

Appunti di Zoologia
Prof. Biagio D'Aniello

INTERSESSUALITÀ

Il concetto d'intersessualità fu introdotto da Richard Goldschmidt nel 1917. Egli osservò che alcune specie, che erano regolarmente dioiche, talvolta presentavano individui con caratteristiche maschili e femminili contemporaneamente. Il termine ermafroditismo deriva dal greco, Hermes: Mercurio + Afrodite: Venere. Secondo la leggenda i due ebbero un figlio, il dio Ermafrodito il quale si unì con una ninfa: Salace. Ne risultò un organismo che racchiude in se le due polarità, maschio e femmina. Gli organismi intersessuali presentano contemporaneamente (o sequenzialmente) caratteri sessuali maschili e femminili in uno stesso individuo.

Intersessualità ed ermafroditismo sono termini spesso usati come sinonimi; tuttavia, si preferisce dividere gli organismi intersessuali in due categorie:

Ermafrodita: si definiscono ermafroditi individui in cui l'intersessualità riguarda i caratteri sessuali primari (testicoli e ovari).

Ginandromorfo: individui in cui l'intersessualità riguarda i caratteri sessuali secondari.

Sono due fenomeni spesso collegati, ma talvolta indipendenti. Infatti, esistono casi in cui l'intersessualità riguarda solo i caratteri sessuali secondari, senza coinvolgere le ghiandole sessuali (es. sindromi sessuali nell'uomo; vedi dopo).

ERMAFRODITISMO

La maggioranza dei Phyla animali presenta specie ermafroditi; tuttavia, raramente è l'unica modalità riproduttiva, come ad esempio tra gli ctenofori. Al contrario, in altri taxa, come i rotiferi l'ermafroditismo non è stato descritto in alcuna specie.

L'ermafroditismo può essere:

Simultaneo (o istantaneo): gli organismi ermafroditi simultanei presentano testicoli e ovari funzionali o un'unica gonade indifferenziata, che produce sia spermatozoi, sia uova.

Sequenziale (inversione sessuale): gli organismi ermafroditi sequenziali presentano gonadi diverse funzionanti in periodi della vita diversi (o la stessa gonade che si trasforma). In pratica questi animali invertono il sesso.

ERMAFRODITISMO SIMULTANEO

Gli organismi ermafroditi simultanei possono essere:

Sufficienti

Gli organismi **ermafroditi sufficienti** sono capaci di autofecondarsi. Essi possono essere obbligati o scegliere facoltativamente l'autofecondazione. I casi di ermafroditismo sufficiente obbligato sono piuttosto rari. La tenia è un tipico animale ermafrodita sufficiente obbligato... e come potrebbe incontrare un altro individuo un animale che si chiama verme solitario...???... *Nereis limnicola*, un polichete che vive in acque dolci, è l'unico caso noto tra gli anellidi con autofecondazione obbligata.

Per come definito l'ermafroditismo mal si adatta ai protozoi che hanno un livello organizzativo cellulare. Tuttavia, il fenomeno di autogamia può essere considerato come una forma di ermafroditismo sufficiente. I protozoologi preferiscono il termine monoico e lo applicano ad individui cellulari che producono entrambi i tipi riproduttivi o anche per individui cellulari diversi, ma appartenenti allo stesso clone. In questo senso alcune specie di fitoflagellati coloniali appartenenti ai generi *Eudorina* e *Volvox* sono colonie monoiche capaci di fecondazione autonoma.

Pochi altri casi in natura sono noti tra i cirripedi e i gasteropodi.

