

Capitolo 3

PLASTICITA' SESSUALE

Immaginate che il mondo sia sovrappopolato ed inquinato, prosperino nuovi virus letali e le risorse siano state seriamente compromesse. I biologi prevedono che presto il genere umano sparirà dalla faccia della terra. Riunendo tutte le energie rimaste si potrà inviare solamente un'astronave verso un pianeta lontano.

Cinquanta uomini ed altrettante donne sono selezionati per colonizzare la nuova terra, orgogliosi di far cominciare una nuova era in cui saranno evitati gli errori fatali che hanno portato la Terra alla rovina. Il viaggio è senza pericoli, ma durante l'atterraggio la metà dei passeggeri muore. Solo le donne sopravvivono, cosa fare? Per alcuni pesci questo non costituirebbe un problema perché sono in grado di passare da un sesso all'altro, sono sessualmente plastici, come dicono i biologi.

LA DETERMINAZIONE DEL SESSO

Consideriamo la determinazione del sesso nei Mammiferi per capire quanto sia differente nei pesci. Tutti sanno che negli uomini è il padre a determinare il sesso della prole, questa è una conseguenza dell'eterogametia per cui sono prodotti due tipi di gameti. Il gamete è una cellula germinale matura, come l'ovulo o lo spermatozoo. Il prodotto dell'unione tra l'ovulo e lo spermatozoo è uno zigote. Se lo spermatozoo porta un cromosoma Y, il bambino sarà un maschio, se porta quello X sarà una femmina. All'infuori di quelle sessuali, tutte le cellule sono diploidi, cioè dotate di cromosomi presenti in duplice copia. Per moltiplicarsi o per sostituire quelle morte, queste cellule, chiamate somatiche, si dividono in due cellule figlie. Nel processo di mitosi ogni cellula figlia riceve una dotazione completa di paia di cromosomi.

Le cellule sessuali sono diverse da quelle somatiche; quando si dividono, durante un processo chiamato meiosi, ogni cellula figlia, ora gamete, riceve solo un cromosoma per coppia ed è detta aploide. Si può quindi pensare al gamete come alla metà dell'individuo potenziale che produrrà. I due gameti prodotti dalle femmine, gli ovuli, hanno ciascuno un cromosoma X. Dei due gameti prodotti dal maschio, gli spermatozoi, uno ha il cromosoma X e l'altro quello Y. Quando gli ovuli e gli spermatozoi si congiungono durante la fecondazione, una metà degli zigoti produrrà maschi, mentre l'altra metà femmine, perché il maschio produce entrambi i gameti in numero uguale. I due sessi sono perciò presenti nella prole nella stessa percentuale.

SEX RATIO

Questa non è l'unica ragione per cui viene prodotto un identico numero di maschi e di femmine. Nei Mammiferi a volte la percentuale dei sessi è leggermente asimmetrica; negli uomini è a favore del concepimento di esemplari maschi. I maschi muoiono più facilmente delle femmine e dalla prima infanzia il rapporto tra i sessi (sex ratio) è quasi identico. La differenza di mortalità è un modo con cui le madri possono controllare la percentuale dei due sessi. In alcune culture si preferisce avere figli maschi, ma perché allora la regola generale della sex ratio è circa 1 a 1?

Ronald Fisher, un famoso genetista e teorico della biologia evolutiva, ha tracciato un teorema fondamentale per spiegare l'equivalenza nel rapporto tra i sessi (oggi si è scoperto che Fisher aveva elaborato conclusioni dedotte da Darwin già nel 1871¹). Il teorema recita: una madre può considerare che un figlio maschio potrà fecondare molte donne, una figlia femmina potrà avere, nel corso della propria vita, solo un limitato e relativamente esiguo numero di figli, perciò produrre figli maschi serve ad incrementare la propria rappresentanza genetica nelle generazioni successive. Nel gergo evolutivistico, aumentare il numero dei propri geni nella generazione successiva in relazione a chiunque altro, è chiamato fitness darwiniana, fitness evolutiva o semplicemente fitness.

Molte famiglie che vivono in aree depresse praticano l'aborto selettivo ai danni delle femmine, producendo, di conseguenza, un eccesso di individui maschi. Il teorema fondamentale di Fisher si può applicare a questa situazione. Quando i maschi cresceranno avranno a disposizione poche partner potenziali, ciò creerà una competizione per le femmine. Ovviamente saranno molti i maschi a non poter avere figli e quindi ad avere un valore di fitness uguale a zero, a meno che non aiutino i parenti stretti ad allevare la prole.

