
ATTI ACCADEMIA NAZIONALE DEI LINCEI
CLASSE SCIENZE FISICHE MATEMATICHE NATURALI

RENDICONTI

ANNA STAGNI

Aspetti della sessualità di *Chlorohydra viridissima*

Atti della Accademia Nazionale dei Lincei. Classe di Scienze Fisiche, Matematiche e Naturali. Rendiconti, Serie 8, Vol. 36 (1964), n.6, p. 886–893.
Accademia Nazionale dei Lincei

<http://www.bdim.eu/item?id=RLINA_1964_8_36_6_886_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. — *Aspetti della sessualità di Chlorohydra viridissima* (*).
Nota di ANNA STAGNI, presentata (**) dal Corrisp. P. PASQUINI.

Durante un periodo di osservazioni condotte sulla sessualità di *Chlorohydra viridissima* e prolungatesi per oltre 4 anni dal 1960 ad oggi, sono emersi dati che parlano in favore del fatto che in questa specie il « differenziamento sessuale » si esprime sotto forma di una condizione di « ermafroditismo non bilanciato » da interpretare nell'ambito della teoria della « determinazione poligenica del sesso ».

Allo scopo di evitare ogni possibile equivoco sul significato da attribuire alla terminologia da me adottata, intendo precisare anzitutto che io uso qui l'espressione « differenziamento sessuale » nell'accezione che mi pare più propria di « trasformazione degli elementi germinali indifferenziati in gameti dell'uno o dell'altro sesso, sotto l'azione di fattori determinanti la sessualità » cioè in ultima analisi in dipendenza del corredo genico. Questa precisazione mi pare necessaria perché gli Autori americani (Loomis 1954-61 ⁽¹⁾ Park 1964 ⁽²⁾) sono soliti indicare per le idre d'acqua dolce, con l'espressione « differenziamento sessuale » la comparsa della fase sessuata in una colonia agamà o blastogenetica, ciò che io chiamerei più propriamente « comparsa della fase sessuata » o « scatenamento della sessualità » o ancora « insorgenza della maturità sessuale ».

Aggiungo inoltre che adopero l'espressione « ermafroditismo non bilanciato » in senso analogo a quello proposto da Bacci (1949-51) ⁽³⁾ per indicare la condizione di quegli ermafroditi non contemporanei con inversione del sesso, ad esempio tipo *Patella* od *Ophryotrocha*, in cui la maggior parte degli esemplari è proterandra (o proterogina in altre specie), ma il viraggio sessuale avviene in modo non uniforme nei diversi individui ed una aliquota di essi non si inverte mai di sesso sessualizzandosi inizialmente e stabilmente o come ♂ o come ♀.

Una ipotesi di fattori polimeri di sessualità (Kosswig 1941-64 ⁽⁴⁾, Dobzhansky e Schultz 1934 ⁽⁵⁾, Poole e Grimbell 1936 ⁽⁶⁾, Singh e coll. 1949 ⁽⁷⁾, Montalenti e Bacci

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

(**) Nella seduta del 10 giugno 1964.

(1) W. F. LOOMIS, *Reversible induction of sexual differentiation in Hydra*, « Science », vol. 120, p. 145 (1954); *Feedback factors affecting sexual differentiation in Hydra littoralis*. In: H. LENHOFF and W. LOOMIS (eds.), *The Biology of Hydra and some other Coelenterates*, Univ. of Miami Press, Florida, p. 337 (1961).

(2) H. PARK, C. MECCA and A. ORTMEYER, *Carbon dioxide tension and sexual differentiation in Hydra*, « Biol. Bull. », vol. 126, p. 121 (1964).

(3) G. BACCI, *Osservazioni statistiche sulla determinazione dei sessi in Patella coerulea*, « Pubbl. Staz. Zool. Napoli », vol. 22, p. 26 (1949); *Ermafroditismo ed intersessualità nei Gastropodi e Lamellibranchi*, « Attual. Zool. », vol. VII, p. 57 (1951).

