

## Ermafroditismo ed intersessualità nei Teleostei

Di UMBERTO D'ANCONA<sup>1</sup>, Padova

In confronto ai Vertebrati superiori, i Teleostei presentano nei riguardi del differenziamento sessuale condizioni particolari, che fino ad un certo punto trovano riscontro soltanto nei Ciclostomi.

In essi manca infatti quel tipo di organizzazione della gonade, che è stato invece riscontrato comune

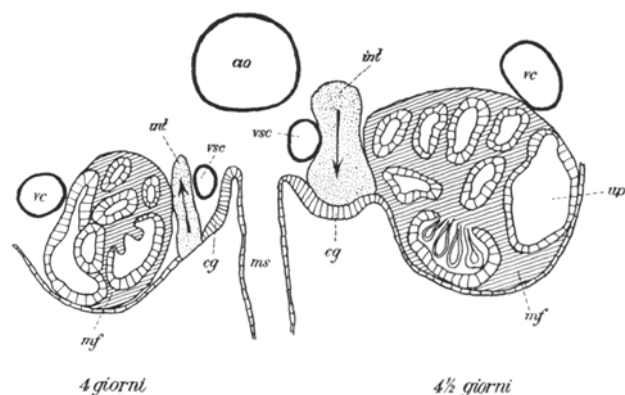


Fig. 1. - Sezione trasversale semischematiche illustranti in due tempi successivi (4 giorni a sinistra, 4½ a destra) lo sviluppo del blastema dell'interrenale e della cresta genitale nell'embrione di pollo. *ao* aorta, *vc* vene cardinali, *vsc* sottocardinali, *mf* mesonefro, *int* interrenale, *cg* cresta genitale, *ms* mesenterio, *up* uretere primario (secondo VANNINI).

agli Anfibî e agli Amnioti e che consiste, come è noto (WITSCHI, DANTSCHAKOFF), in un substrato somatico a duplice origine embriogenetica, formato cioè per la parte corticale da un tessuto ad azione femminizzante proveniente dalla parete peritoneale, per la parte midollare invece da un tessuto ad azione mascolinizzante proveniente da un altro territorio, pure inizialmente peritoneale, ma in seguito intimamente associato al blastema interrenale, da cui secondo i casi può apparire più o meno direttamente derivato (VANNINI<sup>2</sup>) (fig. 1).

Secondo la nota teoria di WITSCHI, l'influenza sessualizzante dei due territori della gonade sarebbe dovuta a due sostanze ormonosimili in essi prodotte, la *cortessina* ad azione femminizzante e la *medullarina* ad azione mascolinizzante.

Sostanzialmente diverso appare il processo di differenziamento sessuale nella gonade dei Teleostei; in nessun caso è stata finora riscontrata in essa una duplice origine, paragonabile a quanto abbiamo già detto essere oramai accertato per gli Anfibî e gli Amnioti. La presunta distinzione nella gonade dei Teleostei di una porzione midollare e di una corticale, ammessa da

DILDINE, DANTSCHAKOFF, LEPORI<sup>1</sup>, WOLFF<sup>2</sup>, non è basata su dati sicuri<sup>3</sup>.

In confronto alla suddetta duplice origine e all'organizzazione bisessuale della gonade dei Vertebrati superiori, che può portare a casi di ermafroditismo potenziale, come nei Bufonidi con l'organo di Bidder, nei Ciclostomi e nei Teleostei, malgrado l'origine unitaria della gonade, si arriva non solo all'ermafroditismo potenziale, ma anche a veri casi di ermafroditismo effettivo funzionale.

Fra i Teleostei in particolare tale condizione si verifica normalmente in alcune specie dei gruppi degli Sparidi e dei Serranidi.

Fra tutti i meglio studiati sono gli Sparidi, che dopo le precedenti indagini di SYRSKI, BROCK, MACLEOD, HOOK, VAN OORDT, WILLIAMSON, KINOSHITA, sono stati sottoposti a dettagliato esame da PASQUALI<sup>4</sup> e da

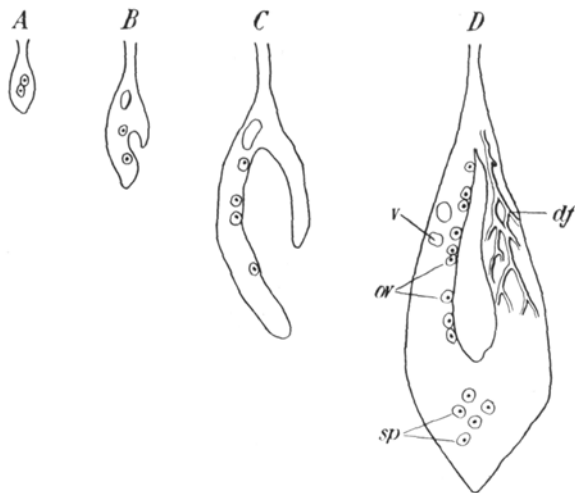


Fig. 2. - Sviluppo della gonade e differenziamento delle aree bisessuali negli Sparidi (sezione trasversale). *v* vasi, *df* deferente, *ov* ovogoni, *sp* spermatogoni.

me<sup>5</sup> per *Sparus auratus* e quindi da me<sup>6</sup> per le specie *Diplodus annularis*, *D. sargus*, *D. vulgaris*, *Charax puntazzo*, *Boops boops*, *B. salpa*, *Oblada melanura*, *Pagellus erythrinus*, *P. mormyrus*, *Cantharus cantharus*, *Dentex dentex*<sup>7</sup>.

<sup>1</sup> Questo autore negli ultimi tempi ha abbandonato tale idea. N. G. LEPORI, Boll. Pesca Piscicult. Idrobiol. 13 (1947).

<sup>2</sup> E. WOLFF, *Les changements de sexe* (Paris 1946).

<sup>3</sup> U. D'ANCONA, Arch. Ocean. Limnol. 3, 159 (1943).

<sup>4</sup> A. PASQUALI, Pubbl. Staz. Zool. Napoli 18, 282 (1941).

<sup>5</sup> U. D'ANCONA, Pubbl. Staz. Zool. Napoli 18, 313 (1941).

<sup>6</sup> U. D'ANCONA, Boll. Soc. It. Biol. Sperim. 20 (1945); 22 (1946).

<sup>7</sup> Le presenti ricerche sono state compiute con l'aiuto del cessato Commissariato Generale per la Pesca e del Consiglio Nazionale delle Ricerche. Il materiale è stato raccolto e preparato all'Istituto di Biologia Marina di Rovigno d'Istria.

<sup>1</sup> Istituto di Zoologia e Anatomia comparata dell'Università di Padova.

<sup>2</sup> E. VANNINI, Mem. Accad. Italia 13, 731 (1942).