Modello interpretativo

L'ermafroditismo sufficiente offre il vantaggio di non richiedere un partner per la fecondazione (risparmio energetico) e può essere utile per una rapida colonizzazione di ambienti. E' svantaggioso in quanto limita la variabilità genetica della popolazione. Di conseguenza, lo si osserva con maggiore frequenza in specie che abitano ambienti piuttosto stabili. A testimonianza della necessità del rimescolamento genetico vi sono casi in cui l'ermafrodita sufficiente è accompagnato da individui dotati di un'unica gonade. In *C. elegans* la condizione ermafrodita coesiste con la presenza del sesso maschile (comunque più raro nella popolazione). Gli ermafroditi sono capaci di autofecondarsi, ma non sono in grado di fecondazione incrociata con un altro ermafrodita. La capacità di autofecondazione è utile per aumentare il numero d'individui rapidamente; la presenza di maschi che fecondano individui ermafroditi amplia la variabilità genetica della popolazione. Allo stesso modo tra i teleostei il perciforme *Rivulus marmoratus* utilizza solo l'autofecondazione. Esso ritiene le uova fecondate al suo interno per poi emetterle dopo qualche giorno a stadi avanzati dello sviluppo embrionale. Tuttavia, in natura sono

presenti maschi (maschi primari) e in laboratorio sono state osservate anche femmine e individui che invertono il sesso da femmine a maschi (maschi secondari).

Insufficienti

Si tratta di organismi ermafroditi incapaci di autofecondazione. E' un fenomeno molto più diffuso di quello sufficiente. Anche in questo caso molte specie che preferenzialmente utilizzano la fecondazione incrociata, ritengono la capacità di autofecondazione.

Come per l'ermafroditismo sufficiente esistono colonie di protozoi fitoflagellati le cui colonie producono gameti che fecondano quelli di altre colonie. Anche il fenomeno di coniugazione che avviene nei ciliati è da inquadrare tra l'ermafroditismo insufficiente, in quanto dai micronuclei sono prodotti elementi mobili che passano nel coniugante e fissi che riceveranno il nucleo mobile dell'altra cellula in coniugazione.

Nei balani è presente un pene lungo e flessibile che penetra nell'individuo vicino per fecondare le uova. In alcune circostanze, come ad esempio in caso d'isolamento, un individuo può anche autofecondarsi. Altri esempi di ermafroditismo insufficiente si ritrovano tra i molluschi. Nei gasteropodi polmonati e nei nudibranchi, in genere l'accoppiamento determina la fecondazione incrociata simultanea; diversamente nei gasteropodi opistobranchi come l'aplisia (*Aplysia spp.*), si ha la fecondazione di un solo individuo per volta; l'individuo fecondante, per essere a sua volta fecondato, necessita di cambiare la posizione con il partner. Ciò accade perché l'anatomia dei sistemi riproduttivi non è compatibile con una fecondazione simultanea. Non è raro nell'aplisia osservare delle catene riproduttive, cosicché l'individuo fecondante può essere fecondato simultaneamente da un terzo individuo, a sua volta fecondato da un quarto che si unisce al gruppo etc... Talvolta, si forma un anello riproduttivo, quando il primo della catena riesce a raggiungere l'ultimo. Anche negli oligocheti l'accoppiamento determina la fecondazione incrociata. Nei lombrichi durante l'accoppiamento gli spermatozoi emessi scorrono in una doccia del corpo prodotta mediante contrazioni muscolari da ognuno dei partner. Ugualmente con movimenti muscolari gli spermatozoi sono indotti a muoversi verso speciali sacche (ricettacoli seminali) dell'individuo partner. La raccolta di spermatozoi ad opera dell'individuo che li produce è preclusa dal fatto che essi scorrono nella direzione opposta ai suoi ricettacoli.

Tra i vertebrati specie ermafrodite insufficienti esistono nei teleostei. Vi sono ermafroditi i quali presentano un'unica gonade che contiene una parte più abbondante che produce cellule uovo e un'area più limitata per gli spermatozoi (es. *Serranus tortugarum*, una

specie di spigola dell'atlantico). Le vie di emissione dei gameti sono separate, quindi di regola non avviene l'autofecondazione (è possibile in laboratorio): i due partner si avvicinano ed emettono in sequenza gameti di segno opposto. Essi possono emettere le uova ed in sequenza gli spermatozoi anche dopo appena 30 secondi; quanto basta perché le proprie uova siano già state fecondate da un altro individuo.

Modello interpretativo

L'ermafroditismo insufficiente consente un'aliquota di variabilità genetica pari al gonocorismo. Tuttavia, impedisce la divisione dei compiti tra i sessi, che è il risultato dell'enorme successo delle specie a sessi separati. Es. divisione compiti: supporto alimentare e difesa della femmina gravida ad opera del maschio; uno cerca il cibo e l'altro sorveglia la prole...

