
ATTI ACCADEMIA NAZIONALE DEI LINCEI
CLASSE SCIENZE FISICHE MATEMATICHE NATURALI

RENDICONTI

GIOVANNA VITAGLIANO TADINI

La variabilità del rapporto sessi in *Asellus aquaticus* e la sua determinazione oligogenica

Atti della Accademia Nazionale dei Lincei. Classe di Scienze Fisiche, Matematiche e Naturali. Rendiconti, Serie 8, Vol. 34 (1963), n.5, p. 573-582.

Accademia Nazionale dei Lincei

http://www.bdim.eu/item?id=RLINA_1963_8_34_5_573_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. — *La variabilità del rapporto sessi in Asellus aquaticus e la sua determinazione oligogenica* (*). Nota di GIOVANNA VITAGLIANO TADINI, presentata (**) dal Corrisp. G. MONTALENTI.

La variabilità del rapporto sessi in *Asellus* e la sua determinazione genetica è stata oggetto di altre pubblicazioni (1).

È stato stabilito che in questa specie gonocorista l'uguaglianza numerica del rapporto sessi, nel totale della popolazione è ottenuta attraverso una notevolissima variabilità familiare. Tale variabilità può raggiungere, per alcune famiglie, la teligenia completa, ossia il 100 % di femmine e per altre la quasi completa arrenogenia, ossia il 95 % di prole maschile. Il fenomeno della variabilità del rapporto sessi, presente in numerosi altri Isopodi e in Copepodi, non è dovuto in *Asellus* né a partenogenesi né a mortalità differenziale, né ad effetto di fattori ambientali, come ho potuto accertare con controlli statistici adeguati e allevando gli Aselli in condizioni costanti.

Si tratta certamente di un fenomeno determinato da fattori genetici, trasmessi sia dal maschio sia dalla femmina, contrariamente a quanto è stato sostenuto per altre specie in cui l'eredità sarebbe di tipo matroclino.

La monogenia è stata definita da Vandel (2) una forma di ereditarietà *vraiment capricieuse*. I vari Autori (3) che hanno cercato di darne una inter-

(*) Lavoro eseguito alla Stazione Zoologica di Napoli per il Centro di Fisiogenetica del C.N.R. presso l'Istituto di Genetica della Università di Roma.

(**) Nella seduta dell'11 maggio 1963.

(1) G. MONTALENTI e G. VITAGLIANO TADINI, *Osservazioni sull'idoneità (fitness) di alcuni incroci di Asellus*, « Atti A.G.I. », 5, 207 (1960); G. VITAGLIANO TADINI, *Monogenia ed ermafroditismo in Asellus aquaticus*, « Caryologia », 6 Suppl., 953 (1955); ID., *Indagini sul rapporto sessi in Asellus aquaticus*, « Rend. Acc. Lincei », Cl. Sci. Fis., ser. 8^a, 24, 335 (1958 a); ID., *Il probabile significato biologico della monogenia*, « Rend. Acc. Lincei », Cl. Sc. Fis., ser. 8^a 24, 562 (1958 b); G. VITAGLIANO TADINI, A. M. MALQUORI e F. MAFFEI, *Il rapporto sessi in Asellus aquaticus*, « Boll. di Zool. », 23, 389 (1956).

(2) A. VANDEL, *Recherches sur la génétique et la sexualité des Isopodes terrestres. — VI. Les phénomènes de Monogénie chez les Oniscoïdes*, « Bull. Biol. Fr. et Belg. », 75, 316 (1941).

