
ATTI ACCADEMIA NAZIONALE DEI LINCEI
CLASSE SCIENZE FISICHE MATEMATICHE NATURALI

RENDICONTI

BRUNO BATTAGLIA, LIVIA MALESANI

**Gli effetti della selezione operata in assenza di in
incrocio sugli spostamenti del rapporto-sessi in
Tisbe gracilis (Copepoda, Harpacticoida)**

*Atti della Accademia Nazionale dei Lincei. Classe di Scienze Fisiche,
Matematiche e Naturali. Rendiconti, Serie 8, Vol. 32 (1962), n.2, p.
251-257.*

Accademia Nazionale dei Lincei

http://www.bdim.eu/item?id=RLINA_1962_8_32_2_251_0

L'utilizzo e la stampa di questo documento digitale è consentito liberamente per motivi di ricerca e studio. Non è consentito l'utilizzo dello stesso per motivi commerciali. Tutte le copie di questo documento devono riportare questo avvertimento.

*Articolo digitalizzato nel quadro del programma
bdim (Biblioteca Digitale Italiana di Matematica)
SIMAI & UMI*

<http://www.bdim.eu/>

Genetica. — *Gli effetti della selezione operata in assenza di inincrocio sugli spostamenti del rapporto-sessi in Tisbe gracilis (Copepoda, Harpacticoida)* (*). Nota di BRUNO BATTAGLIA e LIVIA MALESANI, presentata (**) dal Socio U. D'ANCONA.

Nel Copepode Harpacticoido *Tisbe gracilis* (T. Scott), il rapporto dei sessi presenta un alto grado di variabilità nelle diverse famiglie^(1,2). I risultati di una serie di esperienze di inincrocio, esincrocio e selezione verso incremento di un sesso o dell'altro^(2,3) hanno dimostrato che: 1° l'inincrocio protratto per alcune generazioni porta ad un sensibile aumento nel numero dei maschi; 2° la rottura dell'inincrocio ha un effetto femminizzante; 3° la selezione, operata in condizioni di inincrocio, è apparentemente efficace soltanto nella direzione verso incremento dei maschi.

Questi risultati ed altri che, per brevità, non riportiamo in questa sede, suggeriscono l'ereditarietà del carattere 'rapporto dei sessi' e dimostrano che la selezione opera su un sistema polifattoriale che controlla la sessualità. Esperimenti simili sono stati condotti anche su un'altra specie, *Tisbe reticulata*, con risultati analoghi. In *Tisbe reticulata*, inoltre, è stata osservata l'esistenza di un chiaro rapporto tra la determinazione del sesso e il tipo di pigmentazione; più precisamente è stato possibile accertare che i geni autosomici della serie V, che controllano la colorazione⁽⁴⁾, inducono anche condizioni di femminilità, per effetto pleiotropico o per associazione con geni per la femminilità⁽⁵⁾.

I risultati degli esperimenti condotti nelle due specie, *Tisbe gracilis* e *T. reticulata*, avevano permesso la formulazione di un'ipotesi che rendesse conto della singolare situazione osservata. Secondo tale ipotesi⁽⁵⁾ la determinazione del sesso in questi Copepodi sarebbe sotto il controllo di più fattori dominanti per la femminilità (F) e di più fattori recessivi per la mascolinità (m), non allelici, localizzati in più cromosomi. I fattori per la mascolinità possono essere rappresentati nei rispettivi loci anche dai loro alleli dominanti +, i quali, ove presenti, inibirebbero l'effetto mascolinizante dei primi. I fattori per la mascolinità si esprimerebbero dunque soltanto negli omozigoti recessivi mm. L'espressività dei fattori F sarebbe invece condizionata dall'eterozigosi⁽⁵⁾.

(*) Lavoro eseguito presso l'Istituto di Zoologia e Anatomia comparata dell'Università di Padova, grazie ad un contributo del C.N.R. assegnatoci dalla Commissione per la Genetica.

(**) Presentata nella seduta del 10 febbraio 1962.

(1) B. BATTAGLIA, « Arch. Ocean. e Limnol. », XI, 29 (1957).

(2) B. BATTAGLIA, « Rend. Accad. Naz. Lincei » [ser. VIII], XXIV, 327 (1958).

(3) B. BATTAGLIA e L. MALESANI, « Boll. Zool. », XXVI, 423 (1959).