(4) C. KOSSWIG, *Mitteilungen zum Geschlechtsbestimmungsproblem bei Zahnkarpfen*, « Rev. Fac. Sci. Istanbul », ser. B. vol. 6, p. 1 (1941); *Polygenic sex determination*, « Experimentia », vol. 20, p. 190 (1964).

(5) T. DOBZHANSKY and J. SCHULTZ, *The distribution of factors in the X-chromosome of Drosophila melanogaster*, « J. Genet. », vol. 28, p. 349 (1934).

(6) O. POOLE and B. GRIMBELL, *Inheritance of new forms in Cucumis melo*, « J. Hered. », vol. 30, p. 21 (1939).

(7) H. SINGH, S. RAMAMIYAN, B. PAL, *Inheritance of sex forms in Luffa acutangola*, « Nature », London, vol. 161, p. 775 (1948).

1951 ⁽⁸⁾) cioè una ipotesi in cui si ammetta che più geni di sessualità portati da varie coppie di cromosomi abbiano azione additiva, può spiegare le oscillazioni e l'instabilità di tale tipo di ermafroditismo. Infatti la precocità o meno delle inversioni di sesso (caso *Patella* o *Ophryotrocha*) o le oscillazioni della sessualità intorno all'ermafroditismo con scostamenti più o meno accentuati verso una condizione di pura mascolinità o di pura femminilità (caso *Chlorohydra*) possono essere determinati da un maggiore o minor numero di dosi di mascolinità o di femminilità presenti nei singoli individui.

Questa ipotesi, secondo Bacci (1961) ⁽⁹⁾, potrebbe in generale venire applicata anche a tutti i casi abitualmente ritenuti di determinazione fenotipica del sesso (ad esempio *Bonellia*).

Le idre su cui sono state condotte le osservazioni provenivano da popolazioni selvagge della campagna romana raccolte nel gennaio del 1960 e nel gennaio del 1961. Fu notato anzitutto (Stagni e Pesaresi 1961 ⁽¹⁰⁾) che in un gruppo della prima raccolta (1960) forte di circa 4000 individui, trasferiti in laboratorio alla temperatura di 18°-20° C, si ottenevano due periodi di sessualità annuale, in primavera (più o meno avanzata) ed in autunno, sebbene sporadici periodi di sessualità si verificassero anche in altri mesi dell'anno (Tabella I). Durante queste sessualità furono censiti non soltanto degli ermafroditi, ma ancora delle idre che si comportavano unicamente da maschi o da femmine maturando in quel periodo sessuale solo spermatozoi o uova.

TABELLA I.

Espressione della sessualità in una popolazione di Chlorohydra viridissima, allevata in laboratorio dal gennaio 1960 al maggio 1961 in tre gruppi di cristallizzatori.

1960												1961				
I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	I	II	III	IV	V
♀	-	-	-	♀	-	-	-	♀	♀	♂	-	-	♀	♂	-	-
♂	-	-	♀	♀	-	-	-	♀	♀	-	-	-	♂	♂	-	-
-	♀	-	-	♂	-	-	-	♂	♂	-	-	♀	♀	♂	-	-

(8) G. MONTALENTI e G. BACCI, *Osservazioni e ipotesi sulla determinazione del sesso negli ermafroditi*, «Scientia Genetica», vol. IV, p. 5 (1951).

(9) G. BACCI, *Recenti ricerche sulla determinazione polifattoriale del sesso*, «Boll. Zool.», vol. XXVIII, p. 469 (1961).

(10) A. STAGNI e A. PESARESI, *Osservazioni sui fenotipi sessuali di Chlorohydra viridissima*, «Boll. Zool.», vol. XXVIII, p. 397 (1961).