Quindi, l'ermafroditismo insufficiente apparentemente sembra inferiore sia al sufficiente (in quanto non conferisce l'indipendenza da un secondo individuo per la riproduzione), sia al gonocorismo (poiché non è possibile una divisione dei compiti). Tuttavia ci sono circostanze in cui può risultare la migliore strategia riproduttiva. Es. in specie con scarsa mobilità e/o con areali di distribuzione ampi, unitamente ad una scarsa densità ecologica, la probabilità d'incontro di 2 individui diventa molto bassa. Nelle specie gonocoriche solo un incontro su 3 può dar luogo a fecondazione (cioè nell'unico caso in cui s'incontrano individui di sesso opposto), mentre negli ermafroditi ogni incontro può potenzialmente determinare l'accoppiamento. In più entrambi gli individui sono fecondati. In definitiva, gli ermafroditi insufficienti hanno una probabilità riproduttiva 6 volte superiore. In effetti è stato osservato che l'ermafroditismo insufficiente è molto più presente in specie con scarsa mobilità. A tale proposito basti guardare gli artropodi che hanno una grande capacità di spostamento e presentano solo casi limitati di ermafroditismo; peraltro spesso associato a specie sessili (es. cirripedi).

ERMAFRODITISMO SEQUENZIALE

Proterandria

Si sviluppa prima la gonade maschile e poi quella femminile. Questi casi sono noti nei molluschi gasteropodi prosobranchi, come *Calyptrea chinensis* e *Capulus hungaricus*; nei lamellibranchi, come *Ostrea edulis* e nei crostacei decapodi, come *Athanas nitescens*. Particolarmente interessante è il tipo di aggregazione che si stabilisce in base al sesso nel gasteropode *Crepidula fornicata*. Gli individui di questa specie vivono a stretto contatto

disponendosi l'uno sopra l'altro. L'individuo più in basso è quello di maggiori dimensioni; su di esso si dispongono individui di dimensioni decrescenti, fino al più piccolo all'apice della piramide. L'individuo in basso è una femmina seguono poi individui in procinto di cambiare il sesso e poi i piccoli maschi più in alto. Tra i vertebrati vi sono molti teleostei caratterizzati da proterandria. Ad esempio le salpe (*Boops salpa*) e le mormore (*Lithognathus mormyrus*). L'orata (*Sparus auratus*), pregiato pesce mediterraneo, nasce maschio e cambia sesso a 2 anni circa d'età. I pesci pagliaccio sono tutti ermafroditi proterandrici... "Nemo" era destinato a cambiare sesso...

Sono anche noti casi di animali che iniziano la fase riproduttiva come maschi, poi sviluppano la gonade femminile mantenendo attiva la gonade maschile. In sostanza non avviene un cambio di sesso, ma un passaggio da una fase maschile ad una da ermafrodita simultaneo. Esempi di questi fenomeni si rilevano in alcuni molluschi polmonati come *Siphonaria capensis* e nello ctenoforo *Coeloplana gonoptena*. La specie *Golfingia minuta* è l'unica tra i sipunculidi in cui è noto un vero ermafroditismo. In realtà, anche se ovociti e spermatozoi sono rilasciati nel celoma contemporaneamente, i secondi maturano prima. Di conseguenza, secondo alcuni autori si tratterebbe di un caso di proterandria.