(3) F. ANDERS, *Ueber die geschlechtsbeeinflussende Wirkung von Farbballelen bei Gammarus pulex ssp. subterraneus*, « Z. f. Vererbungsl. », 88, 291 (1957); B. BATTAGLIA, *Rapporti tra geni per la pigmentazione e la sessualità in Tisbe reticulata*, « Atti Convegno A.G.I. », Roma ottobre (1950); G. DE LATTIN, *Ueber die Bestimmung und Vererbung des Geschlechts einiger Oniscoïden (Crust. Isop.) — II. Mitteilung. Zur Vererbung der Monogenie von Cylisticus convexus*, « Z. Vererbungsl. », 84, 536 (1952); H. W. HOWARD, *The genetics of Armadillidium vulgare Latr. — II. Studies on the inheritance of monogeny and amphogeny*, « J. Genet. », 44, 143 (1942); G. JOHNSON, *Contribution à l'étude de la détermination du sexe chez les Oniscoïdes: phénomènes d'hermaphroditisme et de monogénie*, « Bull. Biol. Franc. et Belg. », 95, 177 (1961); W. LUEKEN, *Ueber Geschlechtsbestimmung bei Landisopoden*, « Z. f. wiss. Zool. », 166, 3-4, 252 (1961); G. MONTALENTI, *Evoluzione della sessualità*, « Accademia Nazion. dei Lincei », Quaderno n. 22, 80 (1950); ID., *Evoluzione e genetica*, « Accademia Nazion. dei Lincei », Quaderno n. 47, 153 (1960); W. TRAUT, *Zur Geschlechtsbestimmung bei Gammarus duebeni Lillj. und verwandten Arten (Crustacea, Amphipoda)*, « Z. f. wiss. Zool. », 167, 1-2, 1 (1961).

pretazione genetica sono ricorsi a teorie molto complesse, invocanti epistasi, fattori citoplasmatici, orientamenti obbligati dai cromosomi sessuali sul fuso, ecc., che comunque non spiegano i risultati delle mie ricerche. In *Asellus* non sono riconoscibili eterocromosomi.

TABELLA I.

Tentativi di selezione in senso A.

Indice andrico	1...9	10...19	20...29	30...39	40...49	50...59	60...69	70...79	80...89	90...99	100	
	I (21)	3 (75)	I (42)	5 (62)	9 (223)	7 (165)	● 11 (207) i.a. 60	● 8 (167)	● 14 (258)	● 4 (101)	●	F ₁ ·F ₁ F ₂
		I (13)	4 (80)	I (16)	3 (29)	4 (66)	● 5 (107) i.a. 60	● 3 (80)	● 2 (24)	● 3 (122)	I (28)	F ₂ ·F ₂ F ₃
	●	●	3 (64)		4 (116) i.a. 46	4 (104)	2 (20)	I (8)				F ₂ ·F ₂ F ₃
			I (18)	2 (56)	● 3 (73)	● 3 (79)	i.a. 62	2 (67)	I (26)		5 (99)	F ₂ ·F ₂ F ₃

Come prima ipotesi per interpretare la variabilità di un carattere che si distribuisce secondo una curva di tipo normale (cfr. Montalenti, 1960, fig. 1, p. 163), è stata da me considerata la poligenia. Ammettendo che vi siano alleli per la mascolinità (*A, B, C, D*, ecc.) e alleli per la femminilità (i recessivi *a, b, c, d*, ecc.) liberamente ricombinantisi, e ammettendo un effetto soglia per cui gli individui che hanno per esempio 6 o più dominanti siano maschi, quelli che ne hanno 5 o meno siano femmine, si spiegherebbe, per effetto della libera ricombinazione, la variabilità del rapporto sessi, secondo la distribuzione osservata (cfr. Montalenti 1950).

In base all'ipotesi poligenica si possono fare previsioni da sottomettere al controllo sperimentale e statistico. Nel corso di questi ultimi anni ho raccolto i dati necessari, e ho dovuto constatare che essi non erano in accordo con la teoria nella sua forma più semplice, adottata originalmente.

Riassumerò, brevemente, i dati contrastanti con l'ipotesi dei poligeni liberamente ricombinantisi:

1° una determinata percentuale di femmine, provenienti da famiglie nelle quali la quasi totalità dei figli è di sesso maschile⁽⁴⁾, e incrociate con maschi di qualsiasi provenienza ha dato prole totalmente o quasi di sesso femminile. Questo evento è del tutto incompatibile con l'ipotesi poligenica secondo la quale le femmine provenienti da una famiglia con indice andrico elevato dovrebbero avere molti geni per la mascolinità e non il contrario. Parimenti le femmine provenienti da famiglie nelle quali l'indice andrico era zero, non hanno mai dato (incrociate con maschi di qualsiasi provenienza) prole esclusivamente femminile;

2° effetto della selezione nei due sensi non conforme alle aspettative di una teoria poligenica. Come si vede, infatti (Tabella I), effettuati i tentativi di selezione, partendo da famiglie con indice andrico 60, 70, 80, 90, si ottiene, nelle successive generazioni, un indice andrico inferiore (60). Questo, sia nel totale delle popolazioni, sia nelle singole famiglie, tranne alcune eccezioni di cui ho già dato cenno in precedenza. Analoghi risultati si ottengono con tentativi di selezione verso la teligenia, come dimostra la parte inferiore della Tabella I.