Quando tra gli animali accade ciò, il valore delle figlie femmine cresce. Nelle generazioni successive, di conseguenza, le femmine che daranno vita ad un numero maggiore di figlie saranno favorite dalla selezione naturale. Se si dovesse presentare un eccesso di prole di sesso femminile, sarà la volta dei maschi di riguadagnare valore. Il "sistema" potrebbe oscillare in un senso od in un altro, ma la soluzione definitiva sarà vicina ad un numero equivalente di figli e figlie.

L'analisi del processo di determinazione del sesso, i cromosomi X ed Y, e dello svantaggio dell'eccesso di un sesso rispetto ad un altro, ha incrementato gli studi sulla distribuzione dei sessi. Stimolati dalle scoperte sulle diverse formule per la determinazione dei sessi, i biologi

hanno compiuto numerose ricerche sulle tendenze a partire dalla sex ratio 1:1 e dalle spinte evolutivistiche che le hanno guidate. In questa impresa i pesci si sono rivelati fondamentali.

PRIMA UN SESSO, POI L'ALTRO

Qualche decina di anni fa si credeva che i pesci seguissero lo schema generale della determinazione dei sessi attraverso meiosi. Le ricerche erano rivolte ad individuare cromosomi sessuali chiaramente identificabili. Di alcune specie, come i branzini e le sogliole si sapeva che potevano cambiare sesso o che uno stesso soggetto portava organi riproduttori sia maschili che femminili. Gradatamente si sono scoperti sempre più pesci ermafroditi.

Il più frequente modello di ermafroditismo è la proteroginia, in cui gli individui nascono di sesso femminile, per poi diventare maschi nell'età adulta. La prima, chiara dimostrazione di cambiamento di sesso rimane ancora oggi una delle migliori. Ross Robertson ha passato lunghe ore nella Grande Barriera Corallina, in Australia, osservando il comportamento del pulitore *Labroides dimidiatus*. In questa specie un maschio domina in una stazione di pulizia, un gruppo di coralli per esempio, un piccolo gruppo di femmine e di esemplari giovani. Anche tra le femmine esiste una precisa gerarchia. All'imbrunire, il maschio si accoppia prima con la femmina dominante, poi con quella al livello immediatamente successivo e così via, seguendo a ritroso l'ordine gerarchico.

Quando Robertson allontanò il maschio, nella femmina dominante si produsse uno stupefacente cambiamento. Dopo qualche giorno cominciò a comportarsi come un maschio, dominando e corteggiando le altre femmine. Dopo una settimana, i suoi ovari si erano tramutati in testicoli e lei, scusate, lui, fu in grado di fecondare le uova delle femmine. Anche molti altri Labridi e pesci pappagallo, ma pochi altri pesci marini, sono ermafroditi proteroginici.²

Abbiamo già visto le deviazioni dalla sex ratio fondamentale riscontrate negli animali eterogametici, come gli Uccelli, i Mammiferi e molti Insetti. Gli esemplari giovani sono tutti femmine e quelli più grandi tutti maschi. Poiché l'indice di mortalità è approssimativamente costante fin dall'infanzia, più vecchi sono i pesci, minori sono gli esemplari viventi, di conseguenza le giovani, piccole femmine, sorpassano largamente di numero i maschi adulti all'interno della popolazione.

Michael Ghiselin ha proposto una spiegazione evolutivistica per la proteroginia³. Essa è favorita dalla selezione naturale se la femmina ha un vantaggio riproduttivo quando è piccola ed il maschio è grande, come nel caso dei Labridi pulitori.

Robert Warner ha elaborato e generalizzato questo principio disegnando il modello del vantaggio della taglia.⁴ I maschi più grandi impediscono ai pesci più piccoli di riprodursi come maschi, per cui a questi ultimi conviene rimanere femmine; quando raggiungeranno la taglia adatta per competere con i maschi grandi, incrementando il loro successo riproduttivo, cambieranno sesso, divenendo a loro volta maschi. Così nella poliginia l'aspettativa è che gli esemplari adulti di taglia piccola siano femmine, quelli più grandi maschi.

