

---

ATTI ACCADEMIA NAZIONALE DEI LINCEI  
CLASSE SCIENZE FISICHE MATEMATICHE NATURALI

# RENDICONTI

---

ANNA STAGNI

## Raffronto e rapporti fra blastogenesi sessualizzazione e tipo di gametogenesi in *Chlorohydra viridissima*

*Atti della Accademia Nazionale dei Lincei. Classe di Scienze Fisiche,  
Matematiche e Naturali. Rendiconti, Serie 8, Vol. 35 (1963), n.1-2, p.  
94-100.*

Accademia Nazionale dei Lincei

[http://www.bdim.eu/item?id=RLINA\\_1963\\_8\\_35\\_1-2\\_94\\_0](http://www.bdim.eu/item?id=RLINA_1963_8_35_1-2_94_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/>

**Zoologia.** — *Raffronto e rapporti fra blastogenesi sessualizzazione e tipo di gametogenesi in Chlorohydra viridissima* (\*). Nota (\*\*) di ANNA STAGNI, presentata dal Corrisp. P. PASQUINI.

Un dato emerso in seguito ad osservazioni prolungate su popolazioni di *Chlorohydra viridissima* allevate in laboratorio, in condizioni standardizzate di nutrimento, temperatura, illuminazione è, oltre al polimorfismo sessuale con fenotipi variamente modulati ♂, ♂, ♀ (Stagni, 1961<sup>(1)</sup>; Stagni, Pesaresi, Mazzotti, 1963<sup>(2)</sup>), la diversa tendenza alla sessualizzazione da parte dei vari cloni degli allevamenti in oggetto. Fra i cloni considerati cioè si sono verificate sia differenti frequenze nel ritmo di gametogenesi che variate percentuali di sessualità. Fatti analoghi a proposito dell'idra grigia gonocorica, *Hydra attenuata*, erano stati osservati da Kuwabara (1936)<sup>(3)</sup> su popolazioni provenienti da Tokyo e da Sapporo. L'autore giapponese aveva così parlato della presenza nei suoi allevamenti di razze diversamente sessualizzabili, ivi compresa una razza asessuale in cui l'unica modalità di riproduzione era quella blastogenetica. Precedentemente Goetsch (1927)<sup>(4)</sup> sempre a proposito dell'idra grigia poté constatare simili fatti e più recentemente Wiese (1935)<sup>(5)</sup>.

*Chlorohydra viridissima* è specie sensibile allo stimolo della temperatura per l'entrata in gametogenesi. Secondo Whitney (1907)<sup>(6)</sup> la comparsa di gametogenesi è determinata da prolungati periodi di raffreddamento e inazione seguiti da innalzamenti di temperatura (a tal proposito l'autore è d'opinione che se il periodo di raffreddamento è limitato l'unica gametogenesi che compare sia quella maschile).

Gli allevamenti che io ho in corso sono stati da più di un anno portati in cella refrigerata alla temperatura costante di 11°-14°C e qui sempre mante-

(\*) Lavoro eseguito nell'Istituto di Zoologia dell'Università di Bologna diretto dal prof. E. Vannini, con un contributo del C.N.R.

(\*\*) Pervenuta all'Accademia l'8 agosto 1963.

(1) A. STAGNI, *Osservazioni sulla ereditarietà del polimorfismo sessuale in Chlorohydra viridissima*, « Rend. Accad. Naz. Lincei », vol. XXXI, p. 458 (1961).

(2) A. STAGNI, A. PESARESI e G. MAZZOTTI, *Nuovi dati in favore di un ermafroditismo non bilanciato in Chlorohydra viridissima*, « Rend. Accad. Naz. Lincei », in corso di pubbl.

(3) M. KUWABARA, *Beiträge zur Kenntnis der Sexualität von Süßwasserhydroiden. I. Die sexuellen Rassen von Hydra attenuata*. « J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Zool. », vol. 5, p. 95 (1936).

(4) W. GOETSCH, *Die Geschlechtsverhältnisse der Süßwasserhydroiden und ihre experimentelle Beeinflussung*, « Arch. Entw. Mech. Organ. », Bd. III, p. 173 (1927).

(5) L. WIESE, *Geschlechtsverhältnisse und Geschlechtsbestimmung bei Süßwasserhydroiden*, « Zool. Jahr. Physiol. », Bd. 64, p. 55 (1953).