In tutte queste specie la gonade si organizza in modo simile su tipo bisessuale. La cresta genitale ad un certo momento del suo sviluppo presenta sulla faccia laterale un solco, che si approfonda dando origine alla cavità centrale della gonade (fig. 2). I margini del solco stesso si vanno in seguito saldando in direzione cranio-caudale, in modo che la cavità inizialmente comunicante con la cavità peritoneale si separa da questa.

Già prima che la gonade si sia completamente organizzata e che la cavità si sia chiusa, gli elementi germinali, inizialmente compresi nella cresta genitale, appaiono localizzati in due aree distinte, l'una situata lungo la parete mediale e la parte dorsale della parete laterale della cavità, l'altra in mezzo al tessuto stromatico nella porzione più ventrale marginale della gonade.

Nella prima di queste aree, che si evolverà in seguito in senso femminile, le cellule germinali sono disposte immediatamente sotto le cellule appiattite che formano il rivestimento della cavità della gonade e

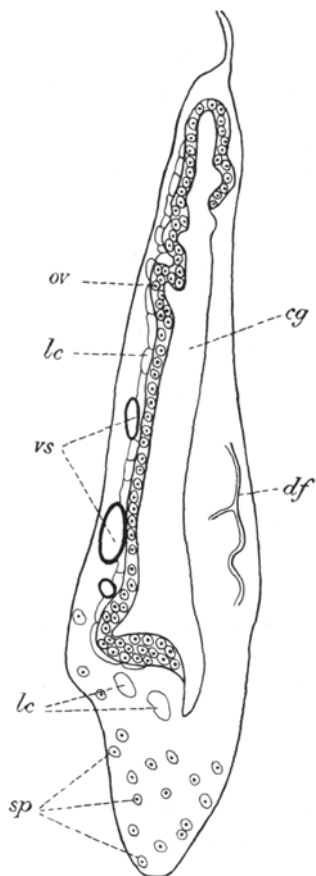


Fig. 3. - Aspetto della gonade bisessuale giovanile negli Sparidi (sezione trasversale);  
ov ovogoni, lc lacune, vs vasi, sp spermatogoni, cg cavità della gonade, df deferente.

che per origine sono equivalenti agli elementi del celotele (fig. 3). Le cellule germinali di questa area, che per il loro destino possono fin da ora venir considerate ovogoni, appaiono circondate da un tessuto spugnoso lacunare che separa lo strato germinale dallo stroma

retrostante. In tempi successivi questi elementi ovogoniali si moltiplicano e costituiscono dei gruppi che sporgendo verso la cavità danno inizio alla formazione delle lamelle ovariche. Già in tempi precoci dello sviluppo, dagli ovogoni, con l'inizio dell'auxocitosi, della profase meiotica e della vitellogenesi, prendono origine gli ovociti.

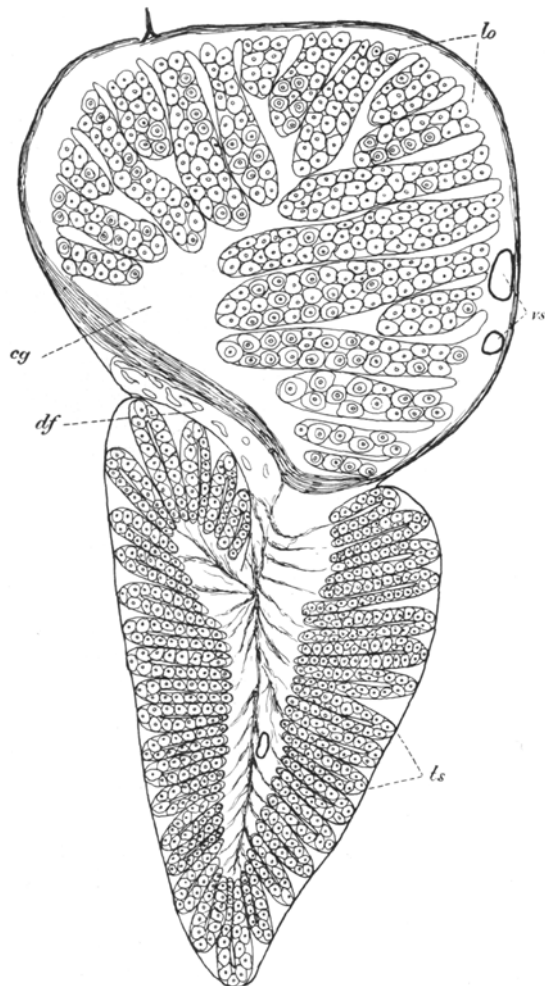


Fig. 4. - Sezione semischematicca della gonade bisessuale degli Sparidi con sviluppo circa uguale di ambedue le fasi sessuali;  
lo lamelle ovariche, vs vasi, cg cavità della gonade, df deferente, ts tubuli seminali.

Nell'altra area della gonade, che si evolverà in senso maschile, gli elementi germinali, che devono essere quindi considerati spermatogoni, si moltiplicano e danno origine a nidi di spermatogoni secondari, i quali assumono presto un ordinamento cordonale e quindi tubulare.

Si costituisce così una gonade bisessuale (fig. 4), nella quale la parte più dorsale che circonda la cavità forma la porzione ovarica ordinata in lamelle sporgenti verso il lume; la parte più ventrale forma invece la porzione testicolare che in sezione trasversale appare di forma triangolare con i tubuli spermatogoniali orientati in senso normale alle pareti laterali confluenti verso il centro della gonade. È qui che si forma

nello stroma una rete di canali, dalla quale prende origine il deferente.

Ne consegue quindi che nel gruppo degli Sparidi le due aree sessuali della gonade si organizzano nello stesso substrato somatico, con la differenza che quella femminile si forma a contatto con il rivestimento super-

nel fatto che il loro sviluppo si svolge con decorso diverso. Nei secondi, mentre il territorio somatico femminizzante si evolve direttamente nella *cortex* della gonade, quello mascolinizzante si evolve nella *medulla* indirettamente associato al blastema dell'interrenale, da cui a un certo stadio appare derivare. Una simile associazione di parte dell'abbozzo della gonade con il blastema dell'interrenale non si verifica invece nei Teleostei, probabilmente in rapporto al fatto che il blastema dell'interrenale si allontana dalla cresta genitale in un momento in cui questa è ancora completamente indifferenziata, mentre quando in essa subentrano i processi differenziali se ne trova a notevole distanza, separato tra altro dalla vescica natatoria.