Ma non è sempre così. A volte quello femminile è il sesso di taglia maggiore. Due sono gli esempi classici. Il primo riguarda pesci che si muovono costantemente in gruppo come gli Sparidi (alcuni sono proteroginici). Quando una femmina è pronta per deporre le uova,

molti maschi le sciamano intorno a frotte emettendo lo sperma all'unisono per fecondare le uova che lei sta deponendo.⁵

La taglia delle uova è costante in ogni specie. Più grande è la femmina perciò, maggiore è il numero di uova che può produrre ad ogni deposizione. Un pesce femmina incrementa il proprio successo riproduttivo, la propria fitness, quando è grande. Il successo riproduttivo del maschio è limitato da due fattori: il numero delle uova prodotto dalla partner ed il numero considerevole di maschi rivali che non può controllare nelle riproduzioni in branco (per non parlare del ruolo della competizione spermatica in cui i maschi più grandi producono maggiori quantità di sperma). Conviene perciò essere prima di sesso maschile per poi diventare, una volta più grande, una femmina. Questo tipo di ermafroditismo, meno diffuso del precedente, si chiama proterandria.

Il caso più famoso è quello degli *Amphiprior*⁶ che vivono in simbiosi con gli anemoni nelle barriere coralline. L'unità riproduttiva è formata da una coppia con qualche esemplare più piccolo con cui condividere l'anemone. La coppia depone le uova in mezzo all'anemone dove sono curate dal maschio (nei pesci che praticano cure parentali questo compito è quasi sempre affidato al maschio).

Durante la cura delle uova il maschio si alimenta raramente; al contrario la femmina continua a nutrirsi del plancton che è trasportato vicino all'anemone per immagazzinare l'energia necessaria a produrre nuove uova. La femmina è ben più grande del maschio ed è dominante all'interno della coppia. Se la femmina viene allontanata, e se non ce ne sono altre, il maschio cambia rapidamente sesso, mentre l'esemplare immediatamente successivo nella gerarchia diventa un maschio attivo.

La ragione di questo tipo di proterandria è probabilmente legata a due fattori. Il primo è che la femmina, di taglia maggiore, può produrre più uova di quante ne potrebbe produrre se fosse l'elemento più piccolo della coppia e questo è di beneficio per entrambi i sessi. Il secondo è che se la femmina dovesse occuparsi delle cure parentali disporrebbe di minor tempo per alimentarsi e l'intervallo tra una deposizione e l'altra si allungherebbe inevitabilmente; ciò andrebbe a danno della fitness di entrambi i sessi.

IL MODELLO GRECO

La mitica progenie di Hermes ed Afrodite rappresenta il sommo esempio di ermafroditismo simultaneo. Alcune specie di pesci hanno raggiunto questo stato finale: un individuo possiede sia ovari che gonadi maschili funzionanti. Il caso estremo è *Rivulus marmoratus* della Florida che produce un solo uovo per volta e lo feconda.⁷ La sua è una riproduzione sessuale, ma la ricombinazione genetica è limitata al rimescolamento dei propri cromosomi.

Il sesso sembra porre un duplice costo per ogni individuo.⁸ Ogni volta che un uovo e lo sperma si uniscono il contributo genetico di ciascun genitore si dimezza. L'altro svantaggio riguarda la produzione di maschi. Metà della produzione riproduttiva di una femmina è costituita da esemplari maschili. Se questa concezione dei costi della riproduzione sia reale o sia il risultato di una logica errata rimane nel regno delle controversie evoluzionistiche. George Williams, comunque, sostiene che solo il primo sia un costo reale, la perdita di metà del patrimonio genetico di ciascun genitore.⁹

Un modo per evitare questa perdita consiste nel fecondare le proprie uova. Alcuni ermafroditi simultanei hanno sviluppato strategie tese a scambiare gameti con altri individui. Ciò suggerisce che il vantaggio dello scambio superi lo svantaggio della diluizione genetica. Prendiamo in considerazione i piccoli Serranidi dei Caraibi del genere *Hypoplectrus*, Eric Fischer ha scoperto che ogni individuo di questa specie ha sia ovari che testicoli, con i primi molto più grandi dei secondi che compongono circa il 10% del tessuto germinale. Questi pesci producono quasi la stessa quantità di uova che produrrebbe una femmina che si riproducesse asessualmente. Allo stesso tempo considerano vantaggiosa la ricombinazione sessuale perché ogni esemplare si accoppia con un altro.¹⁰