(6) D. D. WHITNEY, *The influence of external factors in causing the development of sexual organs in Hydra viridis*, « Arch. Entw. Mech. Organ. », vol. 24, p. 524 (1907).

nuti. Da allora le gametogenesi si sono avvicinate frequentemente alla blastogenesi con ritmi sostenuti (indicazioni precedenti ricavate da allevamenti a temperatura ambiente avevano fatto rilevare in generale due periodi annuali di gametogenesi massiva in primavera e in autunno-inverno). Negli allevamenti a temperatura costante mentre alcuni cloni nell'intervallo di tempo considerato mostrarono fino a 5 periodi sessuati, altri invece ebbero uno solo o due periodi sessuati durante l'intero anno di osservazioni (vedi Tabella I).

TABELLA I.

*Tabella dei parametri considerati per 20 cloni di Chlorohydra viridissima.*

Nome del clone	Numero periodi sessuati	Numero totale sessuati	% sessuati	Incremento sessuale giornaliero %	Numero massimo idre clone	Incremento blastogenetico giornaliero %
<i>a</i>	2	5	1,9	1,1	257	75,2
<i>b</i>	1	42	5,9	3,8	705	103,3
<i>c</i>	2	17	38,6	5,1	44	4
<i>d</i>	2	79	35,2	7,4	224	6,2
<i>e</i>	4	70	13,4	10	522	76,4
<i>f</i>	3	29	40	10,2	72	20,6
<i>g</i>	4	41	63	12,9	65	10,2
<i>h</i>	3	47	15,7	13,5	298	87,3
<i>i</i>	2	104	59	30,2	176	60,1
<i>l</i>	3	108	61,7	31,4	175	51,1
<i>m</i>	5	128	9,3	37,3	1364	400,8
<i>n</i>	4	144	6,3	42	2256	331,4
<i>o</i>	2	158	89,7	46,1	176	51,4
<i>p</i>	3	162	13,3	47,3	1217	357,6
<i>q</i>	3	162	51	47,3	318	93,2
<i>r</i>	3	179	58,2	57,6	338	99,1
<i>s</i>	3	209	29,6	61,1	705	29,3
<i>t</i>	5	248	26,6	72,6	930	273,2
<i>u</i>	2	248	60	72,6	412	60,2
<i>v</i>	3	325	65,1	95,2	499	146,4

È stata inoltre messa in evidenza una variabilità di percentuali di sessuati nell'ambito dei diversi periodi di gametogenesi, cioè non tutti i periodi di sessualità nei vari cloni hanno la stessa consistenza numerica, in modo che cloni che pure mostrano molta sessualità hanno periodi gametogenetici rappresentati soltanto da pochi individui. In generale in tutti i cloni si nota che uno dei periodi di sessualità è più cospicuo degli altri e si prolunga maggiormente nel tempo. Le percentuali di sessualità ricavate dai dati complessivi di tutti i periodi di gonadogenesi mostrano notevolissime differenze fra clone e clone variando d'ampiezza dal 2% al 90%.

Quello che tuttavia vorrei mettere in evidenza in questa Nota è la mancanza di una netta antitesi fra gametogenesi e blastogenesi nell'ambito di ciascun clone. Le interrelazioni fra riproduzione agamica e sessuata nelle idre sono state considerate frequentemente dagli Autori dell'inizio del secolo attuale. Downing (1905)<sup>(7)</sup>, ribadendo una vecchia opinione di Trembley, giudicava blastogenesi e gametogenesi come due processi fondamentalmente antitetici anche se riteneva che le relazioni fra i due aspetti richiedessero più attente indagini per essere interamente chiarite. Frischholz (1909)<sup>(8)</sup> ripeté sulle idre gli esperimenti compiuti sui Protozoi da Maupas, Hertwig, Calkins, Woodruff per accertare se vi fosse un rapporto fra la riproduzione sessuata e le depressioni che si verificano talvolta negli allevamenti e che venivano paragonate ai fenomeni di « invecchiamento » degli infusori.

Anche i fattori favorenti l'un modo di riproduzione piuttosto che l'altro vennero passati in rassegna da diversi Autori. La temperatura e il nutrimento in particolare furono ampiamente considerati (Annandale 1906<sup>(9)</sup>, Krapfenbauer 1908<sup>(10)</sup>, Koch 1911<sup>(11)</sup>, Ouspensky 1921<sup>(12)</sup>, Gross 1925<sup>(13)</sup>, Hyman 1928<sup>(14)</sup>, Brien et Reniers-Decoen 1949<sup>(15)</sup>, Ito 1952<sup>(16)</sup>), ma anche il con-

(7) E. R. DOWNING, *Spermatogenesis in Hydra*, « Zool. Jahr. Anat. », Bd. XXI, p. 379 (1905).