Per quanto riguarda il determinismo sessuale delle cellule germinali, come per gli Anfibi (WITSCHI), così anche per gli Sparidi dobbiamo ammettere uno stato indifferenziato bisessuale delle cellule germinali pri-

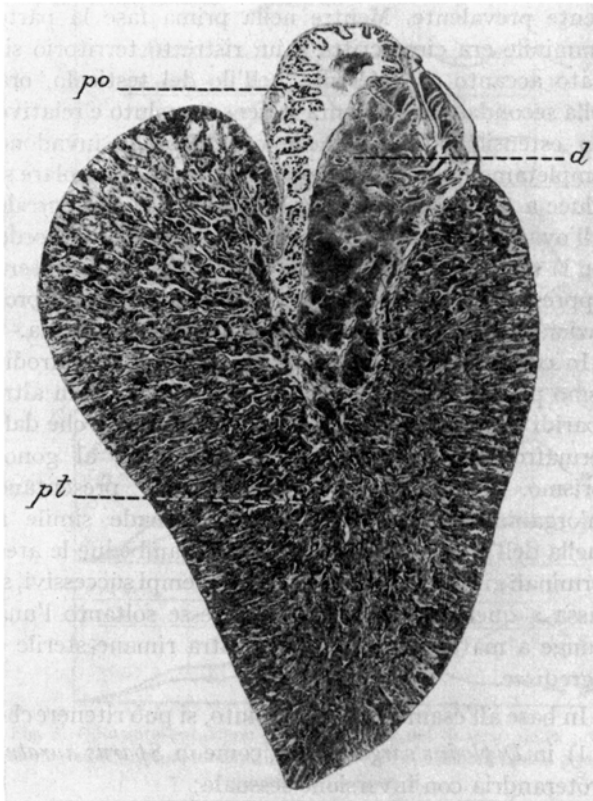


Fig. 5. - Sezione trasversale della gonade dell'orata in fase maschile; *d* deferente, *pt* parte testicolare, *po* parte ovarica.

ficiale corrispondente a un dato tratto della parete celomatica, quella maschile appare invece approfondata nello stroma compatto.

Questa gonade bisessuale degli Sparidi appare dunque diversamente organizzata da quella degli Anfibi, ma sopra tutto diverse ne appaiono in base a quanto è stato detto le condizioni dello sviluppo, a origine unitaria nell'un caso, duplice nell'altro. Tale diversità è però forse più apparente che sostanziale se si considera che il blastema dell'interrenale, in cui VANNINI ha identificato il centro di origine della parte midollare della gonade degli Anfibi, deriva a sua volta da un'area della parete celomatica contermina a quella che dà il primo inizio alla formazione della cresta genitale, cioè della porzione corticale della gonade. Ambedue le porzioni di quest'ultima prendono dunque origine da aree distinte, ma contermini, della parete della cavità celomatica. La differenza tra la gonade degli Sparidi e quella degli Anfibi e degli Amnioti non consiste quindi tanto nella diversa origine embriogenetica dei substrati somatici ad induzione maschile o femminile, quanto

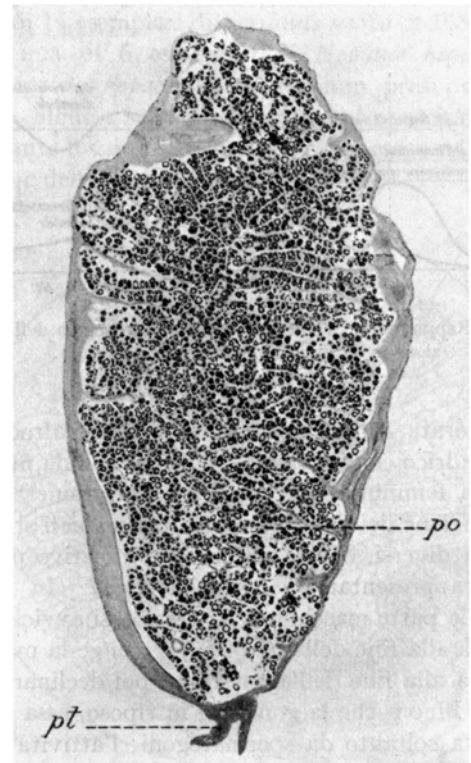


Fig. 6. - Sezione trasversale della gonade dell'orata in fase femminile. Indicazioni come fig. 5.

mordiali<sup>1</sup>. Nel caso particolare dell'orata il modo in cui avviene lo sviluppo delle due aree della gonade ci dimostra che le cellule germinali si differenziano in senso maschile o femminile sotto l'influenza dell'ambiente stromatico in cui sono comprese. Il diverso aspetto dello stroma che circonda i protogoni ovògeni o spermatògeni,

<sup>1</sup> U. D'ANCONA, Atti Ist. Veneto Sci. Lett. Arti, 103, parte 2, 457 (1944); Nature 156, 603 (1945).

spugnoso nell'un caso, compatto nell'altro, conferma l'idea di un diverso ambiente umorale nelle due aree sessuali.

A somiglianza di quanto ammette WITSCHI nella sua già citata teoria delle sostanze ormonosimili ad azione femminizzante e mascolinizzante, anche nel caso nostro possiamo ammettere che nelle due aree della gonade vengono prodotte sostanze agenti quali differenziatori delle cellule germinali ancora indifferenziate. In rapporto alla loro azione potremo chiamarle rispettivamente *ginogenina* e *androgenina* e potremo supporle identiche alla cortessina e alla medullarina. Dobbiamo indicarle con denominazioni diverse soltanto per la necessità di designarle in base alla loro attività funzionale piuttosto che con riferimenti topografici. Potremo però ritenere che la cortessina e la medullarina degli Anfibi e degli Amnioti non siano altro che una ginogenina e un'androgenina prodotte in territori della gonade embriogeneticamente più differenziati.

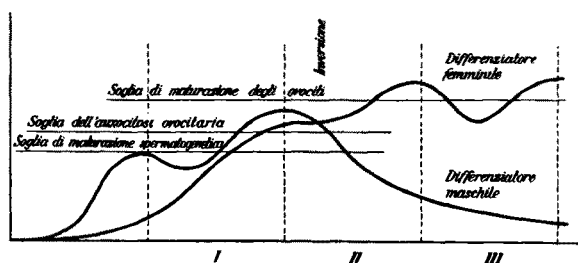


Fig. 7. — Rappresentazione diagrammatica del decorso della produzione dei differenziatori sessuali nell'orata.

Per l'orata, in cui assistiamo ad un ermafroditismo proterandrico con inversione della gonade da maschile (fig. 5) a femminile (fig. 6), dobbiamo ammettere che la produzione dei due differenziatori sessuali si svolga con cicli diversi, che a titolo esemplificativo possono essere rappresentati come nella fig. 7. In questo sparide la parte maschile della gonade si avvicina alla maturità alla fine dell'anno 0 e raggiunge la maturità completa alla fine dell'anno I, per poi declinare e regredire. Fino a che la gonade è in riposo, essa appare costituita soltanto da spermatogoni; l'attività maturativa è indicata dalla comparsa degli spermatociti in meiosi. Possiamo in conseguenza pensare che quest'ultima si inizi quando la produzione dell'attivatore maschile, dell'androgenina, supera una data soglia.