(4) B. BATTAGLIA, « Evolution », XII, 358 (1958).

(5) B. BATTAGLIA, « Atti A.G.I. », VI, 439 (1961).

La formulazione di quest'ipotesi era stata influenzata anche dai risultati di alcuni esperimenti di selezione in assenza di inincrocio, eseguiti in *Tisbe gracilis*, i quali nel lavoro precedente⁽³⁾ erano stati appena accennati. Nella presente Nota questi risultati vengono riferiti in dettaglio e discussi per la prima volta. Alla loro esposizione verrà affiancata quella dei risultati di altre osservazioni ed esperienze che costituiscono una conferma dell'ipotesi avanzata.

Per eseguire la selezione in assenza di inincrocio è stato adottato il metodo seguente.

Dalle culture di massa venivano prelevate 70 femmine ovigere, isolate in altrettanti recipienti ed eliminate dopo che avevano depresso il primo sacco di uova. Delle 70 discendenze ne venivano scelte 7 con i rapporti-sessi più spostati in senso femminile. Da ciascuna di queste ultime si prelevavano 7 femmine ovigere che evidentemente erano state fecondate da fratelli. Esse venivano quindi distribuite in 7 recipienti mescolandole in modo che in ciascuno dei recipienti stessi venissero a trovarsi insieme femmine di origine diversa. Questo mescolamento veniva eseguito al fine di assicurare una certa rottura dell'inincrocio. Quando gl'individui sviluppatisi in questi recipienti avevano raggiunto lo stadio adulto, da ciascuno dei 7 recipienti si prelevava un campione di 10 femmine ovigere (le femmine madri erano state eliminate dopo avere depresso in media due sacchi). Si tornava così a disporre di 70 femmine tra i discendenti delle quali veniva operata una nuova selezione delle famiglie che presentavano la più alta percentuale di femmine.

Lo stesso procedimento è stato seguito per la selezione delle famiglie con rapporti-sessi spostati in senso maschile.

Con questo metodo, tuttavia, la rottura dell'inincrocio era incompleta poiché la fecondazione poteva avvenire anche tra individui provenienti dallo stesso sacco ovigero. A ciò si è cercato di ovviare mettendo insieme, delle discendenze prescelte, anziché femmine ovigere, maschi e femmine di diversa origine, isolati a coppie in singoli recipienti. L'operazione era molto laboriosa in quanto, per assicurare che le femmine fossero vergini, occorreva che le coppie venissero stabilite tra animali allo stadio di copepodite, quando cioè il riconoscimento del sesso non era ancora possibile. Molte coppie risultavano più tardi essere costituite da individui dello stesso sesso e dovevano pertanto essere scartate. Anche in questo caso veniva esaminata la discendenza di 70 coppie. Si eseguiva quindi la selezione e, per ottenere la generazione successiva, si ripeteva l'incrocio tra copepoditi non fratelli, provenienti comunque da famiglie con rapporti-sessi spostati in un senso o nell'altro.

Esaminiamo ora i risultati di questi esperimenti.

SELEZIONE → ♂♂.

I risultati della selezione senza inincrocio verso incremento dei maschi sono riportati nella Tabella I. Particolarmente evidente è l'efficacia della selezione alla 1^a e alla 2^a generazione; in appena due generazioni è stato infatti

ottenuto un aumento, nella percentuale di maschi, di circa il 18%. Il dato che si riferisce alla 3^a generazione è poco indicativo poiché, probabilmente per inquinamento delle culture, si è avuta una forte mortalità ed il numero delle famiglie esaminate si è sensibilmente ridotto.

TABELLA I.

Selezione senza inincrocio $\rightarrow \text{♂♂}$.

Percentuale media osservata di maschi nella generazione di partenza = 60,2.