(8) E. FRISCHHOLZ, *Zur Biologie von Hydra. Depressionserscheinungen und geschlechtliche Fortpflanzung*, « Biol. Centralbl. Leipzig », Bd. 29, p. 182, 206, 239, 267 (1909).

(9) N. ANNANDALE, *The common Hydra of Bengala: its systematic position and life-history*, « Calcutta, Mem. As. Soc. Beng. », vol. 1, p. 339 (1906).

(10) A. KRAPPENBAUER, *Einwirkung der Existenzbedingungen auf die Fortpflanzung von Hydra*, « Druck v. C. Wolf u.S. », München (1908).

(11) W. KOCH, *Über die geschlechtliche Differenzierung und den Gonochorismus von Hydra fusca*, « Biol. Centralbl. Leipzig », Bd. 31, p. 545 (1911).

(12) V. J. OUSPENSKY, *Action de la température et du jeûne sur le développement des produits génitaux chez Hydra grisea* (in russo), « Bull. de l'Institut de Biologie Expérimentale », n. 1 (1921 Moscou). Da « l'Année Biol. », vol. 27 (1922-23).

(13) J. GROSS, *Über die die gonadenbildung der Süßwasserpolypen auslösenden Bedingungen*, « Naturwissenschaften, Berlin », Bd. 13, p. 580 (1925).

(14) L. H. HYMAN, *Miscellaneous observations on Hydra with special reference to the reproduction*, « Biol. Bull. », vol. 54, p. 65 (1928).

(15) P. BRIEN et M. RENIERS-DECOEN, *La croissance, la blastogénèse, l'ovogénèse chez Hydra fusca*, « Bull. Biol. Fr. et Belg. », vol. 83, p. 293 (1949).

(16) T. ITO, *Studies on the reproduction of Hydras. - I. Influence of temperature on the occurrence of sexual reproduction*, « Mem. Ehime Univ. Matsuyama, Japan », vol. 1, p. 201 (1952).

tenuto di O<sub>2</sub> e CO<sub>2</sub> nel mezzo di allevamento, il pH ecc. Loomis (1961)<sup>(17)</sup> ad esempio ritiene che l'entrata in sessualità in una popolazione di idre sia determinata dalla tensione del CO<sub>2</sub> nel mezzo di coltura. Per Brien (1961)<sup>(18)</sup> invece può essere solo l'ambiente interno a determinare la crisi gametogenetica; la sessualità cioè si manifesterebbe quando il polipo ha gemmato un certo numero di figli e ha raggiunto così una determinata maturità fisiologica.

Comunque, astruendo dalle cause ambientali atte a scatenare questi fenomeni, è noto che la gametogenesi e la blastogenesi in un'idra avvengono tramite la particolare attivazione della riserva embrionale delle cellule interstiziali interessate massicciamente al processo (in specie quello gametogenetico). È ovvio quindi che allorché un'idra è impegnata seriamente nella edificazione delle gonadi il processo blastogenetico si attenua in quanto gli viene a mancare una sufficiente « alimentazione ».

In tal senso l'antitesi esiste nell'ambito di ogni singolo polipo e per uno spazio di tempo limitato: in un'idra che entra in gametogenesi si affievolisce la blastogenesi (ma spesso, se il polipo è ben nutrito, non cessa completamente). La blastogenesi riprende con più forza non appena la gametogenesi declina. Nell'ambito del clone invece non si verifica l'antagonismo suaccennato nel senso che cloni molto fiorenti, che si moltiplicano attivamente per gemmazione, possono avere percentuali alte di sessualità e ritmi sostenuti di gonadogenesi, mentre viceversa cloni lenti e tardi alla gametogenesi possono essere contemporaneamente pigri nella blastogenesi.