Questa strategia riproduttiva pare così fantastica che ci si chiede perché non sia stata adottata anche da altri animali. La risposta più probabile è che questo sistema si presta ad imbrogli. Un *Hypoplectrus* "furfante" potrebbe incrementare enormemente la propria fitness evolutiva giocando così: assumere il ruolo del maschio e convincere un altro individuo a riprodursi con lui nel ruolo della femmina. Dopo aver fecondato le sue uova, potrebbe andarsene immediatamente a cercare un altro individuo che si comportasse ancora da femmina.¹¹

Per prevenire inganni questi pesci hanno messo a punto una strategia riproduttiva che Fischer ha chiamato dello scambio di uova. In primo luogo, come ho già detto, questi Serranidi si riproducono appena prima del tramonto, lasciando poco tempo per trovare e persuadere un altro partner ad accoppiarsi. Inoltre la deposizione arriva dopo estenuanti e complicati corteggiamenti. Anche questo stratagemma non permette di trovare un altro compagno nella stessa sera. Secondo, in ogni deposizione sono prodotte solo poche uova.

Prima di deporre altre il pesce che in precedenza aveva il ruolo della femmina insiste perché il partner le fornisca, a sua volta, uova da fecondare. La lunghezza del corteggiamento sembra essere il modo in cui i partner scelgono quale ruolo giocare. Fischer ha verificato che, durante un accoppiamento, questi Serranidi si scambiano ripetutamente i ruoli di maschio e femmina, per evitare che un pesce fecondi tutte le uova dell'altro e poi vada a cercare un altro da ingannare.

Nei Gobidi del Giappone è stato osservato un altro tipo di ermafroditismo.¹² Non si tratta né di proterandria, né di protoginia, né di ermafroditismo simultaneo. Piuttosto questi pesci possono passare indifferentemente dallo stato di maschi attivi a quello di femmine per poi tornare indietro.¹³

Fino a poco tempo fa, erano molti tra noi a credere che, una volta avvenuto, il cambiamento di sesso fosse irreversibile; ora le nostre idee stanno cambiando. Spesso nei Gobidi sopra citati, probabilmente anche in altri pesci, le gonadi non sono completamente maschili o femminili. Mantengono sempre alcuni elementi di entrambi i sessi. Per un Gobide "la decisione" riguarda quanta parte di gonade assegnare alle funzioni di maschio o di femmina. Possono essere alternativamente l'uno o l'altra.

CICLIDI SESSUALMENTE PLASTICI

Per anni si è creduto che l'ermafroditismo riguardasse esclusivamente i pesci marini. Moltissimi tra loro, specialmente ai tropici, rilasciano milioni di uova o di larve nell'oceano, producendo quasi ogni giorno smisurate quantità di gameti. Il loro comportamento ripro-

duttivo mira al tentativo a far tornare la prole nell'area d'origine, ma la maggior parte di essa muore. Qualche sopravvissuto torna, o è trasportato lontano. Se solo due individui si incontrano, la possibilità di riprodursi è assicurata dalla loro capacità di modificare il proprio sesso, diventando uno un maschio e l'altro una femmina.¹⁴

Oggi, però, sappiamo che la plasticità sessuale è diffusa anche tra le specie d'acqua dolce, anche se limitatamente; questo ci suggerisce che la selezione per l'ermafroditismo è debole. Gli esempi includono il genere *Rivulus*, alcune trote, Ciprinidi, Labirintidi e Ciclidi. Come ha dimostrato Richard Francis nella sua revisione della letteratura (che riguarda la crescita) molti tra i pesci esaminati da vicino mostrano segni di plasticità sessuale.¹⁵ Il modello di base sembra essere la proteroginia: si nasce femmine ed in seguito si decide se rimanerle o diventare maschi. Evidentemente molti pesci prendono la decisione di diventare maschi molto presto e la loro proteroginia non si evidenzia. Ma che il cambiamento ci sia stato è testimoniato da tracce di tessuto ovarico non funzionante nelle gonadi maschili.

Sesso ed acidità? O alcalinità?

A volte l'ambiente fisico ha un ruolo nella precoce determinazione dei sessi. L'influenza della temperatura durante lo stadio embrionale è stata descritta recentemente riguardo ad alcuni Rettili, come tartarughe, alligatori e lucertole.¹⁶ La temperatura è determinante anche per alcuni pesci.¹⁷ Nella specie *Menidia menidia* che vive lungo la costa orientale del Nord America, basse temperature a latitudini maggiori favoriscono i maschi; temperature più alte a latitudini minori favoriscono la produzione di femmine.¹⁸ Sfortunatamente questo tipo di studi non ci svela in quale stadio dello sviluppo l'ambiente giochi un ruolo effettivo.