Nell'ambito di ogni famiglia, sia i maschi che le femmine si raggruppano in due categorie a comportamento completamente diverso, sì da far pensare alla esistenza di due genotipi femminili e parimenti alla esistenza di due genotipi maschili. Nella Tabella II sono riportati i «parti» di nove sorelle provenienti da una famiglia con indice andrico basso (i. a. 34). Queste femmine sono state incrociate con maschi provenienti da una famiglia con i. a. anche basso (i. a. 39), e ciascuna femmina ha avuto sempre lo stesso maschio. Si vede come ciascuna coppia ripete nel secondo parto i risultati del primo e che nel totale ci sono quattro coppie che danno figliolanza esclusivamente femminile ed altre cinque con i. a. intorno a 50.

L'incrocio reciproco (Tabella II) mostra come nessuno dei componenti familiari (pur avendo teoricamente lo stesso patrimonio genico dell'altro incrocio) sia capace di dare figliolanza esclusivamente femminile.

È evidente quindi che occorre modificare la ipotesi della poligenia, nel senso che non vi è una variabilità genetica graduale e trasgressiva; ma vi è un numero relativamente ristretto di genotipi sia nel sesso maschile sia in quello femminile.

Sono stati proprio i risultati «anomali» simili a quelli della «coppia 1» della Tabella II nella quale il primo ed il secondo parto non sono identici, a farmi pensare a pochi geni più o meno fortemente associati.

(4) Queste femmine vengono indicate col simbolo (A+) che sta ad indicare la provenienza da una famiglia con altissima percentuale di figli maschi. Indice andrico (i. a.) è la denominazione data alla percentuale dei maschi. Per esempio (♀ A+) = femmina proveniente da famiglia con i. a. circa 95; (♀ A-) = femmina proveniente da famiglia con i. a. circa 60; (♀ T+) = femmina proveniente da famiglia con i. a. circa zero, ecc.

TABELLA II.

F₁·F₁

N° della coppia	Nati	Vivi	Morti	% Morti	♀	♂	% ♂	χ ²	P
♀ T × T ♂ (non consanguinei)									
200 (34) · 189 (39,9)									
1	24	24	0	0	18	6	25	6	~0,01
bis	22	22	0	0	11	11	50	0	I
2	31	30	1	3	30	0	0	30	<0,001
bis	30	13	17	56,6	13	0	0	13	<0,01
3	25	25	0	0	25	0	0	25	<0,001
bis	17	15	2	11,7	15	0	0	15	<0,01
4	4	3	1	25	3	0	0	3	~0,05
5	11	11	0	0	11	0	0	11	~0,001
6	16	15	1	6	9	6	40	0,6	<0,50
bis	15	11	4	26,6	6	4	45	0,08	~0,80
7	33	13	20	60	13	0	0	13	<0,001
8	28	26	2	7	11	15	57,6	0,60	<0,50
bis	30	30	0	0	15	15	50	0	I
9	39	37	2	5	22	15	40	1,32	>0,20
<i>Totale: 9</i>	325	275	50	15,4	202	73	26	60,51	<0,001
<i>Media per parto</i>	23,2	19,6	3,6						
<i>Media per coppia</i>	36,1	30,6	5,5						
♀ T × T ♂ (non consanguinei)									
189 (39,9) · 200 (34)									
2	46	39	7	17	22	17	43,5	0,46	<0,50
bis	62	57	5	11	28	29	50,8	0,016	~0,90
3	28	27	1	3,5	15	12	44,5	0,32	>0,50
bis	48	48	0	0	25	23	48	0,08	~0,80
4	26	24	2	8	14	10	42	0,66	<0,50
bis	39	39	0	0	20	19	49	0,02	>0,90
5	22	19	3	15	8	11	57,8	0,46	~0,50
bis	25	24	1	4	12	12	50	0	I
6	32	32	0	0	14	18	56	0,50	<0,80
7	10	2	8	80	1	1	50	0	I
bis	27	25	2	8	15	10	40	I	~0,30
8	29	22	7	31	13	9	40	0,72	<0,50
9	25	0	0	0	12	13	52	0,04	>0,80
<i>Totale: 8</i>	419	383	36	8,5	199	184	48	0,58	<0,50
<i>Media per parto</i>	32	29	2,7						
<i>Media per coppia</i>	52	48	4,5						