Questo fatto è messo in evidenza abbastanza chiaramente nell'istogramma riportato nella Fig. 1, dove in ascissa sono stati considerati i valori percentuali di gonadogenesi e di blastogenesi, appaiati per ciascun clone e seriatamente a partire dai tassi più bassi di sessualità. Questi valori rappresentano gli incrementi medi percentuali giornalieri blastogenetico e gametogenetico, calcolati sulla base di un anno di osservazioni; soltanto per quattro di questi cloni (precisamente *c, f, g, i*) che si estinsero in meno di un anno, il periodo di osservazione fu più breve. Si può notare che cloni aventi tassi di incremento blastogenetico circa simili (vedi Tabella I e istogramma fig. 1) hanno ritmi di sessualità abbastanza diversi (cfr. cloni *a, b, e, h, q, r*) e che ai più bassi valori di sessualità non corrispondono sempre i tassi più alti di blastogenesi (ciò che dovrebbe verificarsi nel caso di una netta antitesi fra i due processi di moltiplicazione sessuata e agamica). Quanto affermo diviene particolarmente evidente se si confrontano i cloni *i* e *o* che hanno raggiunto il medesimo numero di individui (176 idre) mentre le loro percentuali di sessualità sono assai diverse (rispettivamente 59% e 89,7%) ed i cloni *b* ed *s* che hanno pure raggiunto le stesse densità di popolazione e che mostrano diversissime percentuali di sessualità (5,9% e 29,6%).

(17) W. F. LOOMIS, *Feedback factors affecting sexual differentiation in Hydra littoralis*, in « *The biology of Hydra and of some other Coelenterates* », « Univ. Miami Press, Coral Gables, Florida » (1961).

(18) P. BRIEN, *L'hydre d'eau douce et ses problèmes biologiques*, « Rend. Ist. Sci. Univ. Camerino », vol. 2, p. 3 (1961).

In appoggio all'ipotesi della non esistenza in *Chlorohydra* di un antagonismo fra blastogenesi e sessualità sta anche il fatto, rilevabile immediatamente dall'osservazione della fig. 1, che tutti i 5 cloni che manifestano il più alto incremento blastogenetico sono collocati nella metà destra del campo di variabilità, proprio in corrispondenza cioè di quella parte del grafico che esprime i tassi più alti di sessualità. Si sarebbe piuttosto tentati di trovare una correlazione diretta e non inversa fra blastogenesi e gonadogenesi. D'altra parte

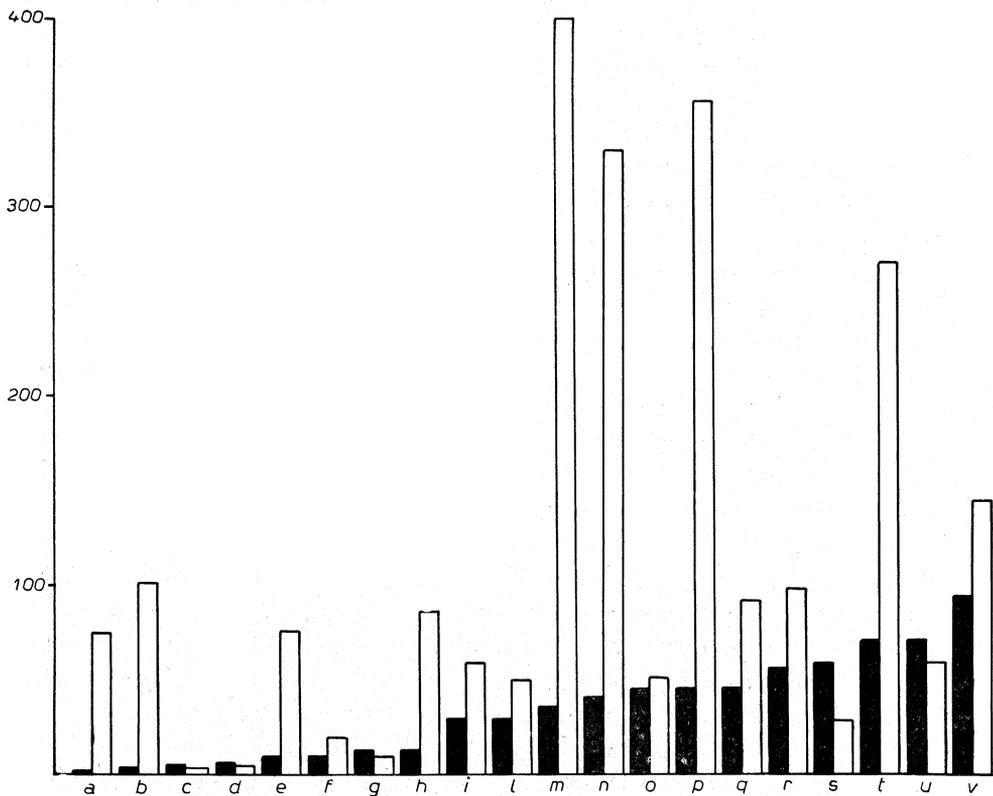


Fig. 1. - Istogramma dell'incremento percentuale gametogenetico e blastogenetico in 20 cloni di *Chlorohydra viridissima*, contrassegnati con lettera alfabetica.