Generazione	N° di famiglie	Totale figli adulti	N° medio di figli per famiglia	% media osservata ♂♂ (indice andrico)
1	66	2.984	45,2	68,5
2	68	2.265	33,3	78,1
3	44	1.380	31,4	79,05

È interessante il confronto con i risultati della selezione eseguita in condizioni di inincrocio (fig. 1). Apparentemente la selezione senza inincrocio è meno efficace della selezione con inincrocio, essendo l'incremento di maschi minore nel primo caso che nel secondo. In realtà, però, la selezione è *più* efficace quando operata senza inincrocio. Ciò è indirettamente dimostrato dai risultati della rottura dell'inincrocio (fig. 1) che è seguita da una sensibile caduta dell'indice andrico (cfr. anche Battaglia e Malesani⁽³⁾). L'incremento della percentuale di maschi negli esperimenti di selezione in inincrocio è ovviamente dovuto più all'effetto dell'inincrocio che a quello della selezione. Quest'ultima avrebbe agito solo in piccola misura: dopo la rottura dell'inincrocio, infatti, l'indice andrico è sceso a 60,9, circa il 10% in più rispetto alla generazione di partenza (51,2). L'incremento di maschi conseguente alla selezione condotta in inincrocio è dunque osservabile solo in piccola parte, mentre nella selezione intercalata da rotture dell'inincrocio ad ogni generazione l'aumento dell'indice andrico corrisponde ad un 'guadagno' genetico 'acquisito stabilmente.

SELEZIONE $\rightarrow \text{♀♀}$.

A differenza della selezione $\rightarrow \text{♂♂}$, la selezione $\rightarrow \text{♀♀}$, senza inincrocio, è apparentemente inefficace (Tabella II), come lo era la selezione $\rightarrow \text{♀♀}$ condotta in inincrocio⁽³⁾. In quest'ultimo caso, pur selezionando verso ♀♀, si otteneva addirittura un lieve incremento dell'indice andrico,

che poteva essere dovuto agli effetti mascolinizanti dell'inincrocio i quali mascherano la reale situazione genetica.

L'apparente inefficacia della selezione $\rightarrow \text{♀♀}$ è indicata dal fatto che, dopo 6 generazioni di selezione, l'indice andrico non si scosta significativamente da quello della generazione di partenza. Il sensibile aumento della

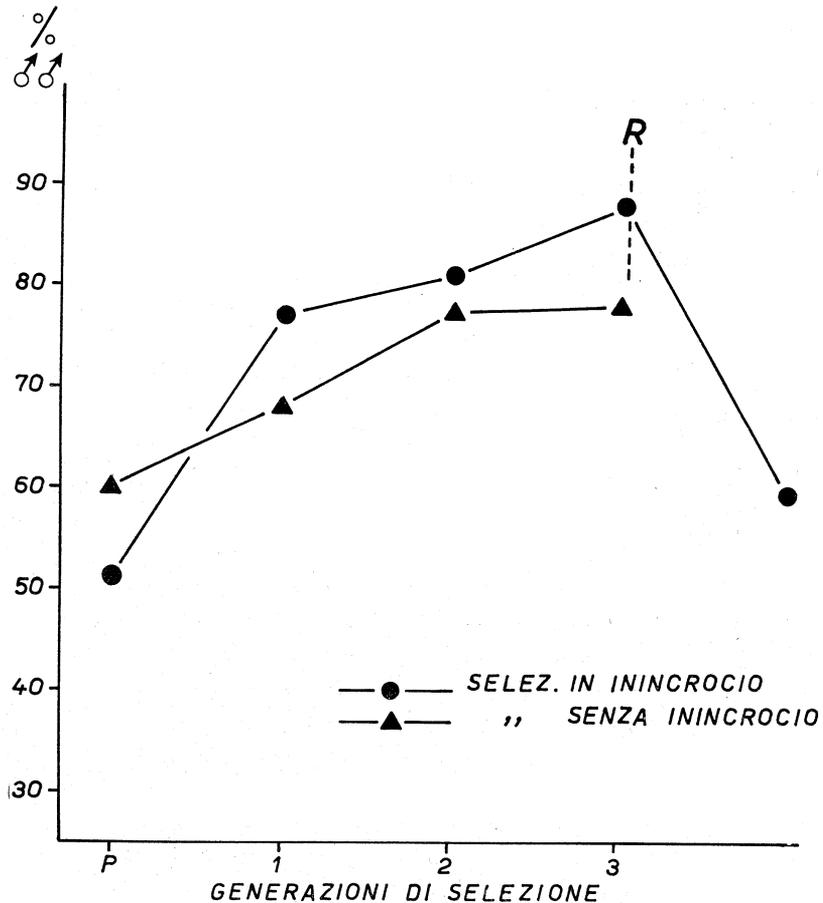


Fig. 1. - Variazioni del rapporto-sessi in due esperimenti di selezione verso incremento dei maschi, con e senza inincrocio.