Analogamente possiamo ammettere che anche la produzione del differenziatore femminile, della ginogenina, aumenti fino a superare una soglia maturativa. Conviene però distinguere una prima soglia dell'auxocitosi ovocitaria che corrisponde alla prima fase di accrescimento degli ovociti e della vitellogenesi e che viene superata già nel primo anno di età, e una seconda soglia della maturazione degli ovociti e del completamente della vitellogenesi, che viene superata a partire dal

secondo anno di età e che corrisponde alle varie ondate maturative annuali<sup>1</sup>.

In occasione dell'inversione sessuale, che si verifica tra il primo e il secondo anno di età, la parte maschile della gonade, che prima era prevalente, inizia il suo declino e va progressivamente riducendosi, la parte femminile aumenta di grandezza e diventa gradualmente prevalente. Mentre nella prima fase la parte femminile era circoscritta a un ristretto territorio situato accanto al deferente nell'ilo del testicolo, ora nella seconda essa aumenta in senso assoluto e relativo con estensione delle lamelle ovariche che invadono completamente la cavità, mentre la parte testicolare si riduce a formare una cresta lungo il margine ventrale dell'ovario (figg. 5, 6). L'inversione stessa, in accordo con la teoria di GOLDSCHMIDT e di WITSCHI, può essere rappresentata con il viraggio dalla prevalenza di produzione dell'androgenina e quella della ginogenina.

In confronto a questo caso di completo ermafroditismo proterandrico, che si verifica nell'orata, in altri Sparidi troviamo tutta una serie di condizioni che dall'ermafroditismo conducono gradualmente al gonocorismo. Tutti gli Sparidi esaminati presentano un'organizzazione bisessuale della gonade simile a quella dell'orata; dal caso però in cui ambedue le aree germinali giungono a maturazione in tempi successivi, si passa a quello in cui delle aree stesse soltanto l'una giunge a maturazione, mentre l'altra rimane sterile e regredisce.

In base all'esame da me compiuto, si può ritenere che

- 1) in *Diplodus sargus* vi sia, come in *Sparus auratus* proterandria con inversione sessuale;
- 2) in *Pagellus mormyrus* questa condizione si verifichi almeno in alcuni individui;
- 3) in *Diplodus annularis* giunga normalmente a maturazione un solo territorio sessuale e, se vi sono casi di ermafroditismo con inversione, questi siano eccezionali;
- 4) in *Diplodus vulgaris*, *Charax puntazzo*, *Boops boops*, *Oblada melanura* e forse pure in *Boops salpa* maturi soltanto l'uno o l'altro territorio embrionale;
- 5) in *Pagellus erythrinus* e *Cantharus cantharus* vi sia forse proteroginia con inversione dalla fase femminile a quella maschile;
- 6) in *Dentex dentex* vi sia pure una bisessualità iniziale della gonade, ma con separazione territoriale meno netta delle aree maschili e femminili, che maturano soltanto l'una o l'altra; negli individui femminili, accanto al territorio ovarico, si osservano quali rappresentanti del territorio testicolare alcune piccole isole di protogoni, che non si evolvono ulteriormente; in quelli maschili nel tessuto testicolare compaiono singoli

<sup>1</sup> Secondo VIVIEN nei Teleostei l'accrescimento degli ovociti oltre un determinato diametro è controllato dall'ipofisi. Si può quindi pensare che il superamento di questa seconda soglia dell'auxocitosi ovocitaria sia appunto determinato dall'attività dell'ipofisi.

ovociti isolati, senza una precisa e distinta localizzazione.

Se vogliamo rappresentare graficamente, in modo analogo a quello usato per l'orata, l'attività dei differenziatori sessuali per le specie nelle quali matura soltanto uno dei territori sessuali, possiamo, tracciare le

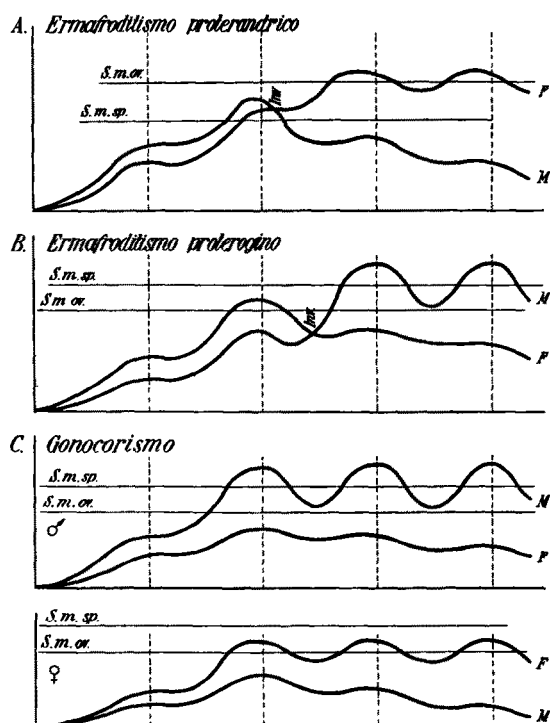


Fig. 8. - Rappresentazione diagrammatica del decorso della produzione dei differenziatori sessuali nelle varie condizioni che si possono realizzare negli Sparidi.

curve C della fig. 8, corrispondenti agli individui di sesso maschile e femminile. Anche in queste specie funzionalmente a sessi separati, vengono prodotti ambedue i differenziatori sessuali, ma di essi uno solo raggiunge la soglia maturativa, per cui i singoli individui diventano maschili o femminili e tali rimangono per tutta la vita.

Dalla condizione ermafrodita a quella unisessuale si passa per una serie di graduazioni intermedie, che possono essere attribuite alla intensità di produzione dei differenziatori sessuali. Variazioni di tale graduazione possono verificarsi anche in singoli individui della stessa specie, per cui talvolta accanto a individui a sessi separati compaiono anche alcuni ermafroditi con inversione sessuale.

Anche se non sicuramente accertato, possiamo ammettere che, accanto a un ermafroditismo proterandrico, si possa verificare pure un ermafroditismo proterogino; basta ammettere che il differenziatore sessuale femminile sia prevalente in un primo tempo, quello maschile in un tempo successivo, come è rappresentato nella curva B della fig. 8. Che fra i Teleostei si possa verificare una fase femminile prima di quella maschile ce lo dimostrano d'altronde anche le note in-

versioni sessuali dello *Xiphophorus* e quelle del *Phoxinus laevis* (BULLOUGH<sup>1</sup>) e del *Monopterus javanensis* (LIU).

