

# **Allocazione Sessuale**

Studente: Valentina Airi  
Matricola: 1661 12643  
Esame: Zoologia II  
Indirizzo: Bio-ecologico

## Introduzione

La formazione delle strutture coinvolte nella riproduzione richiede un certo grado di ripartizione delle risorse (Charlesworth e Morgan, 1991) e questa tipicamente viene indicata come biomassa (Doust e Cavers, 1982; Campbell, 1992).

Lo studio dell'allocazione sessuale si occupa di analizzare in che modo le risorse sono affidate alle strutture riproduttive maschili o a quelle femminili e come questo possa influenzare il successo riproduttivo (Charnov, 1986; Tuljipurkar, 1990).

L'allocazione sessuale potrebbe fornire un valido metodo d'indagine necessario a chiarire la struttura di una popolazione animale. La teoria infatti è supportata dalle seguenti ragioni:

- L'allocazione sessuale può spesso avere un chiaro, immediato e diretto effetto sulla fitness individuale;
- i modelli teorici che la sostengono si basano sul bilancio di un numero molto piccolo di variabili chiave;
- fa riferimento a variabili molto semplici da misurare.

Ricerche svolte sulla spesa energetica, affrontata da alcuni individui per lo sviluppo della propria prole, hanno messo in evidenza che all'aumentare del dispendio energetico, nel generare figli, il numero di prole che l'individuo può produrre decresce. Allo stesso modo quando aumenta la spesa energetica per la cura del singolo figlio aumenta anche la fitness di quest'ultimo (C. C. Smith, S. D. Fretwell 1974).

La forza del supporto empirico che fa leva sull'influenza dell'allocazione sessuale nei fenomeni selettivi, permette l'impiego di questa teoria per spiegare processi, anche molto complessi, che possono essere implicati nella selezione naturale; il vantaggio è dato dal fatto che le previsioni dei modelli ottimali di allocazione potrebbero derivare dai principi direttamente collegati ai più basilari elementi della teoria evoluzionistica (S. A. West, E. A. Herre, B. C. Sheldon, 2000).

La teoria dell'allocazione sessuale offre eccellenti opportunità per esaminare i limiti e i contrasti all'adattamento. Sfortunatamente i limiti all'adattamento meglio compresi sono esempi di sviluppo o filogenesi

troppo specifici che si oppongono ad un'applicazione generale. Le conoscenze sui fattori che ostacolano l'adattamento, ritenute valide per più organismi sono limitate, come ad esempio le mutazioni, la pleiotropia antagonista (gene che migliora un aspetto adattativo a discapito di un altro) e i processi informativi necessari allo sviluppo (N. H. Barton, M. Turelli, 1989).

## Allocazione sessuale nelle piante

L'evoluzione che ha portato al passaggio da piante xenogame (con fecondazione incrociata) a piante autogame (autofecondanti) ha indotto un'evidente diminuzione delle dimensioni del fiore e un cambiamento morfologico nella struttura fiorale (Ornduff, 1969), con riduzione nella spesa energetica da parte della pianta (Cruden, 1976) e facilitazione nell'autoimpollinazione. L'autogamia rende possibile la riproduzione e la fruttificazione di individui isolati. Essa è diffusa perciò tra le piante pioniere e infestanti. Le piante autogame possono essere facoltative o obbligate. I fiori cleistogami non si aprono mai e la fecondazione avviene tra il polline e l'ovulo dello stesso fiore, questi rappresentano la condizione estrema dell'autogamia. E' possibile pertanto immaginare un continuum evolutivo che permette di collocare le piante xenogame all'estremità iniziale, rappresentata da un livello di specializzazione ancora molto basso. Le piante autogame facoltative si collocano al centro, quasi a voler sottolineare il proprio atteggiamento ambivalente e infine i fiori cleistogami all'estremo opposto, nel quale ritroviamo strutture fiorali particolarmente ridotte.