Successivamente un secondo gruppo di 782 idre raccolte nel 1961 e trasferite in laboratorio sempre alla temperatura di 18°-20° C, già nel suo primo periodo sessuato dette analoghi risultati, numericamente rappresentati nella Tabella II. Si osservano qui, accanto ad una maggioranza di ermafroditi contemporanei, degli ermafroditi proterandri, degli ermafroditi proterogini ed un certo numero di maschi e di femmine. Venne osservato che in alcuni casi di sessualità ripetuta le idre tendevano a conservare il segno della sessualità manifestata precedentemente. E ancora fu notato che la sessualità femminile provocava forti depressioni e mortalità in modo che mentre il numero delle femmine iniziali era abbastanza elevato, dopo questo primo periodo sessuato, le femmine erano decimate e si aveva un netto spostamento del rapporto sessi della colonia verso l'ermafroditismo e la mascolinità. Un gruppo di idre di questa popolazione (una ottantina) vennero allora isolate in modo da costituire con la loro discendenza blastogenetica altrettanti cloni per osservarne la sessualità statisticamente. Un clone è formato infatti da un alto numero di individui geneticamente identici, che allevati in condizioni standardizzate rappresentano un ottimo materiale di saggio per una valutazione statistica di tal genere.

TABELLA II.

Dati numerici sulle espressioni della sessualità nel primo periodo sessuato di una popolazione di Chlorohydra viridissima raccolta in natura e trasferita in laboratorio nel gennaio 1961.

L'annotazione *pa* o *pg* accanto al simbolo di ermafroditismo indica rispettivamente proterandria o proteroginia.

1961

♂	♀ ^{pa}	♀	♀ ^{pg}	♀
39	37	143	16	97

In un primo tempo, per identificarne il più esattamente possibile il fenotipo sessuale, venne pretesa dai capocloni la ripetizione di un certo numero di periodi sessuati (che comunque non oltrepassarono mai un massimo di 4-5 per ciascuna idra durante l'intero ciclo vitale). Ciò fu ottenuto abbassando la temperatura degli allevamenti fra gli 11° e i 14° C. Si riscontrò allora (Stagni 1961)⁽¹¹⁾ che esistevano idre ermafrodite non contemporanee, in cui cioè in periodi sessuali diversi si aveva o maturazione di spermi o matura-

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

zione di uova; idre che maturavano invece in uno stesso periodo sessuato i gameti dei due sessi, ossia ermafroditi contemporanei; idre che alternavano sessualità maschili a sessualità ermafrodite; altre che viceversa alternavano sessualità femminili a quelle ermafrodite e infine alcuni fenotipi più rari che tendevano a ripetere una stessa sessualità maschile (le femmine che probabilmente avrebbero ripetuto la sessualità femminile mancavano quasi totalmente nel censimento per la già citata ragione della loro forte mortalità). Le gametogenesi di questi polipi oscillavano intorno ad un tipico ermafroditismo con scostamenti più o meno accentuati verso la pura mascolinità o la pura femminilità.

TABELLA III.

Ripartizione numerica dei vari fenotipi sessuali nell'ambito di otto cloni di Chlorohydra viridissima.