Diversamente, da quanto si è visto negli Sparidi, stanno le cose nei Serranidi. Per questi, dopo i più antichi lavori di CAVOLINI, CUVIER e VALENCIENNES, DUFOSSE, SYRSKI, BROCK riscontrarono costante ermafroditismo, probabilmente autogamo, in *Serranus cabrilla*, *S. scriba*, *Hepatus hepatus*. Tale reperto è stato confermato in seguito sulle stesse tre specie da VAN OORDT (1929), mentre questo medesimo autore trova che l'ermafroditismo non è invece costante in 3 Serranidi di Giava (*Epinephelus*, *Plectropoma* e *Anypopodon*). Sullo stesso argomento vi è ancora un breve accenno di DANTSCHAKOFF (1936).

Per nessuna specie di Serranidi è stato però seguito il decorso dello sviluppo della gonade e il suo ciclo maturativo, come è stato fatto da noi per gli Sparidi.

Neppure a me è stato dato il modo di colmare questa lacuna delle nostre conoscenze, ma con l'esame di una serie di 14 esemplari di *Serranus scriba* di 108-238 mm e di una di 6 esemplari di *Hepatus hepatus* (sin. *Centropristes hepatus*) di 54-107 mm, presi nei mesi di aprile, luglio e settembre, ho potuto precisare meglio di quanto fossero note finora le conoscenze sull'organizzazione della gonade adulta.

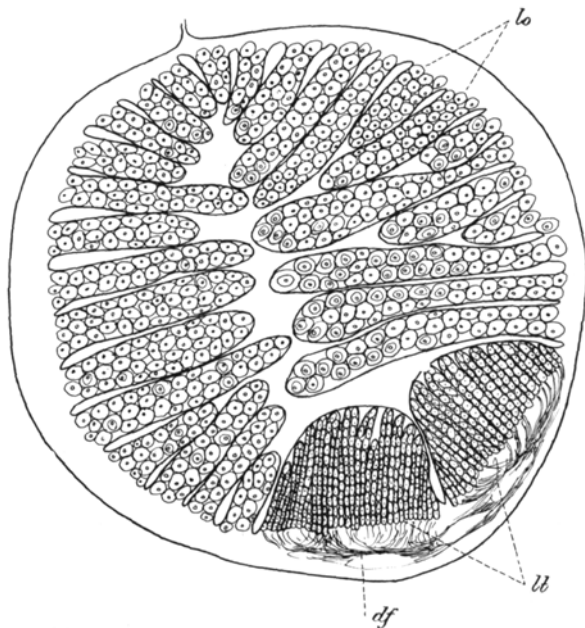


Fig. 9. - Sezione semischematicca della gonade bisessuale nei Serranidi;  
lo lamelle ovariche, lf lobi testicolari, df deferente.

Allo stato adulto le gonadi ermafrodite di queste due specie presentano una organizzazione prevalentemente femminile con lamelle ovariche sporgenti dalle pareti verso la cavità interna. In confronto a questa parte femminile, la porzione maschile della gonade è rap-

<sup>1</sup> W. S. BULLOUGH, Nature 160, 9 (1947).

presentata da alcuni lobi, per lo più due, sporgenti nel tratto più caudale dalla parete ventro-laterale verso la cavità della gonade. La disposizione di questi lobi li fa ritenere omologhi alle lamelle ovariche, con le quali si continuano direttamente. I lobi stessi sono costituiti da tubuli spermatogoniali, che alla periferia confluiscono nel deferente che decorre nella parete della gonade (fig. 9). La maturazione testicolare si svolge con cicli annuali, che culminano nei mesi primaverili-estivi (per *Serranus scriba* ho trovato testicoli maturi in luglio, per *Hepatus hepatus* in settembre). Anche negli esemplari a testicoli completamente maturi si notano soltanto pochi ovociti a completo accrescimento, per cui non appare del tutto sicura la possibilità di una autofecondazione, ammessa dagli autori precedenti.

Da quanto si è detto, appare dunque che le gonadi degli Sparidi e dei Serranidi presentano quale carattere comune una separazione territoriale delle porzioni germinali maschili e femminili. La loro distribuzione non è però equivalente; mentre negli Sparidi il territorio germinale femminile è situato su parte della superficie interna della cavità della gonade e quello maschile è invece immerso nello stroma compatto della stessa, nei Serranidi ambedue i territori appaiono distribuiti lungo la superficie della cavità della gonade. Per conseguenza si deve ammettere che i tessuti germinali maschile e femminile si originino ambedue a contatto della parete celomatica, sebbene in corrispondenza a tratti distinti ed adiacenti.

Le gonadi ermafrodite degli Sparidi e dei Serranidi si formano dunque con modalità alquanto diverse, ma in modo simile. con una caratteristica separazione territoriale delle aree eterosessuali, originate al livello della parete dorsale della cavità celomatica. La localizzazione e la derivazione embriogenetica di queste aree germinali non differiscono sostanzialmente da quelle degli Anfibi e degli Amnioti; la sola differenza meritevole di rilievo consiste nel fatto che nei suddetti gruppi di Teleostei ermafroditi non vi è alcun evidente rapporto delle aree germinali della gonade con il differenziamento dell'organo interrenale.

L'organizzazione di questa gonade ermafrodita, simile a quella dell'ovario di altri Teleostei Acanthopterygii a sessi separati<sup>1</sup>, e la successione di condizioni che vanno dall'ermafroditismo al gonocorismo, pone in discussione il problema del rapporto filogenetico tra queste due forme di sessualità. Per gli Sparidi i fatti osservati dimostrano nel modo più convincente che il gonocorismo è derivato dall'ermafroditismo per un passaggio dalla condizione in cui ambedue i differen-

ziatori sessuali raggiungono in tempi successivi la soglia della maturità e quella in cui invece uno solo dei differenzianti porta a maturità il corrispondente territorio germinale. Le osservazioni di VAN OORDT su diversi generi di Serranidi avvalorano la supposizione che anche nei Serranidi si verifichi una analoga serie di passaggi.

Resta però da vedere se in genere per i Teleostei il gonocorismo può essere considerato derivato dallo stato ermafrodita. È molto verosimile che sia così, ma certamente non si può generalizzare con tutta sicurezza una tale conclusione. Non si può infatti escludere che in confronto all'ermafroditismo primario vi sia in singoli casi anche un ermafroditismo secondario.

Accanto all'ermafroditismo più o meno normale degli Sparidi e dei Serranidi, non sono poi infrequenti fra i Teleostei i casi di ermafroditismo accidentale, di cui sono stati segnalati esempi per numerosi ordini e famiglie.