Da numerose indagini di laboratorio si è visto che fiori appartenenti a piante autoincompatibili (non autofecondanti) ed altri taxa di xenogame producono una quantità molto elevata di polline se paragonate a piante autogame (Arroyo, 1973 Cruden, 1973). In contrasto ad altre caratteristiche fiorali, il numero di ovuli per ciascun ovario non decresce. In questi taxa contemporaneamente al passaggio evolutivo che parte da una riproduzione incrociata e culmina con l'auto-fecondazione si è osservato una graduale riduzione nel rapporto tra il numero dei granuli di polline e gli ovuli (P/O). Il rapporto P/O è parte integrante del sistema riproduttivo delle piante e potrebbe essere correlato con la conquista di nuovi habitats e di stadi successivi di evoluzione.

Quanto maggiore è l'efficienza nel trasferire il polline, più basso sarà il rapporto P/O osservato. Così fiori cleistogami hanno un rapporto P/O minimo, non presentando la necessità di veicolare le proprie cellule germinali maschili al loro esterno.

I fiori appartenenti a piante autogame facoltative tendono principalmente ad autofecondarsi; quando il fiore espone gli stigmi recettivi ai potenziali impollinatori si possono osservare eventi casuali di fecondazione tra le diverse componenti dello stesso fiore (qualora sia ermafrodita), tra fiori distinti ma appartenenti alla stessa pianta (condizione monoica) o fenomeni di fecondazione incrociata (condizione dioica).

In piante autogame obbligate (cleistogame) è molto raro osservare incroci tra fiori distinti.

Le piante xenogame si riproducono con successo solo se il polline è in grado di raggiungere gli stigmi del potenziale fiore ricevente. Tale evento è del tutto fortuito e dipenderà dall'efficienza del vettore di impollinazione. Da qui si manifesta la necessità di una produzione maggiore di polline (Cruden, 1977).

Le dimensioni dei granuli pollinici e la quantità prodotta sono inversamente proporzionali tra loro, così come le dimensioni e la quantità di semi che si sviluppano (T. Mione, G. J. Anderson, 1992). La biomassa dei semi, così come le dimensioni dei granuli pollinici potrebbero dare un'indicazione dell'investimento energetico impiegato dalla pianta (Anderson, Symon, 1985).

La causa della differente allocazione delle risorse maschili e femminili, osservata all'interno del medesimo taxa di xenogame, potrebbe essere la variazione dell'efficienza nei diversi sistemi d'impollinazione. Le specie con un sistema d'impollinazione poco significativo investono gran parte della loro energia nelle funzioni maschili. In modo analogo differenti modalità di dispersione di frutti o semi può manifestarsi come differenza nella fitness relativa alla progenie, garantendo una ricompensa all'energia spesa (T. Mione, G. J. Anderson, 1992).

Essendo il polline una sostanza ricca di oli minerali e di proteine, la sua sottrazione causa alla pianta un notevole impoverimento. Perciò molte piante mettono in atto espedienti particolari per attirare animali che trasportino il polline, entrando in competizione tra di loro per attrarli. Le piante che meglio riescono in questa funzione saranno in grado di avere un numero di fiori fecondati maggiore. Tuttavia questi animali, in genere insetti, che fungono da vettori del polline necessitano di una ricompensa: la più semplice è quella di utilizzare una parte di ciò che trasportano, il polline stesso. Il metodo più ingegnoso in assoluto è quello di fornire agli

insetti per le loro esigenze nutritive non il polline, ma il nettare, che essendo costituito da acqua e zuccheri arreca alla pianta un minor dispendio energetico.

Le specie che forniscono polline piuttosto che nettare ai propri impollinatori, devono produrne in quantità maggiori così da compensare quella consumata dagli insetti, quindi le piante polline-produttrici avranno un rapporto P/O più alto di quelle nettare-produttrici (T. Mione, G. J. Anderson, 1992).