N. B. — Per spiegazione vedi nel testo. I numeri arabi fra parentesi danno l'indice andrico delle famiglie.

Dall'analisi dei risultati degli incroci delle varie generazioni, dai risultati dei reincroci e dagli scambi dei coniugi, sono giunta alla conclusione che probabilmente esistono nella specie *Asellus aquaticus* (popolazione Sarno) pochi genotipi femminili (presumibilmente due) e parimenti pochi (tre) genotipi maschili.

Questa condizione genotipica è realizzabile supponendo che tre coppie geniche siano poste su una sola coppia cromosomica. Due geni, da me indicati coi simboli A e B sono strettamente, ma non totalmente, associati. Il terzo gene è stato indicato col simbolo Z per rendere evidente la alta probabilità che fra questo e gli altri due cada un *crossing-over*.

TABELLA III.

♂ \ ♀	A B Z	A B z	a b Z	a b z
Abz	A B Z A b z			
aBz	A B Z a B z			
abZ	A B Z a b Z			
abz	A B Z a b z			

Quadro di tutte le combinazioni possibili fra i gameti maschili (in orizzontale) e i gameti femminili (in verticale) supponendo i geni AB strettamente associati ed il gene Z con totale indipendenza dagli altri due.

I numeri romani indicano il numero di geni dominanti esistenti in ciascuna delle combinazioni; l'esponente H indica l'esistenza di una coppia omozigote nelle combinazioni con tre e con due dominanti.

Supponendo che le femmine siano caratterizzate dall'avere zero o al massimo un allele dominante e i maschi due, tre o quattro dominanti si può prevedere un certo numero di genotipi che formeranno varie categorie di gameti.

Per chiarezza di esposizione ho compilato il quadro degli incroci (Tabella III) fra tutti i gameti possibili partendo dal presupposto, non corrispondente esattamente ai dati, che fra i geni A e B vi sia totale associazione, tra AB e Z totale indipendenza. Dalla analisi di detto quadro e dalla Tabella IV si nota quanto segue:

1° In nessun modo è possibile avere maschi con più di quattro dominanti dato che le femmine forniscono gameti con (al massimo) *un* dominante ed i maschi con (al massimo) *tre* dominanti.

2° I maschi con due (o con tre o quattro) dominanti possono avere al massimo due dominanti allelomorfi. Gli altri geni sono necessariamente non allelomorfi.

TABELLA IV.

Categorie di gameti prodotti dai vari genotipi.

GENOTIPI	Con totale indipendenza		Con totale associazione			
	Es.	n°	Es.	n°		
O = ♀ con zero dominanti	abz abz	1	abz	1	abz	1
I = con un dominante	Abz abz	3	Abz + abz	4	abZ + abz	2
II ^H = ♂ con due dominanti allelomorfi	Abz Abz	3	Abz	3	abZ	1
II = con due dominanti NON allelomorfi	ABz <i>cis</i>	3	ABz + Abz + aBz + abz	7	ABz + abz	2
	Abz <i>trans</i> aBz	3				
III ^H = con tre dominanti due allelomorfi ed uno di altra coppia	ABz Abz	6	ABz + Abz	7	ABz + abZ	2
III = con tre dominanti NON allelomorfi	ABZ <i>cis</i>	1	ABZ + ABz + AbZ + aBZ + Abz + aBz + abZ + abz	8	ABZ + ABz abZ + abz	4
	ABz <i>trans</i> abZ	3				
IV = con quattro dominanti	ABZ Abz	3	ABZ + ABz + Abz + AbZ	4	ABZ + abZ	2

N. B. — Nella seconda colonna sono segnati i gameti che si formerebbero se fra i tre geni A, B, Z vi fosse la totale indipendenza. Nella terza colonna, invece, sono segnati i gameti che si formerebbero nella ipotesi di una totale associazione AB, completamente indipendenti dal gene Z.