Sono stati osservati esemplari con gonadi maschili e femminili coesistenti o con territori eterosessuali nella stessa gonade in numerosi casi fra i Percidi, i Salmonidi, i Clupeidi, i Ciprinidi, i Gadidi, i Mugilidi, gli Scomberoidi, ecc. Fra i reperti più recenti ricorderò quelli di CHEVEY (1922) e TURNER (1927) per *Perca*, di DE BEER (1924) per la trota, di GLUBER (1930) per l'aringa, di VAN OORDT (1933) per *Gadus merlangus*, di EGGERT (1933) per *Periophthalmus vulgaris*, di MANN (1935) per *Carassius*, di MONTEROSSO (1935) per il tonno, di HOFMEISTER (1939) per *Osmerus eperlanus*, *Acerina cernua* e altre specie, di BULLOUGH (1940) per *Phoxinus laevis*, di JAMES (1946) per *Huro salmoides* e altri.

Accanto ai casi nei quali è stata osservata una separazione di territori testicolari ed ovarici, che può essere ritenuta simile a quella riscontrata nei Serranidi e negli Sparidi, vanno poi ricordati i casi altrettanto numerosi, nei quali sono stati invece notati ovociti sparsi tra i tubuli seminiferi del tessuto testicolare; così per citare qualche esempio da SYRSKI in *Smaris alcedo*, *Ophidium barbatum*, *Centrolophus pompilius*, da ROMIEU in *Orthogoriscus mola*, ecc.

Anche questi esempi di ermafroditismo accidentale parlano in favore di uno stato di approssimativo equilibrio dei differenzianti sessuali. Nello stesso senso parlano pure i casi di inversione sessuale, noti particolarmente dai Ciprinodonti (*Xiphophorus*, *Mollienisia*, *Heterandria*, *Lebistes*, *Platyopocilus*, *Glaridichthys*) e da alcuni rappresentanti di altri gruppi (*Macropodus*, *Monopterus*, ecc.). In queste specie non è stata rilevata la coesistenza di territori eterosessuali, ma a differenza degli Sparidi l'inversione sessuale vi ha luogo nella stessa area germinale. Mentre in alcuni gruppi di Teleostei la produzione dei differenzianti sessuali ormonosimili appare territorialmente localizzata, in altri gruppi una simile separazione sembra dunque mancare. Va però rilevato che anche nel primo caso si può osservare una influenza dei differenzianti stessi

<sup>1</sup> La cavità ovarica, tanto se originata secondo il tipo *entovarico*, corrispondente a quello qui visto per la gonade ermafrodita degli Sparidi, che secondo il tipo detto *paraovarico* (FELIX), deriva sempre dalla segregazione di una parte della cavità celomatica. Soltanto nei Murenoidi e nei Salmonidi manca una cavità ovarica e le lamelle sporgono direttamente verso la cavità celomatica.



sulle aree contermini. Così tanto negli Sparidi che nei Serranidi da me esaminati si nota frequentemente un frammischiamento nelle zone di confine di elementi germinali di sesso diverso. In vari esemplari di *Diplodus annularis*, *Diplodus sargus*, *Charax puntazzo* si osservano infatti nella cresta testicolare degli ovociti, particolarmente frequenti nella parte più basale della stessa, in prossimità dell'area ovarica. Analogamente in *Serranus scriba* i lobi testicolari non sono sempre nettamente separati dalle lamelle ovariche, ma specialmente nelle parti marginali di essi si osservano in mezzo ai tubuli degli ovociti.

Si deve quindi ammettere che anche in questi casi i differenziatori sessuali prodotti in territori determinati della gonade abbiano una certa diffusibilità e siano quindi capaci di esercitare la loro influenza sulle aree vicine, interferendo talvolta sui territori sessuali eterologhi. Comunque in questi casi si osserva sempre una più o meno netta localizzazione territoriale delle influenze sessualizzanti.

Una simile localizzazione manca invece completamente nell'anguilla (dati di GRASSI, D'ANCONA, RODOLICO, VAN OORDT e BRETSCHNEIDER) e nei Salmonidi (dati di MRSIC) e a quanto pare anche in altri gruppi di Teleostei inferiori, quali i Simbranchidi (LIU), i Ciprinidi (BARIGOZZI), i Ciprinodonti (ESSENBERG, LEPORI, ecc.) e probabilmente in altri ancora.

In questi gruppi di Teleostei la gonade passa sempre attraverso a una fase di intersessualità<sup>1</sup> transitoria, con coesistenza senza ordine topografico di elementi femminili e maschili frammischiati.

Tale condizione è stata interpretata in genere (GRASSI, MRSIC, DILDINE, BREIDER, KOSSWIG, SCHWIER, LEPORI, BULLOUGH, ecc.) quale una fase transitoria di sessualità femminile, attraverso cui, a somiglianza di quanto succede negli Anfibi, passerebbero tutti gli individui, tanto quelli destinati a diventare femminili, quanto quelli che poi diventano maschili. Se l'idea di una fase transitoria femminile trova giustificazione negli Anfibi e negli Amnioti, nei quali la localizzazione di tutti gli elementi germinali nella *cortex* e i caratteri di ovociti da essi assunti dimostrano una effettiva fase di femminilità con successiva inversione in senso maschile, una simile interpretazione non appare obiettivamente sostenibile nel caso dell'anguilla e, per quanto è lecito generalizzare, neppure nei Salmonidi, nei Ciprinodonti e negli altri gruppi citati. Negli stadi giovanili di questi osserviamo dapprima soltanto elementi indifferenziati di tipo proto-

goniale e deutogoniale<sup>1</sup>, fra i quali una percentuale più o meno elevata inizia in tempi diversi l'auxocitosi. Poiché il destino individuale dei singoli elementi proto- e deutogoniali non può essere definito prima dell'inizio dell'auxocitosi e della meiosi, noi non possiamo distinguere gli spermatogoni dagli ovogoni. Perciò gli elementi ancora indifferenziati che coesistono con gli ovociti nella gonade giovanile possono essere potenzialmente sia di sesso maschile che femminile. Va ancora tenuto presente che gli elementi maschili si rendono riconoscibili in genere più tardivamente che quelli femminili; mentre questi già precocemente interrompono la loro attività moltiplicativa e iniziano l'auxocitosi e la vitellogenesi, i primi continuano a moltiplicarsi per un numero maggiore di generazioni cellulari e durante questo tempo continuano ad essere indifferenziati, assumendo caratteristiche nettamente maschili soltanto quando rimanendo riuniti in nidi iniziano la profase meiotica.

Nei Murenoidi e nei Salmonidi, data l'assenza di una cavità ovarica, non vi sono d'altronde neppure caratteri somatici sui quali basare la distinzione sessuale delle gonadi.