In nero l'incremento giornaliero gametogenetico, in bianco quello blastogenetico.

il comportamento peculiare di ogni clone sembra insistere su caratteristiche di base differenziate geneticamente da clone a clone.

Molti dati riferiti in letteratura e riguardanti altri gruppi animali sottolineano in verità l'antagonismo fra agamia e sessualità, portando documentazioni in proposito. Vandel (1922)<sup>(19)</sup> in seguito ad osservazioni condotte su diverse specie di Tricladi, nota come in genere nelle specie in cui si presenta la scissiparità (ad esempio *Planaria alpina* e *Polycelis cornuta*) le due modalità

(19) A. VANDEL, *Recherches expérimentales sur les modes de reproduction des Planaires Triclades Paludicoles*, « Bull. Biol. Fr. et Belg. », vol. 55, p. 343 (1922).

di riproduzione sessuata e asessuata (determinate in senso genetico) si escludano reciprocamente. Anche Benazzi (1938)<sup>(20)</sup> osserva gli stessi fatti e insiste sulla reciproca esclusione dei due processi riproduttivi nei Turbellari (sebbene la sua interpretazione causale non collimi con quella di Vandel). Benazzi, dopo aver passato in rassegna dati consimili trovati in altri gruppi: negli Anellidi (*Ctenodrilus*), nei Tunicati (*Didemnoopsis inarmata*), nei Celen-terati, e in seguito alle proprie osservazioni sulle planarie, considera la multi-

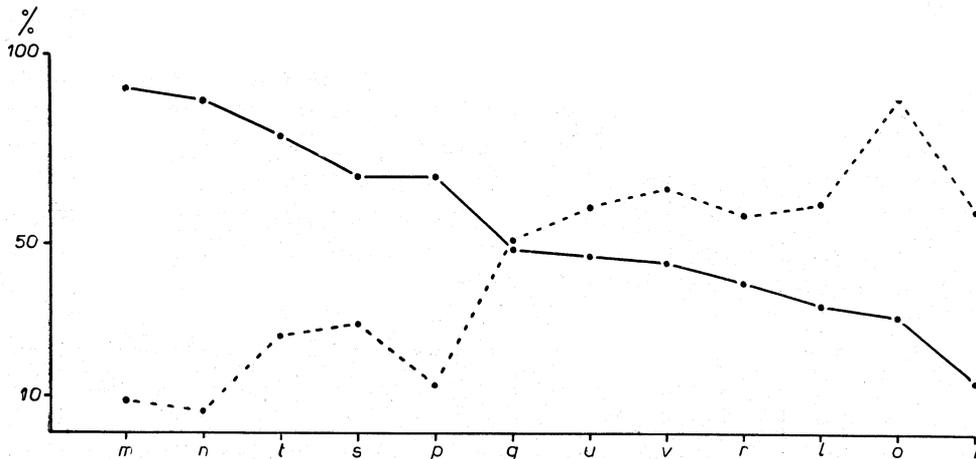


Fig. 2. — Grafico esprimente la correlazione fra segno e percentuale di sessualità in 12 fra i 20 cloni di *Chlorohydra*.

In linea continua le percentuali di mascolinità, seriate in ordine decrescente, da cloni quasi puramente maschili a cloni con ermafroditismo più bilanciato; in tratteggio le corrispondenti percentuali di sessualità.

plicazione per divisione « come un fenomeno di sostituzione ad una insufficiente o mancata sessualità ». Tuttavia dati in appoggio a quanto io ho messo in evidenza nelle idre si riscontrerebbero negli Echinodermi dei gen. *Ophiactis* e *Cucumaria* in cui le due modalità di riproduzione, secondo Simroth (1887)<sup>(21)</sup> non pare siano in antitesi fra loro e le scissioni potrebbero svolgersi anche durante la fase sessuale e per tutto il ciclo vitale dell'individuo (tale opinione non è condivisa da Cognetti e Delavault 1958<sup>(22)</sup> che avrebbero osservato invece come la riproduzione scissipara di *Coscinasterias tenuispina* si associ a mancanza di gonadi).