Proteroginia

Si sviluppa prima la gonade femminile. Es. alcuni Labridi delle barriere coralline, cernie (*Epinephelus* sp.), menola (*Maena maena*), donzella (*Coris julis*), pesci portaspada (*Xiphophorus* spp.). In molti Labridi delle barriere coralline un maschio può vivere insieme con varie femmine, costituendo una specie di "harem"; alla sua morte la femmina di maggiori dimensioni inverte la sua sessualità trasformandosi in maschio ed assumendo a sua volta il controllo dell'harem. In altri casi, se il numero delle femmine diviene molto elevato, superiore a quello che può gestire un singolo maschio, una femmina può cambiare sesso e portare via parte dell'harem. Nella donzella (*Coris julis*) i due sessi sono diversi. Le giovani donzelle femmine (10/12 cm) mostrano una livrea primaria, dalla caratteristica colorazione bruna, ventre bianco-giallastro ed una sottile striscia longitudinale bianca sui fianchi; successivamente, intorno ai 4/6 anni, si ha un aumento della taglia, fino a 20/25 cm e le femmine si trasformano in maschi, modificando anche la loro colorazione in una livrea secondaria, caratterizzata dal dorso blu-verde o bruno e i fianchi percorsi da una banda longitudinale, dentellata, di un acceso rosso-arancio, spesso bordata di azzurro.

Modello interpretativo

Il modello interpretativo per l'ermafroditismo sequenziale si basa sul vantaggio selettivo della taglia dei sessi (ipotesi 1) e sull'impedimento dell'inincrocio (ipotesi 2).

Ipotesi 1: nell'ermafroditismo proterandrico le femmine più grandi producono più uova, d'altra parte nel proteroginico il maschio più grande difende meglio il territorio e l'harem. Es. la cernia difende un territorio da altri maschi, dove feconda varie femmine.

Ipotesi 2: spesso i pesci crescono in banchi insieme e nascendo di un unico sesso e invertendolo più o meno simultaneamente s'impedisce l'inincrocio.

Morfologia gonadica

Gli individui ermafroditi possono avere due gonadi separate per la produzione di uova e spermatozoi, ma molto spesso si ritrova un'unica gonade indifferenziata che produce entrambi i gameti (ovotestis). Esempio tipico di ovotestis è quella presente nei gasteropodi in cui le aree di produzione delle uova sono casualmente mescolate con quelle che producono gli spermatozoi. I due prodotti gonadici sono convogliati in dotti riproduttivi separati, in modo da impedirne l'incontro. Analoghe situazioni si possono ritrovare come condizione patologica anche nei mammiferi. Nell'uomo il testicolo può presentare singoli ovogoni all'interno dei tubuli seminiferi; essi di regola degenerano, ma talvolta possono essere causa di tumori.

Nelle specie proteroginiche gli sparidi presentano inizialmente una gonade funzionale che produce uova. Inferiormente con una capsula propria vi è una gonade dormiente contenente spermatogoni. Dopo un periodo riproduttivo il tessuto ovarico degenera, mentre si attivano si accresce la parte testicolare e si attivano gli spermatogoni. Alla fine dell'inversione sessuale l'ovario rimane come un sacchetto vuoto quasi del tutto circondato dal tessuto testicolare. Es. *Calamus pennatula* (Sparidi).

Nei teleostei labridi, come *Coris julis* sono presenti piccole isole periferiche di tessuto con caratteristiche del testicolo. Durante l'inversione appaiono in queste zone gli spermatogoni che proliferano e sostituiscono gli ovogoni degeneranti. I serranidi del genere *Epinephalus* seguono lo stesso schema, ma non sono visibili elementi maschili nella gonade funzionale femminile.

In alcuni specie di pesci pappagallo (es. *Scarus ghobban* e *S. rivulus*) l'osservazione istologica della gonade è complicata dalla presenza di due tipi di maschi (diandria). Vi sono maschi primari (che non passano attraverso una fase femminile) e secondari

(dopo la fase ovogoniale). Nel primo caso il testicolo è compatto e non sono presenti elementi di tessuto ovarico; i maschi secondari invece ritengono parti dell'ovario.

Ci sono alcune specie che cambiano sesso ad una determinata età, ma ci sono molte specie in cui il cambiamento di sesso non è vincolato all'età e spesso in una stessa popolazione molti individui possono anche non cambiare affatto sesso.

Dai dati attualmente presenti in letteratura si ricava che tra i teleostei ci sono molte meno specie proterandriche.

Nel pagello (*Pagellus acarne*) la situazione è opposta agli sparidi proteroginici, in quanto il testicolo attivo presenta superiormente un ovario inefficiente e ridotto. Poi la situazione si capovolge durante l'inversione e del testicolo non rimarrà che un residuo non funzionale attaccato all'ovario.