Vediamo dunque che non siamo in grado, né di distinguere gli ovogoni dagli spermatogoni, né di riconoscere inizialmente il destino complessivo della gonade; quando ci troviamo di fronte alla coesistenza di ovociti con elementi di tipo proto- e deutogoniale è quindi arbitrario considerare la gonade in fase femminile transitoria; è più esatto definirla indifferenziata intersessuale. In questi gruppi di Teleostei la gonade passa cioè per un primo periodo di intersessualità, in cui le proporzioni degli elementi eterosessuali possono variare con una frequenza statistica che va dalla prevalenza di un sesso a quella dell'altro.

In questa fase iniziale di intersessualità anche i caratteri organizzativi della gonade possono apparire indifferenziati. Così nell'anguilla le caratteristiche morfologiche del testicolo non possono sempre essere riconosciute nell'aspetto del cosiddetto organo di Syrski. Anche la comparsa del deferente può accompagnarsi talvolta alla presenza di abbondanti ovociti in gonadi, che poi si differenziano in senso femminile.

Durante lo sviluppo successivo, a seconda della prevalenza degli elementi germinali maschili o femminili, si definisce man mano la sessualità della gonade; gli elementi prevalenti progrediscono nel loro sviluppo, quelli minoritari regrediscono.

Riferendoci alla concezione precedentemente enunziata della produzione di due differenziatori sessuali, androgenina e ginogenina, possiamo ammettere che nel caso dell'anguilla e dei Teleostei di tipo affine, essi siano inizialmente presenti in quantità equivalenti e ne

<sup>1</sup> La differenza tra intersessualità ed ermafroditismo va impostata, a mio modo di vedere, non tanto sulla successione nel tempo anziché nello spazio delle due opposte sessualità, secondo la definizione di GOLDSCHMIDT, quanto piuttosto sul fatto che nella prima le due opposte sessualità sono incompatibili e interferiscono l'una sull'altra, nel secondo invece non si ostacolano reciprocamente per cui possono coesistere. Vedi: U. D'ANCONA, *Ermafroditismo e intersessualità*, Medicina e Biologia 3, 77 (1943).

<sup>1</sup> Seguendo BECCARI e GALGANO indico come *protogoni* le cellule germinali indifferenziate che non hanno ancora iniziato il periodo moltiplicativo, come *deutogoni* le cellule pure indifferenziate che derivano dalle successive divisioni di questi.

derivi quindi la fase di intersessualità. Parallelamente al progredire dello sviluppo e del differenziamento della gonade, uno dei due differenzianti acquista gradualmente prevalenza e si ha quindi la definizione del sesso.

In confronto a questa condizione, che, in considerazione della posizione sistematica dei Murenoidi e dei Salmonidi e dell'assomiglianza con quanto è noto per i Ciclostomi, deve essere considerata fra i Teleostei primitiva, quella già vista per gli Sparidi differisce essenzialmente per la localizzazione territoriale delle aree, nelle quali i differenzianti vengono prodotti. Nella prima si possono verificare fenomeni di intersessualità, nella seconda di ermafroditismo.

Sia dall'una che dall'altra di queste condizioni è possibile che si giunga al gonocorismo attraverso a una accentuazione di un fattore sessuale sull'altro.

Per cui, volendo fare una classificazione delle diverse condizioni di differenziamento sessuale riscontrate nei Teleostei, si potrebbero distinguere i seguenti casi:

A. Intersessualità iniziale e successivo gonocorismo con produzione di ambedue i differenzianti sessuali senza localizzazione territoriale; la separazione dei sessi viene realizzata con la prevalenza di una sessualità e la regressione dell'altra. Es.: Murenoidi, Salmonidi, Ciprinidi, Ciprinodonti. Tale prevalenza può variare nel tempo ed aversi anche l'inversione sessuale: *Xiphophorus*, *Lebistes* e altri Ciprinodonti (ESSENBERG, HARMS, SCHMIDT, KOSSWIG, FRIESS, DILDINE, BERKOWITZ, ecc.), *Macropodus* (SCHMIDT), *Periophthalmus* (EGGERT), *Phoxinus* (BULLOUGH), *Monopterus* (LIU).

B. Ermafroditismo con separazione territoriale di due aree eterosessuali produttrici di differenzianti sessuali, destinate a funzionare contemporaneamente o in tempi successivi. Es.: Sparidi ermafroditi (*Sparus auratus*) e Serranidi.

C. Gonocorismo derivato dall'ermafroditismo potenziale per mancato sviluppo e successiva regressione di una delle due aree sessuali. Es.: Sparidi gonocoristi.

Resta da accertare se, accanto al gonocorismo derivato dall'intersessualità iniziale o dall'ermafroditismo potenziale, vi possa essere anche una unisessualità primaria con presenza fin dall'inizio di un unico differenziatore sessuale e con caratteri sessuali della gonade ben definiti. Fino ad ora una tale condizione non è stata sicuramente riscontrata in alcun gruppo di Teleostei.

Da quanto ci è noto, sembra anzi di dover ammettere che in questo gruppo di Vertebrati la condizione iniziale generale sia rappresentata dalla bipotenzialità della gonade, sia con separazione territoriale di aree eterosessuali, sia senza una simile separazione. La differenza fondamentale tra l'una e l'altra di queste condizioni può essere forse determinata dal grado di diffusibilità dei differenzianti ormonosimili.

Riassumendo, si può quindi concludere dicendo che in tutti i Vertebrati la gonade appare inizialmente bises-

suale e soltanto nello sviluppo successivo unisessuale; che la bisessualità iniziale può verificarsi senza separazione territoriale o con una tale separazione; che in questo ultimo caso si può manifestare un ermafroditismo funzionale o potenziale. Sia nell'uno che nell'altro caso può aver luogo una inversione sessuale.

### Summary

While in Amphibia and Amniota the gonad's somatic substratum is constituted by two distinct parts with a different embryologic development, the *cortex* having a feminizing action and the *medulla* having a masculinizing action, the first originating directly from the peritoneal wall, the second being associated with the interrenal blasteme, in Teleosts such a double constitution can not be recognized, but the whole genital ridge originates directly from the peritoneal wall.

Among Teleosts true hermaphroditism occurs only in some representatives of the *Sparidae* and *Serranidae*. In the first of these groups, during development of the gonad a female germinal area is differentiated, which is situated superficially along the gonad cavity wall and is derived from the coelomic wall, as well as a male germinal area embedded in the stroma.

In some species of Sparids (*Sparus auratus*) these germinal areas reach maturity at successive times, and a proterandric hermaphroditism with inversion of the gonad arises regularly. In other species instead there are all degrees of transition between hermaphroditism and gonochorism. Sometimes only in some individuals there is proterandry with inversion, while in others merely the male area or the female one matures. In still other species there is always the latter condition, so that in male individuals the ovaric portion of the gonad remains atrophic without completing its development, while in female ones the same holds for the testicular portion. In still other species it seems that there is the opposite condition to the first case, that is a proterogynous hermaphroditism.