Altri dati concordanti coi miei rilievi si riferiscono ai Naidimorfi (*Chaetogaster*) in cui la riproduzione agamica prosegue anche durante la maturità sessuale e ai Policheti del gen. *Salmacina* in cui individui in tutte le condizioni

(20) M. BENAZZI, *Ricerche sulla riproduzione delle Planarie Tricladie Paludicole con particolare riguardo alla moltiplicazione asessuale*, « Mem. Accad. Naz. Lincei », ser. VI, vol. VII, p. 33 (1938)

(21) H. SIMROTH, *Anatomie und Schizogonie der Ophiactis virens Sars.*, « Z. wiss. Zool. », vol. 28, p. 419 (1887).

(22) G. COGNETTI e R. DELAVAUT, *Individui sessuati e asessuati in Coscinasterias tenuispina Lmk.*, « Rend. Accad. Naz. Lincei », ser. VIII, vol. XXIV, p. 560 (1958).

di accrescimento (numero di metameri formato) e di maturità sessuale mostrano la schizogenesi (Vannini, 1961)<sup>(23)</sup>.

Io ritengo che quanto ho constatato in *Chlorohydra* confermi che anche il ritmo della sessualità, meglio si potrebbe dire la sessuabilità degli individui, dipenda da fattori genetici e non sia semplicemente il risultato di particolari condizioni ambientali che favoriscano la riproduzione sessuata piuttosto che quella blastogenetica. Ritengo insomma che pur essendo le idre notevolmente sensibili a determinati stimoli ambientali per l'entrata in gametogenesi (Ito, Loomis, loc. cit.) tuttavia la maggiore o minore intensità della risposta dipenda dall'assetto genetico di ogni singolo polipo (e quindi del clone) come si può vedere facilmente quando cloni diversi vengano posti nelle identiche condizioni di allevamento (confronta ad esempio i diversi periodi di gametogenesi di ciascun clone che variano da 1 a 5 all'anno).

*Non sembra esistere nell'ambito del clone un antagonismo fra gametogenesi e blastogenesi, antagonismo che può parzialmente avverarsi invece nell'ambito di ogni singolo individuo dato che questi due processi attingono alla stessa riserva di elementi embrionali.*

Una correlazione abbastanza interessante emerge considerando le percentuali di sessualità nei cloni estremi delle serie di polimorfismo sessuale, illustrate in un precedente lavoro, cioè in quei cloni in cui i fattori di mascolinità e di femminilità sono particolarmente sbilanciati (Stagni, Pesaresi, Mazzotti, loc. cit.). Si nota infatti che questi cloni quasi puramente maschili sono tutti poco attivi nella gametogenesi e che la loro sessualità si mantiene inferiore al 30%. Viceversa i cloni in cui gli ♂ sono in maggioranza, in cui cioè i fattori di mascolinità e femminilità sembrano meglio equilibrati, sono anche quelli che si sessualizzano in più alta percentuale (fino al 90%). Il fatto è messo in evidenza dal grafico della fig. 2 in cui la linea continua esprime i valori percentuali di mascolinità di ciascun clone seriatamente a partire dai tassi più alti, e la linea tratteggiata rappresenta i corrispondenti valori percentuali di sessuabilità di ogni clone. È chiaro che i cloni sessualmente più sbilanciati, con altissima percentuale di mascolinità (91% e 88%) hanno gonadogenesi scarse (9,3% e 6,3%) mentre i cloni a sessualità più equilibrata, con alta incidenza di ♂ (e quindi con più bassi percenti di mascolinità) hanno le punte percentuali più alte di gametogenesi. Le due curve hanno andamento quasi esattamente contrapposto. Nel grafico sono stati considerati per sicurezza soltanto quei cloni in cui il numero dei sessuati ha raggiunto almeno i 100 individui e non sono rappresentati i cloni sbilanciati in senso femminile, ciò per la ragione già più volte enunciata (Stagni, Pesaresi, Mazzotti, loc. cit.) della fortissima mortalità che li colpisce. *La maggiore fecondità dei cloni a ermafroditismo equilibrato rispetto a quelli più sbilanciati, potrebbe essere un altro meccanismo (oltre a quello della non fertilità fra cloni di segno simile) che tende a mantenere ermafrodite le popolazioni di Chlorohydra, con rari segreganti estremi.*

(23) E. VANNINI, *Induzione morfogenetica e aspetti del ciclo riproduttivo metagenetico nei Policheti del genere Salmacina*, «Atti Accad. Sci. Ist. Bologna», ser. XI, vol. VIII, fasc. 1, p. 21 (1961).