normalmente non giunge mai a maturazione (fig. 3). La presenza di questi ovari non funzionanti si accompagna anche a quella di vestigia di ovidotti affiancati alle vie genitali maschili pienamente sviluppate.

Lo studio dello sviluppo dei rospi, a partire dagli stadi larvali o di girino, chiarisce come si giunga, nei maschi adulti, a un tale stato di ermafroditismo rudimentale. Precocemente infatti, in tutti gli esemplari, l'organo riproduttore di ambo i lati si sviluppa sotto forma di un giovane ovario costituito di più lobi, di cui l'anteriore è il più voluminoso e il più ricco di cellule uovo in via di accrescimento (fig. 4). In seguito, poi, dopo la metamorfosi, tale abbozzo di gonade può avere due destini differenti, continuando ad evolversi interamente in un ovario soltanto in quella metà degli esemplari che è geneticamente di sesso femminile, e trasformandosi in gran parte in un testicolo nell'altra metà degli animali, che è di sesso genetico maschile; ma questo processo di inversione sessuale risparmia il tratto anteriore dell'abbozzo genitale, che conserva la primitiva struttura di un ovario.

Nel maschio adulto l'organo del Bidder non ha alcuna funzione: infatti può venire asportato impunemente, senza che la attività riproduttiva del testicolo risulti attenuata e senza che ne derivi alcun altro disturbo. Se però entrambi i testicoli vengono asportati, lasciando intatti gli organi del Bidder, questi ultimi, non più inibiti nel loro accrescimento, aumentano notevolmente di volume e giungono a maturare uova normali, atte a venire fecondate da un maschio non castrato ed a generare una normale discendenza. L'organo del Bidder è dunque effettivamente un ovario potenziale, espressione visibile dei fattori fem-



Fig. 6. - Sezione longitudinale di una ninfa di *Perla marginata*, osservata al microscopio. Si vede una parte della gonade, con l'ovario rudimentale (ov), pieno di cellule uovo in corso di sviluppo, situato anteriormente e, dietro a questo, due follicoli del testicolo (ts) pieni di cellule germinali in spermatogenesi.

minili, latenti nel corredo ereditario degli animali di sesso genetico maschile.

* * *

Questo esempio di ermafroditismo rudimentale non è il solo, fra gli organismi a sessi distinti. Un altro caso merita di esser ricordato, in un gruppo zoologico assai distante, quale è quello degli Insetti, caratteristico per la estesa prevalenza di forme nettamente gonocoriche, con meccanismo della determinazione genetica del sesso basato sull'esistenza di cromosomi sessuali.

Si tratta del Plecottero *Perla marginata*, le cui neanidi e le cui ninfe (fig. 5) vivono in acque fortemente correnti di torrenti montani, fredde e ossigenate, nelle quali le femmine adulte depongono le uova.

Negli esemplari di ambo i sessi, gli

organi genitali dei due lati si fondono anteriormente fra di loro, costituendo una gonade impari a ferro di cavallo, collocata dorsalmente all'intestino. Mentre però nelle femmine tale gonade è un ovario che non mostra, neppure durante il suo sviluppo, nessun accenno ad un parziale orientamento verso l'altro sesso, nelle neanidi e nelle ninfe di sesso genetico maschile (riconoscibile per il corredo cromosomico) la gonade è invece di struttura ermafrodita (fig. 6), presentando ovarioli pieni di cellule uovo in corso di sviluppo nel tratto orizzontale anteriore del ferro di cavallo, e follicoli testicolari normali, maturanti spermii, nei due paralleli tratti posteriori.

Anche in questo caso, come in quello dei rospi, l'ermafroditismo dei maschi non

è funzionante, ma rudimentale; infatti le cellule uovo contenute negli ovarioli della gonade maschile non raggiungono mai la maturazione completa ed inoltre l'intera struttura femminile degenera all'epoca della metamorfosi da ninfa a maschio adulto.

La situazione descritta è molto interessante, perché costituisce un altro esempio di visibile manifestazione del fatto che in un sesso sono latenti fattori ereditari del sesso eterologo. Si dimostra, ancora una volta, come una condizione naturale, che potrebbe sembrare a prima vista una semplice curiosità ed un'aberrazione priva di valore, si presti invece ad un esame approfondito e possa fornire preziosi contributi alla soluzione dei problemi biologici più difficili e importanti.