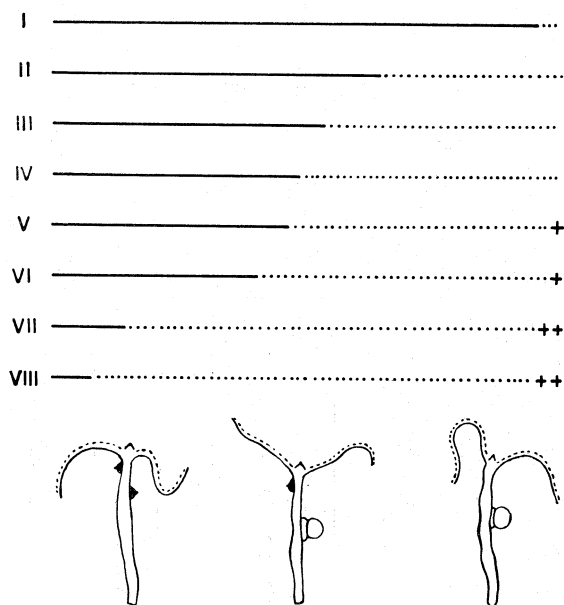
Cloni	Numero esemplari	Numero sessuati	♂	♂ +	♀
I	641	101	97 (96 %)	4 (4 %)	—
II	528	113	73 (65 %)	40 (35 %)	—
III	499	263	141 (54 %)	122 (46 %)	—
IV	318	162	79 (49 %)	83 (51 %)	—
V	394	230	109 (47 %)	120 (52 %)	1 (1 %)
VI	338	172	71 (41 %)	100 (58 %)	1 (1 %)
VII	176	104	15 (14 %)	87 (84 %)	2 (2 %)
VIII	176	110	9 (8 %)	99 (90 %)	2 (2 %)

Considerando la frequenza delle sessualità maschile, ermafrodita o femminile in alcune gemme che si sessualizzarono abbastanza rapidamente, derivate da questi capocloni, fu osservato che le gemme tendevano a ripetere la sessualità preferita dai genitori e che idre mostranti in prima sessualità la femminilità comparivano soltanto fra i figli di genitori in cui le sessualità oscillavano fra l'ermafroditismo e la femminilità.

I reperti ottenuti convinsero dell'opportunità di ampliare l'indagine, continuando l'allevamento dei singoli cloni isolati e il censimento dei numerosi figli blastogenetici entrati in sessualità (Stagni, Pesaresi e Mazzotti 1963) ⁽¹²⁾.

(12) A. STAGNI, A. PESARESI e G. MAZZOTTI, *Nuovi dati in favore di un ermafroditismo non bilanciato in Chlorohydra viridissima*, « Rend. Accad. Naz. Lincei », ser. VIII, vol. XXXIV, p. 674 (1963).

La Tabella III riporta i dati di otto di questi cloni, scelti fra i più significativi fra i molti esaminati, per un totale di 3070 idre. Questi risultati numerici sono statisticamente meglio apprezzabili dei precedenti, dato che uno stock sufficientemente alto di gemme per ciascun clone si è sessualizzato (è opportuno notare che le massime punte di sessualità in un clone non oltrepassano quasi mai nei miei allevamenti il 66 %). Già ad un primo sommario esame si può osservare che differenze cospicue di sessualità caratterizzano e distinguono fra loro i vari cloni. Da un clone all'altro varia assai



Schema 1. - Rapporti percentuali fra mascolinità, ermafroditismo e femminilità negli otto cloni della Tabella III.

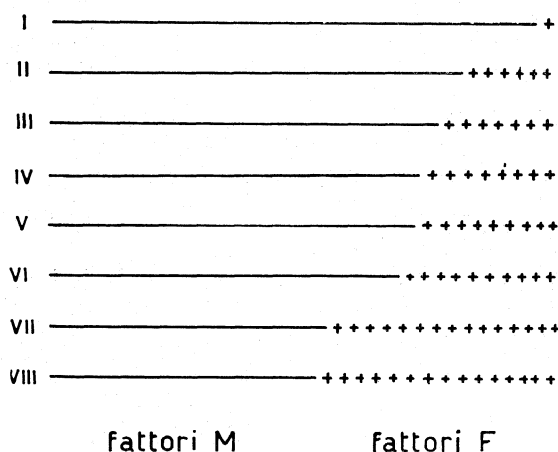
A tratto continuo la mascolinità, punteggiato l'ermafroditismo e a crocette la femminilità; le lunghezze lineari corrispondono ai valori percentuali rispettivi. In basso, i profili di idre nei tre stati di sessualità ♂, ♂♀, ♀.

il rapporto quantitativo fra esemplari che hanno manifestato una sessualità esclusivamente maschile e quelli che si sono comportati da ermafroditi o da femmine. Nei cloni estremi, quali il primo e l'ottavo si giunge addirittura ad una inversione del rapporto.