Il pH ha qualche effetto sulla sex ratio di alcuni pesci, tra cui anche qualche Ciclode. La scoperta è stata quasi casuale. Covate della specie africana *Pelvicachromis pulcher* furono allevate in acqua a pH differenti. Nell'acqua a pH più basso si svilupparono quasi solo maschi; quando il pH era neutro risultava una maggioranza di femmine.¹⁹ Di recente Uwe Römer e W. Beisenherz hanno approfondito la ricerca basandosi su trentatré specie di Ciclidi nani del Sud America,²⁰ ottenendo risultati simili. Generalmente, più alto è il pH, cioè più basica è l'acqua, più alta è la percentuale di femmine in una covata.

Maschi bollenti

Nelle specie del genere *Apistogramma* la temperatura gioca un ruolo chiaro ed importante. Più alta è la temperatura, maggiore la proporzione di maschi. Römer e Beisenherz hanno individuato perfettamente il momento in cui la temperatura produce i suoi effetti. Avviene a 30-40 giorni dopo la schiusa delle uova, durante un periodo molto delicato. I due studiosi hanno analizzato anche una specie africana, *Pseudocrenilabrus multicolor*, scoprendo che né la temperatura né il pH influenzano la sex ratio, per cui il fenomeno non è generalizzato.

La temperatura ha effetto anche negli incubatori orali africani *Oreochromis niloticus*²¹ ed *O. aureus*.²² Temperature progressivamente più alte comportano proporzioni maggiori di maschi. Gli esemplari giovanili sono sensibili agli effetti della temperatura in un periodo che dura circa tre settimane da quando escono dalla bocca della madre.

I Ciclidi nani possono trarre vantaggio dall'influenza ambientale sulla distribuzione dei sessi? Noi non lo sappiamo. La domanda immediata è: in natura, la temperatura varia abbastanza da rendere tutto ciò possibile? Römer ha visitato il Rio Negro in sud America misurando la temperatura in alcuni habitat di *Apistogramma*. Il risultato è stato che l'escursione termica era superiore a quella che lui ed il suo collega avevano sperimentato. Finora non si possiedono dati di *Apistogramma* in riproduzione a temperature differenti, né si hanno indicazioni su quale vantaggio esista nella variazione della sex ratio. L'affascinante questione rimane aperta.

Allo stesso modo gli avannotti di *Oreochromis niloticus* vengono rilasciati dalle madri in acque con temperature che avranno effetti sul loro divenire maschi. Ma la situazione è più intricata di come l'ho descritta prima. Alcune ricerche sono state in grado di dimostrare che gli individui di questa specie dimostrano un certo grado di determinazione sessuale di tipo genetico;²³ si comportano come se le femmine fossero XX ed i maschi XY, come nei Mammiferi. Esaminando al microscopio i cromosomi, però, non troviamo indicazioni di cromosomi sessuali, dimostrando l'effetto genetico chiamato manipolazione ormonale.

Non completamente plastico

Il sesso di un giovane *O. niloticus* può essere determinato attraverso l'alimentazione, somministrando cibo contenente ormoni sessuali durante lo stesso periodo in cui la temperatura potrebbe influire sul suo sesso. In questo modo, esemplari geneticamente femminili sono stati trasformati in maschi con organi riproduttivi funzionanti. La prova della determinazione genetica del sesso sta nel fatto che questi maschi erano geneticamente XX e che senza trattamento ormonale, sarebbero stati di sesso femmine. Accoppiando questi maschi con normali femmine XX, tutta la prole è di genere femminile, perché XX.²⁴

Altre prove dimostrano la determinazione genetica del sesso. Gli ibridi tra due specie di Ciclidi spesso sono totalmente, o quasi, di un sesso solo; meno imparentate sono le specie tra loro, più è vero.²⁵ Questo risultato è conosciuto da molti anni in acquacoltura e viene utilizzato per allevare solo maschi di Tilapia.²⁶ Se fossero, infatti, presenti entrambi i sessi, sorgerebbero problemi di sovrappopolazione ed i pesci crescerebbero in modo ridotto.