Similar to Amphibians (WITSCHI), also in Sparidae we can suppose that in the two different germinal areas of the gonad two distinct sex differentiators are produced, which we could call respectively *gynogenine*, the feminizing one, and *androgenine*, the masculinizing one. In species displaying a functional hermaphroditism the production of these differentiators reaches a respective maturity threshold at successive times; in those species possessing only a potential hermaphroditism with transition to gonochorism, the threshold is reached and overcome only by the one or by the other differentiator, and there are unisexual individuals.

In hermaphrodite *Serranidae* there are also in the same gonad a female and a male sexual area, but the last one is localized in a different way than in *Sparidae*; it is also placed superficially along the gonadal cavity wall, and the testicular lobes can be homologized with the ovarian blades.

Both in *Sparidae* and in *Serranidae* we can thus observe a separate localization of male and female sexual areas in a common substratum of the gonad.

In the gonad of other Teleosts, instead, such a topographic separation of heterosexual areas is lacking. A similar condition is typical for the eel and seems to be realized also in Salmonids, Cyprinids, Cyprinodonts and other groups. In these Teleosts the gonad presents an initial condition of transitory intersexuality with coexistence of male and female germ-cells without a topographic separation. From this initial intersexual



state successively the germ-cells of one sex are emphasized. Particularly in the eel we can follow the gradual stabilization of the prevailing sexuality and the regression of the subordinate one. Also in this case we can admit that in the gonad sexual differentiators are produced, but, in contrast to hermaphrodite Teleosteans, we must suppose that they have no territorial localization and are produced throughout the whole gonad. The differentiation of the single germ-cells seems to be casual, with a statistical distribution; that of the whole gonad can be attributed to the prevalence of elements of the one sex over those of the other.

Both from hermaphroditism as from the last mentioned state of intersexuality there can be a transition to gonochorism. The essential difference between them consists in the mutual compatibility between opposite sexualities, which can be referred to diffusibility of sexual differentiators. In hermaphrodite Teleosteans

this diffusibility seems to be reduced. But both in *Sparidae* and *Serranidae* in boundary zones between heterosexual areas we can sometimes observe mixed elements, which proves a partial diffusion of differentiators.

The absence of a topographical separation of heterosexual areas can be considered as phylogenetically primitive; besides lower Teleosteans it appears also in Petromyzonts. The gonad with topographic localizations seems phylogenetically more highly evolved. These localizations can be realized in different ways, as in hermaphrodite Teleosteans or as in superior Vertebrates, Amphibia and Amniota. The essential difference between the first and the last ones consists in the fact that in the latter the development of the male part of the gonad is associated with the interrenal blastema, while in hermaphrodite Teleosteans such an association is not confirmed.

## Neutronen

Von WERNER BRAUNBEK<sup>1</sup>, Tübingen

*Eine der wichtigsten Änderungen in unserer Auffassung von den Atomkernen hat die Entdeckung und Erforschung der Neutronen gebracht. Von ihr ging der stärkste Impuls für die Weiterentwicklung der Kernphysik aus. In den folgenden Zeilen soll ein anschaulicher Überblick über die Eigenschaften der Neutronen gegeben werden und über die Rolle, die sie im Atomkern und bei seiner Umwandlung spielen, und zwar vor allem für solche Leser, die der Kernphysik ferner stehen und nicht selbst aus der Spezialliteratur die interessante Entwicklung verfolgen konnten.*

### Die Entdeckung des Neutrons

Vor dem Jahre 1932 sah das Bild, welches sich der Physiker von dem feinsten Aufbau der Materie, von ihren kleinsten Bausteinen machte, verhältnismäßig einfach aus. Er kannte nur zwei Arten von Elementarteilchen das Elektron mit seiner negativen elektrischen Ladung und einer Masse von  $0,911 \cdot 10^{-27}$  g und das 1836mal schwerere Proton mit positiver elektrischer Ladung. Die Atomkerne dachte er sich aus Protonen und Elektronen aufgebaut, eng gepackt auf kleinstem Raum (Durchmesser der Größenordnung  $10^{-12}$  cm), und eine Elektronenhülle von sehr viel größeren Abmessungen (Durchmesser der Größenordnung  $10^{-8}$  cm) um den Kern herum vervollständigte das Atom, die kleinste Einheit der verschiedenen chemischen Elemente.

Daß dieses einfache Bild noch nicht genügte, hatten die Theoretiker, die mit der Durchführung seiner Einzelheiten in Schwierigkeiten geraten waren, schon lange vermutet. Das Jahr 1932 brachte ihnen Genugtuung mit der Entdeckung von gleich zwei weiteren Elementarteilchen, einem «leichten» Teilchen (Elektro-

nenmasse) mit positiver Ladung, dem Positron, und einem «schweren» Teilchen von nahezu Protonenmasse, das jedoch überhaupt keine elektrische Ladung trägt, elektrisch neutral ist und den Namen Neutron erhielt.

Allerdings beginnt eigentlich die Entdeckungsgeschichte des Neutrons zwei Jahre vor seiner tatsächlichen Entdeckung, und sie bildet ein sehr hübsches Beispiel dafür, wie oft scheinbar geringfügige Beobachtungen, wenn sie systematisch weiterverfolgt werden, zu umwälzenden Erkenntnissen führen. Diese Entdeckungsgeschichte zieht sich von der Physikalisch-technischen Reichsanstalt in Berlin-Charlottenburg über das Radiuminstitut in Paris bis in das Cavendish-Laboratorium in Cambridge, wo sie mit der Entdeckung des Neutrons endigt.

BOTHE und BECKER<sup>1</sup> beobachteten 1930, daß gewisse leichte Elemente, vor allem Lithium, Beryllium und Bor, eine sehr durchdringende Strahlung aussandten, wenn sie mit den  $\alpha$ -Strahlen des radioaktiven Poloniums bestrahlt wurden. Diese «Berylliumstrahlung», wie sie nach ihrer wichtigsten Quelle vielfach genannt wurde, besaß in Blei eine mittlere Reichweite von rund 5 cm, was fast 500 m in Luft entspricht, und konnte nach den damaligen Kenntnissen demnach nur eine sehr harte  $\gamma$ -Strahlung sein, welche einem Kernprozeß der von  $\alpha$ -Teilchen getroffenen Berylliumkerne ihre Entstehung verdankt. Heute weiß man, daß eine  $\gamma$ -Strahlung auch beliebig hoher Energie ihrer Quanten ein so hohes Durchdringungsvermögen nicht besitzen

<sup>1</sup> Universität Tübingen, Lehrstuhl für theoretische Physik.

<sup>1</sup> W. BOTHE und H. BECKER, Naturwiss. 18, 705 (1930); Z. Physik 66, 289 (1930).