Il rapporto P/O varia non solo in relazione alle differenti modalità riproduttive, ma anche con il manifestarsi di differenti caratteri morfologici e/o funzionali del sistema florale. Piante cleistogame manifestano un rapporto P/O più basso rispetto a piante autogame. Questa differenza non compare se si mettono a confronto specie con infiorescenza diurna o notturna perché i visitatori delle piante notturne e diurne possono essere considerati ugualmente efficaci nel trasferire il polline. Le piante perenni invece producono una quantità di polline doppia rispetto a quelle annuali, le quali sono in grado di affrontare un unico atto riproduttivo. Il rapporto P/O e il numero di ovuli dunque è molto più elevato nelle piante perenni che nelle annuali (A. Jürgens, T. Witt, G. Gottesberger, 2002).

## Allocazione sessuale e differenti sistemi riproduttivi negli animali

La teoria dell'allocazione sessuale dice che l'evoluzione dell'auto-fecondazione potrebbe essere accompagnato da una diminuzione nell'allocazione delle risorse riproduttive maschili (produzione di cellule germinali e loro diffusione). Questa predizione si basa su sperimentazioni avvenute su piante e verrà applicata agli animali, i quali non disponendo di sistemi per veicolare le proprie cellule germinali, (paragonabili ai sistemi di impollinazione) sono liberi da complicazioni associate alla produzione di strutture attrattive come i petali.

I dati sperimentali provengono da uno studio effettuato su un ermafrodita simultaneo, *Utterbackia imbecillis*, mitile di acqua dolce, nel quale si è analizzato il tasso di auto-fecondazione e la proporzionale allocazione maschile nei tessuti riproduttivi. Individui appartenenti a una popolazione manifestante numerosi episodi di auto-fecondazione, mostrano una più bassa proporzione di tessuti riproduttivi maschili (correlazione=-0.9), in accordo con la teoria (M. O. Johnston, B. Das, W. R. Hoen, 1998).

Nel corallo solitario *Leptopsammia pruvoti*, specie gonocorica, attualmente oggetto della mia tesi di laurea, il volume corporeo occupato dalla gonade maschile è risultato 3.2 volte superiore rispetto a quello occupato dalla gonade femminile. Il rapporto spermatozoi / ovociti maturi è risultato  $6.9 \times 10^8 : 1$ . Nella specie ermafrodita simultanea *Balanophyllia europaea*, precedentemente studiata nei nostri laboratori, il volume occupato dalla gonade maschile è risultato corrispondente a quello occupato dalla gonade femminile, con un rapporto spermatozoi / ovociti maturi di  $2.0 \times 10^8 : 1$  (Goffredo et al. 2002, 2004a). La quantità di energia dedicata alla gametogenesi maschile è nettamente superiore in *L. pruvoti* rispetto a *B. europaea*. Questa differenza nella allocazione sessuale può essere correlata alle differenti biologie di fecondazione. Infatti, mentre in *L. pruvoti* la fecondazione è certamente incrociata, in *B. europaea* è probabilmente autogama (Goffredo et al. 2004b).

L'allocazione sessuale in molti animali a sessi separati viene anche interpretata come variazione della sex ratio nella prole, mentre viene interpretata come quantità di energia devoluta alle funzioni sessuali negli organismi ermafroditi.

Prende il nome di euermafroditismo la contemporanea presenza di uova e spermatozoi prodotti nello stesso individuo, capace di fecondazione incrociata. Questa categoria comprende altri termini: ermafroditismo simultaneo (*Reinboth 1962*), ermafroditismo sincrono (*C.L. Smith, 1959*), ermafroditismo simultaneo funzionale (*Febbre et al. 1975*), ermafroditismo contemporaneo (*Rossi 1975, Liaci & Scissoli 1975*), ermafroditismo funzionale (*Coe 1943*). L'ermafroditismo di base invece si ha quando la condizione femminile sarebbe quella normalmente sviluppata se non intervenissero epifenomeni scatenanti la condizione maschile.