Ci si potrebbe chiedere se esiste qualche pesce "normale". In molte specie gli adulti sembrano essere gonocorici, cioè distintamente maschi o femmine, come nei Mammiferi e negli Uccelli. Il modello del vantaggio della taglia afferma che in tali specie i maschi e le femmine hanno all'incirca la stessa fitness darwiniana, senza riguardo per la taglia e per l'età. Nelle specie monogame, e molti Ciclidi lo sono, i due sessi condividono lo stesso successo riproduttivo.

Sconfiggere la sex ratio

Consideriamo il modello evolutivo della proteroginia; dovrebbe essere ritrovato tra i Ciclidi i cui maschi, di taglia grande, hanno vantaggi evidenti nell'accoppiamento: un solo, grande maschio, con tante femmine, più piccole. La proteroginia è stata osservata per la prima volta tra specie dell'Africa i cui maschi si accoppiavano con più femmine, ma la scelta delle specie era stata fortunata, perché la teoria non era ancora sviluppata. Si credeva di poter riscontrare la proteroginia in Ciclidi del lago Malawi i cui maschi avevano tracce di tessuto ovarico nelle loro gonadi, ma gli studiosi hanno smentito questa ipotesi.²⁷ Il primo caso

ben documentato tra i Ciclidi di proteroginia riguarda la specie nana del sud America *Crenicara punctulata*, in cui un solo maschio adulto si accoppia con più femmine.²⁸

Ho avuto in precedenza due esperienze con i Ciclidi che dimostrano che, almeno alcune specie, sono in grado di cambiare sesso. Nel primo caso stavo studiando *Sarotherodon melanotheron*, una specie poligama, originaria dell'Africa, nonostante il maschio e la femmina rimangono insieme per un lungo periodo di corteggiamento. Per migliorare le osservazioni sul comportamento tenevo separati i sessi. Invariabilmente, dopo qualche settimana di isolamento scoprivo tra le femmine uno o due maschi, riconoscibili da una macchia gialla sulle guance. All'inizio pensavo di aver commesso un errore al momento di separare i sessi, ma pian piano ho capito che erano i pesci ad aver cambiato sesso, diventando maschi. In quel tempo stavo studiando, per ragioni simili, anche *Etroplus maculatus*. Questo primitivo Ciclido dell'Asia è monogamo ed i sessi sono difficili da distinguere. Quando le femmine erano separate, si accoppiavano tra loro,²⁹ deponendo simultaneamente uova, che non venivano però fecondate. Poiché nel 1966 stavo per trasferirmi dall'Università dell'Illinois a Berkeley, mi rimaneva poco tempo per studi approfonditi. Tuttavia avevo notato due femmine di *Etroplus* che si accoppiavano tra loro. In precedenza le stesse femmine si erano accoppiate con dei maschi ed avevano allevato la prole: erano quindi fertili. Con mia grande sorpresa, due giorni dopo, cioè al momento della schiusa nelle riproduzioni normali, una piccola porzione delle uova deposte nell'accoppiamento tra le due femmine si schiuse. Una delle femmine doveva aver sviluppato tessuto testicolare sufficiente per produrre sperma. *Etroplus maculatus* può quindi essere un ermafrodita proterogino, anche se in rari casi. Credevo che ciò fosse dovuto al fatto che un Ciclido primitivo potesse aver mantenuto la plasticità sessuale dei suoi antenati, ma esperimenti successivi mi aprirono gli occhi.

A Berkeley mi dedicai allo studio di una specie progredita monogama, '*Cichlasoma citrinellum*' del Nicaragua, che non rientra nello schema della proteroginia. Di conseguenza, nonostante le mie esperienze precedenti con altri Ciclidi, non mi aspettavo che potesse avere una qualche forma di plasticità sessuale. Ma nel 1977 ricevetti una lettera di un acquariofilo tedesco, Michael Herzog che aveva saputo dei miei studi su questa specie. Egli ne allevava pochi esemplari che conosceva uno per uno. Mi mandò alcune fotografie di un esemplare che aveva deposto le uova e che successivamente aveva fecondato quelle di un'altra femmina. E' chiaro che anche questo Ciclido può cambiare sesso, da femminile a maschile, anche se accade raramente.