Nel primo esperimento l'inincrocio è stato interrotto solo in corrispondenza della 3ª generazione (R).
Nel secondo, la rottura dell'inincrocio è stata effettuata ad ogni generazione.

percentuale di maschi alla 3ª generazione è probabilmente dovuto ad un casuale aumento dell'omozigosi, derivato dai già ricordati fenomeni di mortalità che si sono avuti in corrispondenza di questa generazione.

In realtà, però, nonostante le apparenze, la selezione verso ♀♀ senza inincrocio è efficace. Anche in questo caso la dimostrazione è indiretta. Essa ci è fornita dai risultati di alcuni esperimenti di inincrocio eseguiti a partire

da famiglie che erano state selezionate $\rightarrow \text{♀♀}$ per due e per cinque generazioni. L'inincrocio iniziato dopo due sole generazioni di selezione è, come di norma, efficace, comportando una rapida e sensibile salita dell'indice andrico.

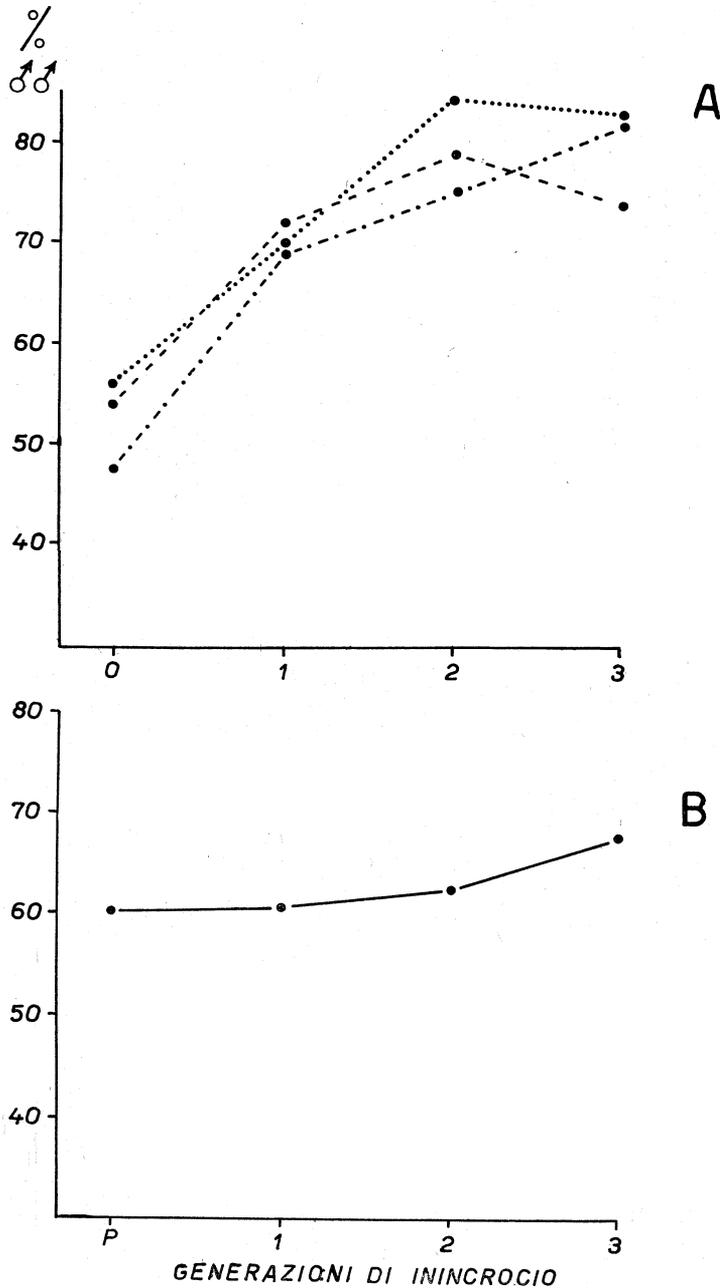


Fig. 2. - Variazioni del rapporto-sessi in esperimenti di inincrocio eseguiti (A) a partire da famiglie non selezionate in precedenza; (B) a partire da famiglie selezionate senza inincrocio $\rightarrow \text{♀♀}$ per 5 generazioni consecutive.