3° I due dominanti non allelomorfi possono essere in condizione *cis* (entrambi sullo stesso cromosoma) o in condizione *trans* (uno su di un cromosoma, l'altro sul suo omologo) (fig. 1, maschio *cis* - fig. 2, maschio *trans*).

4° Dalla Tabella risulta che i maschi con 4 o 3 dominanti o con due dominanti non allelomorfi e le femmine con un dominante formano più di una categoria di gameti; le femmine con zero dominanti ed i maschi con due dominanti allelomorfi formano una sola categoria di gameti.

Nella Tabella IV sono indicate, nella terza colonna le categorie di gameti che si formano da questi genotipi nella eventualità che i geni A, B, Z, siano totalmente indipendenti e nella quarta quelli che si formano nella eventualità di una totale associazione fra AB, e loro completa indipendenza dal gene Z.

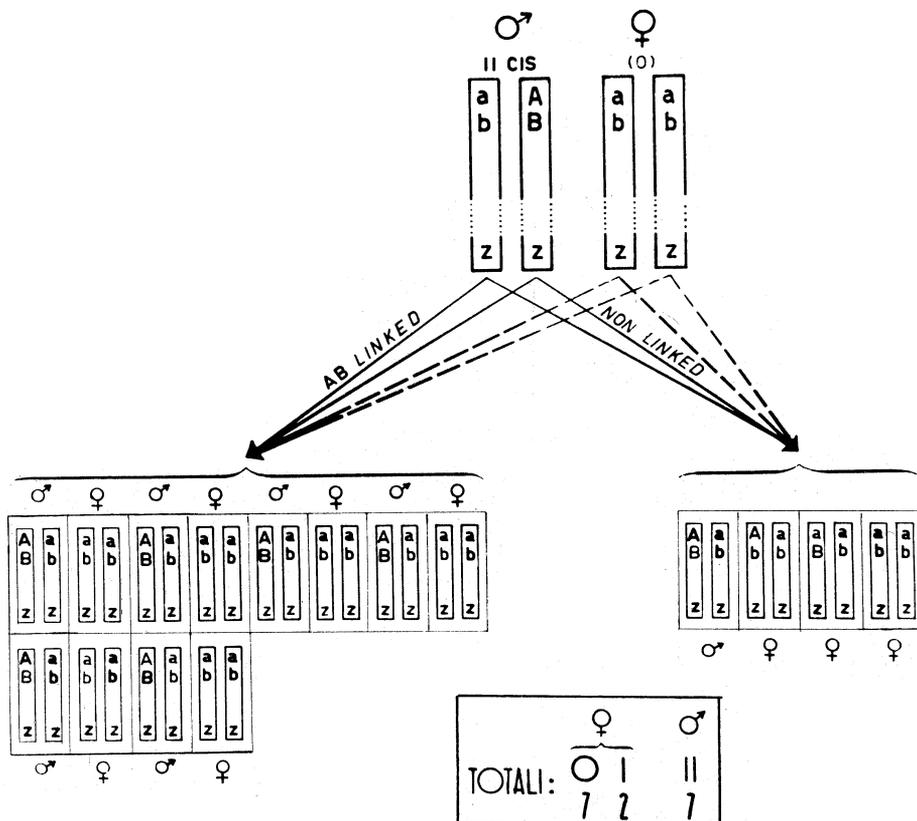


Fig. 1. - Categorie di gameti e zigoti formati dall'incrocio di maschio di categoria II *cis* e di femmina di categoria O, nelle due ipotesi di associazione totale e di totale libertà di scambio fra A e B (sempre con totale libertà di scambio con Z).

Queste due condizioni sono probabilmente troppo rigide e molto più facilmente v'è invece una « certa » percentuale di scambio fra i tre geni. Dai risultati, degli incroci credo di poter affermare che tale percentuale di scambio non è molto alta fra i geni A e B (intorno al 12,5 %) e si ha quasi totale indipendenza fra questi due geni ed il gene Z. È evidente che per semplicità di linguaggio, parlo di geni A e B e Z mentre potrebbero essere implicati tre complessi di geni o tre segmenti di un cromosoma; la situazione sarebbe sostanzialmente la stessa.