I pesci pagliaccio del genere *Amphiprion* (Pomacentridae) hanno un'ovotestis in cui i tessuti testicolari e ovarici non sono chiaramente delimitati, tuttavia il tessuto testicolare tende a disporsi in periferia. La spermatogenesi attiva blocca l'ovogenesi durante la fase maschile. Con l'inizio dell'inversione sessuale il tessuto ovarico aumenta e si attivano gli ovogoni, mentre gli spermatogoni scompaiono totalmente.

Fattori che determinano il cambiamento del sesso

Vi sono specie in cui l'inversione sessuale è geneticamente programmata. Ad una determinata età o taglia inizia inevitabilmente il cambiamento. Le cernie brune (Serranidi, *Epinephelus marginatus*) raggiungono la maturità sessuale come femmine all'età di 5 anni circa. Nel maggior numero d'individui studiati l'inversione sessuale avviene al dodicesimo anno d'età; tuttavia, in molti casi può accadere prima o dopo, con gli individui più precoci che invertono il sesso a 9 anni e quelli più tardivi a 16. In *Ephinephelus merra*, un'altra specie di cernia molto più piccola, le dimensioni di 20 cm circa innescano il cambiamento sessuale. In questi casi, quindi non vi è alcun effetto ambientale che innesca i fenomeni endocrinologici alla base dell'inversione sessuale. Peraltro, i fattori ambientali fisici non sembrano essere implicati nel cambiamento del sesso anche in specie che non hanno un'inversione programmata. Piuttosto sono i fattori sociali che risultano determinanti. La maggioranza dei pesci ambisessuali vivono specialmente nelle zone tropicali e subtropicali dove sono comunque presenti molte più specie gonocoriche. L'ambiente è uguale per tutti, ma l'organizzazione sociale può essere diversa, quindi è ovvio che venga considerato il fattore più incisivo nel determinare il cambiamento. Nel pesce pulitore *Labroides dimidiadus* il maschio è quello con la taglia maggiore e domina un harem di femmine tra le

quali, comunque, vigono le regole della dominanza in relazione alla taglia. La presenza del maschio dominante impedisce il cambiamento di sesso delle altre femmine, laddove la sua rimozione provoca l'inversione sessuale della femmina dominante, che eredita l'harem. Un fenomeno del genere può avvenire anche nel caso di harem molto grandi, dove alcune femmine possono invertire il sesso e portare via parte dell'harem. In questo caso il maschio pur presente non riesce ad esercitare il controllo di tutte le sue femmine.

Nei pesci pagliaccio proterandrici le femmine sono invece più grandi e dominanti in un gruppo sociale. Una coppia abita un anemone con altri individui più piccoli. Alla scomparsa della femmina il secondo individuo in rango, cioè il maschio riproduttivo cresce rapidamente in dimensioni e inverte il sesso. Ciò perché sono stati rimossi i fattori inibitori (sconosciuti) dovuti alla presenza della femmina dominante. Interessante notare che se non sono presenti individui sessualmente maturi in un gruppo, alcuni giovani possono anche evolvere direttamente in femmine (femmine primarie).

In un pesce gobide (*Trimma okinawae*) quando il maschio dominante in un gruppo sociale scompare la femmina più grande inverte il sesso, ma se successivamente viene a trovarsi in presenza di maschi di taglia maggiore inverte ancora il sesso ritornando femmina.

Sembra abbastanza ovvio che i fattori sociali stimolano risposte interne di tipo endocrino che inducono i cambiamenti. Si sa che somministrazione di androgeni in pesci proteroginici determinano il cambiamento del sesso e, in alcuni casi, sono stati trovate delle correlazioni tra il livello degli steroidi e lo status sessuale (pesci pagliaccio). I dati sono frammentari e i dubbi numerosi; tuttavia, l'ipotesi più accreditata è che i segnali sociali agiscano sull'asse ipotalamo ipofisi gonadi. Quindi, un segnale esterno attiverebbe il GnRH encefalico che a sua volta stimolerebbe il rilascio delle gonadotropine ipofisarie, che agendo sulle gonadi stimolerebbero la sintesi degli ormoni steroidei. Non è detto che quest'ultimi siano strettamente necessari in quanto pesci proteroginici che non rispondono agli androgeni invertono il sesso se trattati con gonadotropine ipofisarie o GnRH.