La proporzione dell'energia riproduttiva ottimamente suddivisa tra funzioni femminili e maschili, negli ermafroditi, potrebbe dipendere da svariati fattori, ma in modo più evidente dal tasso di riproduzione incrociata nella popolazione. Quando il tasso medio di auto-fecondazione in una popolazione aumenta, le opportunità del singolo individuo di apportare un contributo positivo alla fitness della popolazione, attraverso la diffusione di cellule germinali maschili, si riduce.

L'energia spesa nella diffusione degli spermatozoi può in questo caso essere dedicata ai processi femminili, come la produzione di ovociti o la protezione dei più giovani.

Questo è analogo a ciò che si osserva negli individui a sessi separati che hanno ridotto nella propria sex ratio il valore degli individui di sesso maschile quando la competizione locale tra individui di una stessa popolazione (*local mate competition*, LMC) riduce le opportunità di successo ai maschi (*E. L. Charnov, 1982*).

Un'interpretazione della teoria dell'allocazione sessuale mette in luce che in animali ermafroditi simultanei la frazione delle risorse che gli individui possono dedicare alle funzioni maschili e femminili può fluttuare in funzione delle dimensioni del gruppo di individui che si accoppiano (*mating group size*). A causa della competizione tra cellule germinali maschili quando le dimensioni del gruppo di individui che si accoppiano aumenta (*mating group size*), una quantità maggiore di risorse dovrebbero essere concesse alle funzioni maschili<sup>1</sup>.

---

<sup>1</sup> G. Sella, M. C. Lorenzi, D. Schleicherova, University of Turin -First European Conference on Behavioural Biology-

E' stato dimostrato infatti l'esistenza di un'analogia diretta tra la competizione tra spermatozoi e la LMC, particolarmente evidente negli ermafroditi. Bisognerebbe guardare la competizione tra cellule germinali maschili attraverso l'ottica di una competizione tra gameti imparentati, così come il modello della allocazione sessuale è basata su una LMC tra consanguigni<sup>ll</sup>.

Studi sull'allocazione sessuale in animali ermafroditi simultanei si sono spesso focalizzati sul *mating group size* e la competizione tra individui per la fecondazione degli ovociti (Local Mate Competition). Ciò che la teoria prevede è che quando l'individuo riduce l'allocazione maschile le dimensioni del gruppo di individui che si accoppiano decresce, ma aumenta la LMC. Quindi la LMC induce una riduzione dell'allocazione maschile negli ermafroditi e una più bassa discendenza maschile (sex ratio) nei taxa a sessi separati (E. L. Charnov, 1982).

In modo analogo, all'aumentare dell'autofecondazione il pool di cellule uovo fecondabili da uno spermatozoo, proveniente da un individuo distinto, diminuiscono. Questo stesso spermatozoo o unità di investimento maschile compete per meno ovociti disponibili ( D. Charlesworth, B. Charlesworth, 1981).

## Allocazione sessuale e dinamica di popolazione negli animali

In un sistema coloniale l'energia resa disponibile per l'atto riproduttivo è direttamente proporzionale alle dimensioni che questo possiede.

E' stato dimostrato che una piccola colonia ha una quantità di tessuto riproduttivo (espresso come superficie) inferiore rispetto ad una colonia più ampia. Ciascun individuo di un sistema coloniale ha lo stesso numero di strutture riproduttive, dunque ciò che fa variare il potenziale riproduttivo nelle colonie di diverse dimensioni è il numero di individui che le rappresenta.

La fertilità dei polipi nelle colonie è stata analizzata mettendo a confronto sei coralli ermatipici: *Acropora hyacinthus*, *A. gommifera*, *A. millepora*, *Goniastrea retiformis* e *Stylopora pistillata*.