La Tabella V è stata compilata ponendo il numero 16 = 100, per cui il numero 4 = 25 %, ecc. Nella prima colonna è indicato il tipo di incrocio, in quelle seguenti sono indicati, con simboli romani, i tipi di figli che derivano dai vari

incroci. I numeri arabi segnati sotto ciascuna colonna stanno ad indicare quanti (su 16) figli appartengono ad un dato genotipo. I numeri fra parentesi dicono che potrebbe venire attuato anche « quel genotipo » al posto di quello da cui la freccia deriva.

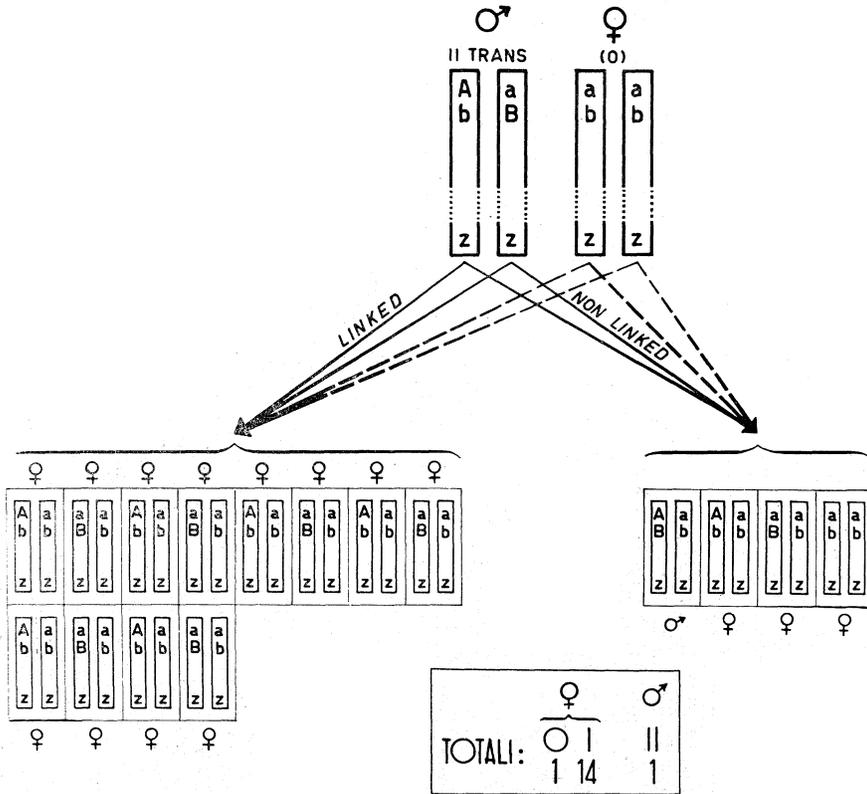


Fig. 2 - Categorie di gameti e zigoti formati dall'incrocio di maschio di categoria II trans e di femmina di categoria O, nelle due ipotesi di associazione totale e di totale libertà di scambio fra A e B (sempre con totale libertà di scambio con Z).

Come si vede, con tre sole coppie geniche (due associate ed una con altissima percentuale di scambio rispetto alle altre due) ricorrendo a fenomeni elementari della genetica, ho ottenuto una interpretazione della variabilità del rapporto sessi abbastanza soddisfacente, che rende conto dei risultati osservati nella popolazione di aselli da me studiata, come ora cercherò di illustrare.

Il maschio con due dominanti omozigoti (AA; BB; ZZ) incrociato con una femmina con zero dominanti, non potrà dare altro che figliolanza femminile, il che spiega i casi di coppie con parti teligenici.

Questa prole femminile appartiene tutta al genotipo con un dominante; sono perciò femmine destinate a dare prole con rapporto 1 : 1, se incrociate con maschi con due dominanti; oppure prole con rapporto ♀ 1 : ♂ 3, se incrociate con maschi con 3 o 4 dominanti. Ciò spiega i risultati citati a pag. 3 § 1°.

TABELLA V.

Quadro delle combinazioni derivanti dai vari tipi di incroci.