Sesso, dominanza e stress

Richard Francis ed io inciampammo sulle prove inconfutabili di una plasticità sessuale di natura diversa da quella conosciuta in precedenza. Si poteva ipotizzare che tutti i Ciclidi, in generale, potessero essere sessualmente plastici. Avevamo già notato che in una covata, gli avannotti più grandi normalmente diventavano maschi, quelli più piccoli femmine. Ci sembrava perciò ovvio asserire che nei maschi la crescita fosse più veloce che nelle femmine ed è stato questo che abbiamo dimostrato sperimentalmente.³⁰

Gli avannotti di moltissimi pesci quando allevati in cattività³¹ presentano una differenziazione nella crescita; non importa quanto bene li nutriate, se tenuti in gruppo, cresceranno

con varie taglie differenti. Ci avvantaggiammo di questa crescita scaglionata per il nostro esperimento e dividemmo i giovanili di *'C'. citrinellum* in due gruppi: i grandi ed i piccoli. Dopo alcuni mesi il gruppo dei piccoli aveva raggiunto quello dei grandi ed entrambi presentavano la stessa distribuzione di taglie. Pochi mesi dopo i pesci avrebbero dovuto raggiungere la maturità sessuale. Secondo la nostra ipotesi originale, la maggior parte del gruppo dei piccoli sarebbe dovuto essere di sesso femminile, moltissimi tra il gruppo dei grandi sarebbero diventati maschi. Proprio per nulla. I pesci piccoli di entrambi i gruppi erano quasi tutti femmine. Quelli grandi quasi tutti maschi.

L'ovvia conclusione è che i pesci non cominciano la loro vita da maschi o da femmine, come i gonocorici; diventano maschi o femmine a seconda della loro taglia relativa. Avevamo alcuni dubbi sulle conclusioni ottenute. I dati erano sicuri, ma l'esperimento era realistico? Per prima cosa dovevamo sincerarci se tutto ciò accadeva anche in natura. Con molti adulti che producono migliaia di figli, come fanno gli esemplari giovanili a separarsi gli uni dagli altri in un lago? Sono in grado di valutare il proprio stato correlandosi agli altri esemplari del gruppo? Come si produce la sex ratio 1:1 che riscontriamo in natura? Perché le prime coppie che si riproducono durante la stagione hanno più figli maschi e le ultime più femmine? Nessuno può dirlo. Questo modello può essere esteso a tutti i Ciclidi? Penso di no.

I risultati di laboratorio riguardanti *'C'. citrinellum* ci forniscono comunque dati importanti sulla determinazione del sesso nei pesci. Almeno una specie di Ciclidi ha la capacità di diventare, crescendo, femmina o maschio e la "decisione" è influenzata dalle relazioni sociali. Nella maggioranza dei pesci, la conseguenza più evidente della taglia è il dominio o la sudditanza in un gruppo. Di solito il pesce più grande domina quelli più piccoli. Presumiamo che sia questa la forza che guida la determinazione del sesso in *'C'. citrinellum*: se si è comandanti o soldati semplici è a causa degli ormoni. Questi risultati permettono un intrigante paragone con i Mammiferi.

Esperimenti sulla determinazione del sesso nei Mammiferi, come nei topi e nei porcellini della Guinea, hanno dimostrato che sono le gonadi ad avere il comando³². Poco prima o poco dopo la nascita, a seconda della specie, le gonadi rilasciano ormoni sessuali che arrivano al cervello "organizzando" il sistema nervoso per l'uno o per l'altro genere. Così un neonato femmina invia steroidi sessuali, come gli estrogeni, al cervello, che mobilitano il sistema nervoso in una struttura femminile. Lo stesso evento avviene nei maschi (anche se qui la questione è più critica poiché nei Mammiferi il sesso di base è quello femminile). Paragoniamo tutto ciò con i Ciclidi. Il predominio è raggiunto attraverso l'aggressività. Nella specie *Haplochromis burtoni*, il maschio che domina un territorio sviluppa nell'ipotalamo un gruppo di neuroni particolarmente allargato.³³ Nei maschi subordinati il gruppo di neuroni è ridotto, ma se uno di loro acquista il dominio su un territorio il gruppo di neuroni s'allarga. L'aumento probabilmente è associato con il rilascio di ormoni steroidei; la quantità di neuroni può quindi crescere e calare, adattandosi alla condizione del maschio. Questo pone il sistema nervoso centrale in una luce completamente differente rispetto all'idea tradizionale che abbiamo del cervello umano come morfologicamente invariabile dopo la prima infanzia.