ERMAFRODITISMO INDOTTO SPERIMENTALMENTE

In alcune specie è possibile indurre il cambiamento del sesso sperimentalmente.

Es. 1. I maschi dei rospi presentano oltre ai testicoli dei rudimenti di ovario (organi di Bidder) che, in seguito alla castrazione, si sviluppano diventando ovari maturi. L'individuo castrato si trasformerà in femmina fertile, capace di produrre uova feconde e di accoppiarsi con i maschi.

Es. 2. I polli hanno solo l'ovaia sinistra funzionale, mentre quella destra è rudimentale. Asportando l'ovaia funzionale, quella rudimentale residua (quella destra) si svilupperà in un testicolo attivo. Questi casi dimostrano l'implicazione degli steroidi nel mantenimento di un determinato status sessuale.

ERMAFRODITISMO INDOTTO DA PARASSITI

In alcuni casi i parassiti possono indurre il cambiamento del sesso del loro ospite. *Sacculina carcini* influenza seriamente il proprio ospite a livello morfologico, fisiologico e comportamentale. Tra questi effetti induce la castrazione parassitaria o la femminilizzazione di un ospite inizialmente di sesso maschile.

ERMAFRODITISMO SECONDARIO

In alcuni casi si ha trasformazione degli individui in organi sessuali. In *S. carcini* le larve, già differenziate in senso maschile, si fissano sul corpo della femmina (che è attaccata al granchio parassitizzato) vi penetrano e si trasformano in testicoli in particolari ricettacoli della femmina. In definitiva *S. carcini* presenterà entrambe le gonadi.

ERMAFRODITISMO INDOTTO DA PESTICIDI

Gli **orsi polari** (*Ursus maritimus*) che abitano alcune isole norvegesi presentano alti livelli di pesticidi corporei e una forte incidenza di ermafroditismo nei cuccioli. Nelle **rane leopardo** (*Rana pipiens*) l'esposizione ad atrazina induce uno sviluppo ritardato delle gonadi e fenomeni di ermafroditismo sia negli esemplari di laboratorio sia in quelli che abitavano luoghi contaminati dall'atrazina. Una ricerca durata due anni su un'altra specie di rana della California, ha evidenziato che le rane maschio in ambienti inquinati da atrazina producono la vitellogenina (una proteina del tuorlo dell'uovo normalmente e ovviamente prodotta solo dalle femmine). Analoghe situazioni le si ritrova anche in molti uccelli contaminati da pesticidi. Nei gabbiani (*Larus argentatus*) e nelle sterne (*Sterna hirundo*) è stato osservato che l'esposizione a pesticidi clorurati durante lo sviluppo induce la formazione di un'ovotestis nei maschi.

Gli effetti dei pesticidi possono essere diretti, alterando la morfologia delle gonadi, ma possono anche agire indirettamente quando determinano cambiamenti endocrini che sono alla base delle anomalie riscontrate.

GINANDROMORFISMO

Il ginandromorfismo nella specie *Speyeria diana* (lepidotteri) porta ad un individuo con una metà maschile e una femminile. In altri casi le caratteristiche dei sessi appaiono mosaicizzate.

Cause genetiche del ginandromorfismo

Drosophila: la perdita di un cromosoma X in un uovo XX durante le prime divisioni determina un clone di cellule di tipo XO di fenotipo maschile.

Baco da seta: la fecondazione di un globulo polare non emesso da parte di spermatozoi Z, può attivarlo e ancora una volta produrre un clone di cellule di tipo diverso e opposto da quello dell'uovo.

Le sindromi di Turner di genotipo XO (perdita di un cromosoma Y) e di Klinefelter (XXY; doppio X) nell'uomo determinano un fenotipo con le caratteristiche dei due generi. Nell'uomo il Turner sarà una femmina con caratteristiche maschili, l'inverso per il Klinefelter. Nella drosophila il tipo XO da origine ad un maschio, mentre il tipo XXY ad una femmina.