Considerando percentualmente i dati, essi divengono ancora meglio comparabili, come risulta dallo schema 1. Le percentuali di mascolinità si dispongono in serie discendente da valori prossimi al 100 % (96 % del clone I) a valori assai minori che raggiungono appena l'8 %. I cloni che presentano fenotipi esclusivamente femminili sono quelli appunto in cui le percentuali di mascolinità sono le più basse e in cui l'ermafroditismo prevale di gran lunga. Non c'è insomma una variabilità sessuale in tutti i sensi, come ci potremmo attendere nel caso che i polipi di ogni singolo clone si sessualiz-

zassero indifferentemente o come maschi o come ermafroditi o come femmine, ma viceversa in ogni clone si ha una ben netta e ben indirizzata preferenzialità verso un tipo di espressione della sessualità piuttosto che verso un'altra. Per di più l'una sessualità, quando cospicuamente rappresentata, tende ad escludere la sessualità di segno opposto.

Se si vuole esprimere questo fatto in chiave di fattori genetici di mascolinità o di femminilità, lo schema 2 può darci una rappresentazione grafica del fenomeno. Il rapporto fra fattori M od F va gradualmente modificandosi nella seriazione considerata, dove per gli esemplari ermafroditi dei diversi cloni i fattori di mascolinità e di femminilità sono stati considerati ripartibili quantitativamente in egual misura fra segno maschile e segno femminile.



Schema 2. - Rapporti quantitativi fra fattori di mascolinità (M) indicati a tratto continuo e di femminilità (F) indicati a crocette, negli otto cloni della Tabella III.

La stima è stata fatta valutando l'ermafroditismo di ciascun clone ripartibile in egual dose fra segno M ed F.

Come precedentemente è stato sottolineato, la gamma della mascolinità è molto ben rappresentata mentre fanno difetto i cloni ad alta femminilità; infatti i fattori di femminilità, nei cloni più favoriti, non riescono a raggiungere il 50 %.

Un altro dato interessante emerso da questa serie di ricerche è che i vari cloni hanno manifestato un comportamento differenziale anche nei riguardi della tendenza ad entrare in gametogenesi (Stagni 1963)⁽¹³⁾. Infatti nonostante che le condizioni ambientali siano costanti per tutte le idre in questione (mantenute in cella termostata a 11°-14°C) alcuni cloni hanno risposto con punte elevate di sessualità (66 %) ed altri invece con scarsi tassi di gametogenesi.

La diversa risposta nel tipo di sessualità ad un medesimo stimolo scatenante la gametogenesi, la presenza di cloni facilmente sessualizzabili accanto

(13) A. STAGNI, *Raffronto e rapporti fra blastogenesi sessualizzazione e tipo di gametogenesi in Chlorohydra viridissima*, « Rend. Accad. Naz. Lincei », ser. VIII, vol. XXXV, p. 94 (1963).

ad altri quasi agami, la mortalità differenziale, fortissima nei cloni a tendenza femminile, sono fatti che parlano tutti a favore di reali differenze genetiche di base nella manifestazione della sessualità e non di un casuale scatenamento dell'una piuttosto che dell'altra gametogenesi ad opera di fattori ambientali che agiscano su una indifferente base genetica banalmente ermafrodita.

L'ipotesi enunciata di fattori polimerici determinanti il sesso in *Chlorohydra*, può essere vagliata con incroci fra i differenti cloni, nell'intento di spostare il segno della sessualità verso una condizione di pura mascolinità o di pura femminilità. Un gruppo di esperimenti a tale scopo diretti è già stato approntato. Si è verificato però un inatteso inconveniente: la difficoltà di ottenere la fecondazione sperimentalmente fra cloni a gametogenesi simile. Né è stata constatata autofecondazione o fecondazione intraclonale.