Nelle ipotesi di : (a) A, B, Z completamente indipendenti; (b) AB associati nel 75 % dei gameti e Z completamente indipendente dagli altri due; (c) AB associati nel 100 % dei gameti, Z indipendente.

♀ ♂		♀		♂				Rapporto		♂ %	
		O	I	II	II ^H	III	III ^H	IV	♀		♂
O · II ^H	a		16						16	: 0	0
	b		16						16	: 0	0
	c		—								
O · II <i>trans</i>	a	4	8	4					12	: 4	25
	b	1	14	1					15	: 1	6
	c	—	—	—							
O · II <i>cis</i>	a	4	8	4					12	: 4	25
	b	7	2	7					9	: 7	44
	c	8	—	8					8	: 8	50
I · II ^H	a		8	8	→ (8)				8	: 8	50
	b										
	c										
I · II <i>trans</i>	a	2	6	4	2	2	→ (2)		8	: 8	50
	b	1	7	4	3	1			8	: 8	50
	c	—	—	—	—	—					
I · II <i>cis</i>	a	2	6	4	2	2	→ (2)		8	: 8	50
	b	3	5	5	1	3	1		8	: 8	50
	c	4	4	4	—	4	—		8	: 8	50
O · III ^H	a		8	8					8	: 8	50
	b										
	c										
O · III <i>trans o cis</i>	a	2	6	6		2			8	: 8	50
	b	2	6	6		2			8	: 8	50
	c	—	8	8		—			8	: 8	50
O · IV	a		4	8		4			4	: 12	75
	b		7	5		4			7	: 9	56
	c		—	—		—					
I · III ^H	a		4	4	4	4	→ (4)		4	: 12	75
	b										
	c										
I · III <i>trans o cis</i>	a	1	4	5	1	2	2	1	5	: 11	69
	b	2	2	6	1	4	→ (1)	1	4	: 12	75
	c	2	2	2	2	4	2	2	4	: 12	75
I · IV	a		2	2	4	2	4	2	2	: 14	88
	b		3	3	3	3	2	2	3	: 13	82
	c		—	—	—	—	—	—			

Anche la posizione *cis* o *trans* di due dominanti spiega, con molta precisione, i risultati ottenuti negli incroci fra due famiglie T- e negli incroci reciproci (Tabella II). Infatti il ♂ *trans* può generare anche il 100 % di femmine (nel caso di associazione assoluta) mentre in nessun caso questo può avvenire con un maschio provvisto degli stessi due dominanti, ma in posizione *cis* (figg. 1 e 2).

TABELLA VI.

Confronto fra i dati ottenuti ed i dati teorici.

Tipo di incrocio $F_1 \cdot F_1$	% ♂ della F_2	% teorico
N·N (non cons)	50	49,9
N·N (cons)	49	49,9
A·A (non cons)	62	59,8
A·A (cons)	65	59,8
T·T (non cons)	37	36,4
T·T (cons)	34	36,4
A·N	34	40,0
N·A	70	57,0
T·A	75	62,2
A·T	42	44,3
N·T	34	45,5
T·N	41	43,6

Non posso, evidentemente, qui esporre nei dettagli come la teoria interpreti caso per caso i risultati dei vari incroci; mi riservo di farlo nel lavoro in esteso. Desidero però spiegare quello fra i risultati che sembrava il più difficile ad interpretare. Basta infatti osservare la Tabella V, nella seconda colonna (all'altezza dell'incrocio fra femmina I per maschio III *cis* o *trans*) per vedere come in alcune famiglie con i. a. elevato, la metà delle femmine ha genotipo con zero dominanti; capaci pertanto, come ho detto all'inizio, di dare progenie unicamente femminile. È quindi completamente chiarita la presenza di femmine teligeniche in famiglie con i. a. molto alto. Nella Tabella VI è riportato il confronto fra l'aspettativa teorica e i dati ottenuti dai vari incroci.

Ritengo pertanto di poter modificare la interpretazione poligenica adottata originariamente in prima approssimazione con una ipotesi oligogenica, con geni situati in una sola coppia cromosomica, e soggetti alle leggi della associazione e dello scambio.

Riservo ad una Nota successiva ulteriori dati e considerazioni sul problema della interpretazione evolucionistica di questa particolare condizione genetica.