Si è osservato che alcune funzioni femminili in questi coralli possono essere costrette a dei valori minimi a causa delle dimensioni limitate. In questo modo un numero relativamente basso di uova riesce a completare lo sviluppo; l'intera colonia può incrementare il numero di uova attraverso la cooperazione di molti polipi gravidi. Il volume relativo dei gameti femminili (comparati con i valori di riferimento) sono leggermente minori in piccole colonie della stessa specie.

La spesa necessaria alla produzione di volumi simili di ovociti e spermatozoi potrebbe essere troppo elevato per un piccolo corallo dove il rischio di mortalità è ancora molto elevato.

Un iniziale investimento nell'accrescimento della colonia dà come risultato un aumento della taglia, dopo il quale il rischio di mortalità è sufficientemente basso da poter incrementare l'investimento delle funzioni riproduttive.

Conseguentemente, l'architettura morfologica di questi organismi gioca un ruolo cruciale nella determinazione della loro resa riproduttiva.

Questa infatti è legata al sottile equilibrio che si instaura tra fecondità e mortalità, dal momento in cui certe morfologie sono più suscettibili alla di altre (V. R. Hall, T. P. Hughes, 1996).

E' lecito pertanto ipotizzare che, nelle prime fasi di sviluppo, un sistema coloniale impieghi gran parte delle risorse per incrementare rapidamente le proprie dimensioni. Quindi con una bassa densità di popolazione si

manifesta un elevato tasso riproduttivo, presumibilmente asessuale, necessario a produrre un numero altrettanto elevato di individui. Inizialmente le cure parentali sono del tutto assenti e predomina la r-strategia. In uno stadio più avanzato di colonizzazione, l'allocazione delle risorse si sposta verso

## Riferimenti Bibliografici

- Charnov EL** (1982) *The theory of sex allocation*. Princeton University Press, Princeton, NJ;
- Christopher C. S., Fretwell S. D.**, (1974) *The Optimal Balance between Size and Number of Offspring*, Amer. Nat. 108(962);
- West S. A., Herre E. A., Sheldon B. C.**, (2000) *The benefits of Allocating Sex* Science 290 (5490):288;
- Ornduff R.**, (1969) *Reproductive biology in relation to systematics*, Taxon 18:121-133
- Barton N. H., Turelli M.**, (1989) Annu. Rev. Genet.23, 337;
- Cruden R. V.** (1977) Pollen-Ovule Ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants, Evolution, 31(1);
- Cruden R. V.**, (1976) Fecundity as a function of nectar production and pollen-ovule ratios. P171-178 Variation, breeding and conservation of tropical forest trees. Academic press;
- Mione T., Anderson G. J.**, (1992), *Pollen-Ovule Ratios and Breeding Systems Evolution in Solanum section basarthrum (Solanaceae)*, Amer. Jou. Bot. 79(3);
- Anderson G. J., Symon D. E.**, (1985), Extrafloral nectaries in Solanum, Biotropica 17:40-45;
- Jürgens A., Witt T., Gottesberger G.**, (2002), *Pollen grain numbers, ovule numbers and pollen-ovule ratios in Caryophylloideae: correlation with breeding system, pollination, life form, style number and sexual system*, Sex Plant Reprod. 14:279-289;
- Charlesworth D., Charlesworth B.**, (1987), *The effect of investment in attractive structures on allocation to male and female functions in plant*, Evolution 41(5);
- Johnston M. O., Das B., Hoen W. R.**, (1998), *Negative correlation between male allocation and rate of self-fertilization in a hermaphroditic animal*, Pro. Natl. Acad. Sci. 95:617-620;
- Oliver J., Babcock R.**, (1992), Aspects of the fertilization ecology of broadcast spawning corals: sperm dilution effects and in situ measurement of fertilization, Biol. Bull. 183:409-417;

Hall V. R., Hughes T. P., (1996), Reproductive strategies of modular organism: comparative studies of reef-building corals, Ecology 77(3);