La territorialità ha una sola funzione sia in *'C'. citrinellum* che nelle Tilapia: la riproduzione. Il cibo si può invece trovare in qualunque luogo. Quando i neuroni aumentano in

concomitanza con la territorialità riproduttiva, cominciano a produrre grandi quantità di un ormone, GnRH o ormone gonadotropine-stimolante, che porta il messaggio dall'ipotalamo alla ghiandola pituitaria. Come dice il nome stesso, il GnRH stimola la produzione di gonadotropine. Queste sono trasportate attraverso il sistema circolatorio fino alle gonadi, causando l'ingrossamento per la produzione dello sperma nel maschio. Un effetto collaterale dell'aumento di volume delle gonadi è il rilascio di ormoni androgeni nel sangue. L'alto livello di androgeni produce alcune modificazioni, come l'aumento di aggressività, del comportamento del maschio. Così quando un maschio acquisisce il predominio su un territorio aumentano i neuroni GnRH e di conseguenza si stimola lo sviluppo delle gonadi. Naturalmente anche altri meccanismi fisiologici si mettono in moto. Per esempio, nello spazio ristretto di un acquario, la dominanza di un esemplare sugli altri produce stress e può contribuire in modo critico alla crescita scaglionata che si manifesta tra i Ciclidi.³⁴ Lo stress è associato al rilascio dell'ormone cortisolo. Questo ormone influenza notevolmente la fisiologia riproduttiva di almeno un genere di Ciclidi.³⁵ In fase di sviluppo, sono gli ormoni prodotti dallo stress, piuttosto che quelli sessuali, a determinare il sesso di questi Ciclidi.

Nei pesci, dunque, il sesso è determinato nel cervello, che controlla quale tipo di gonade, maschile o femminile, sia da sviluppare (per chi volesse approfondire, Richard Francis ha ampliato questa tesi con dettagli affascinanti, incluso come si muovono nel cervello le cellule critiche³⁶). Il modello di Francis si accorda con le osservazioni sugli altri pesci capaci di cambiare sesso. Nei *Labroides* o negli *Amphiprion*, l'esemplare dominante reprime quello subordinato ed un meccanismo simile potrebbe entrare in gioco anche nei Ciclidi.

I CROMOSOMI SESSUALI

Torniamo ai cromosomi sessuali. Vi poteste chiedere com'è possibile la plasticità sessuale in presenza di cromosomi sessuali. I Pesci non sono eterogameticici? Beh, sì e no. Quando sono stati compiuti studi genetici sulla determinazione sessuale i risultati spesso parlavano di una determinazione di tipo cromosomico. Il problema è che spesso, ad un esame microscopico, non si possono vedere particolari cromosomi sessuali.

La proprietà di possedere cromosomi sessuali distinti è chiamata eteromorfismo. I cromosomi X ed Y, soprattutto quest'ultimo, sono facili da distinguere nei Mammiferi. Solo raramente accade nei Pesci e gli esempi sono diffusi in diverse categorie, come se si fossero evoluti indipendentemente l'un dall'altro e recentemente. I rappresentanti più conosciuti si ritrovano tra i Pecilidi: guppy, postaspada, molly e loro parenti.³⁷ Ma anche in questa famiglia, i cromosomi sessuali non sono sempre evidenti e popolazioni differenti della stessa specie si differenziano per i cromosomi sessuali o per la loro evidente mancanza.

Nello sviluppo dei cromosomi sessuali, gli Anfibi ed i Rettili si trovano ad un livello intermedio tra i Mammiferi ed i Pesci.³⁸ In una certa misura sono sessualmente instabili, anche se meno dei pesci e più dei Mammiferi. I Pesci rappresentano uno stadio primordiale nell'evoluzione della determinazione sessuale di tipo cromosomico.

I Ciclidi rientrano bene in questo schema, anche se bisogna tenere conto di possibili studi futuri, più approfonditi. Alcuni hanno la capacità di cambiare il loro sesso da femminile a

maschile. Ma le domande conseguenti rimangono ancora valide. I Ciclidi si avvantaggiano dell'ambiente fisico, specialmente per temperatura e pH, per regolare il sesso della loro prole? E nei casi in cui il sesso fosse così labile, i Pesci hanno un qualche grado di controllo genetico? Se così fosse, singole covate potrebbero avere a seconda delle condizioni sex ratio bilanciate.

Rimane ancora molto da scoprire sul controllo del sesso nei Ciclidi e sulle conseguenze nella modalità di ricerca del partner. Nonostante la loro flessibilità, i sistemi di formazione di una coppia non sono diversi da quelli degli animali a sessi stabiliti, come gli Uccelli ed i Mammiferi, come vedremo nel prossimo capitolo.