Sarebbe suggestivo pensare ad una infecondabilità fra idre di uguale o simile potenzialità sessuale (per lo meno quando tale sessualità sia molto scostata dalla media ermafrodita) ed allora questo potrebbe essere il meccanismo mediante il quale la popolazione si mantiene preferenzialmente ermafrodita, essendo sfavorita la fecondazione fra genotipi fra loro simili per una forte quantità di geni M od F.

Non è tuttavia da escludere che l'insuccesso degli incroci debba essere ascrivito a condizioni di allevamento non idonee alla fecondazione, anche se queste stesse condizioni si mostrano invece fortemente favorevoli all'entrata in gametogenesi.

Comunque il determinismo della sessualità delle idre, inteso come indagine dell'intimo meccanismo che orienta le cellule interstiziali a differenziarsi come gameti maschili o femminili, può essere bene inquadrato nella suaccennata ipotesi di fattori polimerici di sessualità nell'ambito di una determinazione genotipica del sesso. Tale concezione, meglio che quella di un determinismo di natura fenotipica diplomodificatoria, affermato dagli Autori tedeschi (Wiese 1953 ⁽¹⁴⁾, Hartmann 1956 ⁽¹⁵⁾) può comprendere gli svariati aspetti della sessualità dell'intera famiglia *Hydridae*, che vanno dal gonocorismo stabile (*Pelmatohydra oligactis*) al gonocorismo labile con episodi di inversione sessuale (*Hydra attenuata*) all'ermafroditismo (*Hydra vulgaris*, *Chlorohydra viridissima*).

Da una condizione di ermafroditismo non bilanciato infatti, tramite meccanismi genici relativamente semplici e facili (Montalenti e Bacci, loc. cit.) si può immaginare di giungere da un lato al gonocorismo e dall'altro all'ermafroditismo stabilizzato. Nel primo caso infatti si può immaginare che una delle coppie di fattori divenga epistatica sulle altre in modo da determinare con la sola sua presenza il segno della sessualità, gli altri fattori di sessualità concorrendo in dipendenza di essa a determinare la presenza di maschi e

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

(15) M. HARTMANN, *Die Sexualität*, 2° Auf., Fischer, Stuttgart (1956).

femmine deboli o forti. Nel secondo caso si può pensare ad una stabilizzazione dell'ermafroditismo o tramite un aumento del numero dei fattori di sessualità in modo che divenga sempre meno probabile la comparsa di segreganti estremi omozigoti, oppure con la fissazione di una condizione eterozigote contemplante un egual numero di geni dell'uno o dell'altro segno. Bacci e Montalenti suggeriscono varie modalità con cui queste condizioni potrebbero prodursi.

Una simile evoluzione della sessualità, a partire da ermafroditi non bilanciati, viene ipotizzata anche da Cognetti e Delavault (1960 ⁽¹⁶⁾) per il gruppo degli Asteroidi in cui esistono 3 condizioni sessuali prevalenti (abbastanza simili a quelle delle idre): specie nettamente gonocoriche quali ad esempio *Astropecten bispinosus*, *A. aurantiacus*, *Coscinasterias tenuispina*, specie ermafrodite stabili tipo *Asterina panceri* e *A. gibbosa* e specie a gonocorismo labile quali *Echinaster sepositus* e *Marthasterias glacialis*.

I risultati ottenuti sulle idre contribuiscono a valorizzare l'ipotesi dei multigeni, confermandone il significato chiarificatore per molti casi nei quali il meccanismo della determinazione del sesso rimaneva oscuro.

(16) G. COGNETTI e R. DELAVALT, *Gonocorismo stabile, gonocorismo labile ed ermafroditismo in Asteroidi dell'Atlantico e del Mediterraneo*, « Rend. Accad. Naz. Lincei », ser. VIII, vol. XXVIII, p. 82 (1960).