Quando invece l'inincrocio viene iniziato con famiglie selezionate $\rightarrow \text{♀♀}$ per ben cinque generazioni, che tuttavia non dimostravano alcun aumento della percentuale di ♀♀ , i risultati che si ottengono sono completamente inattesi (Tabella III e fig. 2). Infatti, partendo da famiglie che presentavano una percentuale media di maschi del 60,1, alla 3^a generazione di inincrocio si arriva appena al 67,7%. Questo modestissimo incremento dell'indice andrico contrasta fortemente con i risultati di tutti gli esperimenti di inincrocio (non preceduti da selezione) eseguiti nel nostro laboratorio, nel corso dei quali (fig. 2) già alla 2^a generazione di inincrocio erano stati ottenuti aumenti nel numero dei maschi dell'ordine del 26-27%⁽⁶⁾.

TABELLA II.

Selezione senza inincrocio $\rightarrow \text{♀♀}$.

Percentuale media osservata di maschi nella generazione di partenza = 60,2.

Generazione	N° di famiglie	Totale figli adulti	N° medio di figli per famiglia	% media osservata ♂♂
1	69	3.023	43,8	50,9
2	69	2.400	34,8	58,3
3	53	2.002	37,8	72,1
4	67	2.196	32,8	52,7
5	64	2.888	45,1	60,1
6	65	2.339	36,0	57,3

L'incremento di maschi eccezionalmente lieve ottenuto nell'inincrocio dopo selezione sta ad indicare che il procedere della selezione $\rightarrow \text{♀♀}$, operata senza inincrocio, comporta un effettivo cambiamento genetico che, evidentemente, due sole generazioni di selezione non bastano ad attuare. Dopo cinque generazioni l'efficacia della selezione può essere dimostrata indirettamente, ricorrendo all'inincrocio, ed è verosimile che i risultati di una selezione protratta per un maggior numero di generazioni possano essere constatati direttamente dall'esame del rapporto dei sessi.

(6) In generale, alla 3^a generazione di inincrocio l'indice andrico torna ad abbassarsi o si stabilizza; ciò si spiega facilmente col fatto che molte famiglie sono costituite di soli maschi e pertanto l'inincrocio deve essere necessariamente continuato con quelle famiglie che presentano una percentuale di femmine ancora sufficientemente elevata.

TABELLA III.

Variazioni del rapporto-sessi in 3 generazioni consecutive di inincrocio eseguito a partire da famiglie selezionate senza inincrocio —→ ♀♀ per 5 generazioni.

Percentuale media osservata di ♂♂ nella generazione di partenza = 60,1.

Generazione	N° di famiglie	Totale figli adulti	N° medio di figli per famiglia	% media osservata ♂♂
1	55	1.483	26,9	60,7
2	37	1.375	37,2	62,4
3	24	585	24,4	67,8

L'insieme dei risultati conseguiti nel corso delle ricerche su esposte è in pieno accordo con l'ipotesi, formulata da uno di noi ⁽⁶⁾, circa il meccanismo di determinazione del sesso nei Tisbidi. La selezione da noi eseguita non agisce efficacemente sui fattori F, l'espressione fenotipica di questi ultimi essendo condizionata dalla loro eterozigosi ⁽⁷⁾. La selezione può essere invece operata efficacemente sui fattori di mascolinità (*m*) che si esprimono soltanto nella combinazione omozigote *mm*. Quando si seleziona senza inincrocio verso un incremento della percentuale di maschi, viene operato un progressivo accumulo di alleli *m*. Viceversa, selezionando verso l'incremento della percentuale di femmine, viene aumentato il numero dei fattori +, gli alleli dominanti di *m* che ne inibiscono la manifestazione. In questo caso è più facile operare una scelta errata poiché gli omozigoti +/+ non si distinguono dagli eterozigoti +/*m*. Quest'errore, introdotto sistematicamente ad ogni generazione, fa sì che la selezione verso ♀♀ sia seguita da 'guadagni' genetici relativamente meno stabili rispetto alla selezione verso maschi. A questa selezione verso ♀♀ di minore efficacia reale si aggiungono gli effetti dell'azione mascolinizante di un certo grado di inincrocio che, con la tecnica da noi seguita, non è possibile eliminare completamente.

(7) M. I. LERNER, *Population genetics and animal improvement*, Cambridge Univ. Press, p. 173 (1950).