

INFINITE
FORME BELLISSIME.

ANATOMIA
COMPARATA
DEGLI SPERMATOZOI

MARCO FERRAGUTI è stato Professore Ordinario di Evoluzione Biologica presso l'Università degli Studi di Milano. Ha svolto ricerche nel campo della riproduzione e filogenesi in diversi gruppi di invertebrati. È stato presidente della Società Italiana di Biologia Evoluzionistica e si è occupato attivamente della divulgazione di temi evolutivisti e di traduzioni di testi di autori importanti. Ha curato il testo *Evoluzione, modelli e processi* per Pearson Italia. Ha diretto per venti anni la Biblioteca Biologica dell'Università.

Tutti noi abbiamo in mente l'immagine di uno spermatozoo: una testa rotondeggiante con una codina che si muove velocissima come una frusta; la classica immagine viene anche restituita da una ricerca su Google immagini alla voce spermatozoo. Peccato che si tratti di un'immagine stereotipata e decisamente antropomorfa: quella che tutti abbiamo in mente è l'immagine di uno spermatozoo umano.

Esistono invece miriadi di morfologie differenti, una per ogni specie animale. Ci sono spermatozoi lunghi fino a 58 millimetri (come quelli di un piccolissimo moscerino della frutta) mentre altri misurano solo otto micrometri (ad esempio quelli della vespa *Meteorus*). Ci sono poi cellule piccole o piccolissime, senza coda, dotate di fantasiose estroflessioni di tutti i generi – è questo il caso di molti crostacei, e spermatozoi la cui coda è immobile, ed è costituita da un cristallo lungo qualche millimetro, come nei crostacei isopodi. Anche nel modello che ci è più familiare le variazioni sono infinite e coinvolgono tutte le parti della cellula.

mare nutrono in gran copia: a tutti sono care le opere di Citerea dalla bella co-

UN PO' DI STORIA

Le differenze morfologiche fra spermatozoi furono messe in luce per la prima volta nel 1841, nella tesi di laurea del ventitreenne Albert Kölliker (1817-1905), studente di medicina destinato a diventare un grande anatomista¹. In quegli anni la biologia era alle prese con un'autentica rivoluzione: la teoria cellulare, formulata nel 1838 da Matthias Schleiden e Theodor Schwann. Grazie a questa teoria venivano stabiliti tre capisaldi fondamentali della biologia, tanto importanti da sembrare oggi scontati: tutti gli organismi sono composti da cellule, la cellula è l'unità base dell'organizzazione dei viventi e tutte le cellule derivano da cellule preesistenti. Kölliker si propose un obiettivo importante: applicare la teoria cellulare al tema della riproduzione. **In quegli anni, infatti, non era ancora stata chiarita la funzione degli spermatozoi: essi venivano ritenuti animaletti che abitavano incidentalmente lo sperma e che contribuivano in modo poco chiaro alla fecondazione.** Kölliker, nel 1840, si recò a Föhr, una delle isole Frisone settentrionali, dove con una produttività a dir poco sorprendente studiò in un solo anno gli spermatozoi di 45 specie diverse di animali appartenenti a sei phyla² – celen-terati, briozoi, molluschi, anellidi, artropodi, echino-dermi – concludendo: "Se si indaga la natura e l'origine di quelle forme, si arriva alla conclusione che ogni spermatozoo deriva da una cellula particolare"³. Dunque, gli spermatozoi venivano riconosciuti come cellule, a loro volta derivanti da altre cellule. Tuttavia un altro aspetto della ricerca di Kölliker risultò ancor più ricco di sviluppi: la forma degli spermatozoi risultava variabile, ogni specie produce un tipo solo di spermatozoi e, ancor più importante, la forma degli spermatozoi di specie diverse all'interno dello stesso genere è assai simile. Era nata la spermatologia comparata, una disciplina che avrebbe prodotto risultati assai interessanti nel secolo successivo.

1. Edward C. Roosen-Runge, *Koelliker's Role in the History of Research on Male Reproduction*, "Fortschr. Androl.", 7, 1981, pp. 1-9.

2. Il termine phyla (plurale di phylum) indica, nella classificazione zoologica e botanica, la più alta categoria sistematica dei regni animale e vegetale (per es., il phylum degli anellidi, degli artropodi, dei molluschi, ecc.)

3. E. C. Roosen-Runge, *Koelliker's Role in the History of Research on Male Reproduction*, cit., pp. 1-9.

rona. Docili la accompagnavano lupi grigi e leoni feroci, orsi e veloci pantere, mai

4.

Charles Darwin *Notebook B*, p. 46. In *Charles Darwin's notebooks, 1836-1844: Geology, transmutation of species, metaphysical enquiries*, a cura di Paul H. Barrett, Peter J. Gautrey, Sandra Herbert, David Kohn, Sydney Smith, Cambridge University Press, Cambridge, 1987. È evidente che ogni essere vivente è il prodotto di una lunghissima storia, che può essere fatta risalire – teoricamente – fino all'origine della vita. Ma poiché la storia della vita è infinitamente ramificata, si esprime in forme diversissime, che però debbono essere compatibili con la vita e la sopravvivenza. Dunque un mammifero ha quattro zampe perché appartiene alla linea evolutiva dei vertebrati tetrapodi, e una formica ne ha sei perché è un insetto (eredità), ma entrambi debbono poter camminare per bene sulla terra (adattamento).

La posta in gioco non era da poco. Se la morfologia degli spermatozoi risulta simile all'interno di uno stesso genere, sarà possibile utilizzare gli spermatozoi per capire qualcosa in più sull'evoluzione? La risposta a questa domanda non è ovvia: in primo luogo perché mai la storia di una cellula dovrebbe dirci qualcosa sulla storia degli esseri che la producono? Inoltre, se è vero, come aveva affermato Darwin in uno dei suoi taccuini, che "la condizione di ogni animale è in parte dovuta all'adattamento diretto e in parte ai caratteri ereditati"⁴, come è possibile distinguere il segnale dell'eredità dagli effetti dell'adattamento? Questa domanda ha percorso, e percorre ancora oggi, il territorio della spermatologia comparata.

Un passo avanti significativo fu fatto grazie al lavoro di Gustav Retzius (1842-1919), istologo al Karolinska Institutet di Stoccolma e – per breve tempo – professore di anatomia. Grazie al matrimonio con l'agiata figlia del fondatore e proprietario di *Aftonbladet*, il più importante quotidiano svedese, Retzius poté dimettersi dall'incarico e dedicarsi esclusivamente all'attività scientifica, producendo circa 300 lavori particolarmente innovativi, soprattutto sul sistema nervoso e gli organi di senso dei vertebrati. Fra il 1890 e il 1920 pubblicò a sue spese i 19 splendidi volumi dei *Biologische Untersuchungen von Gustav Retzius*, corredati da magnifiche illustrazioni. A partire dal 1907 si dedicò prevalentemente allo studio comparato degli spermatozoi. Björn Afzelius contò le specie animali descritte e disegnate da Retzius: erano più di 400, la metà delle quali vertebrati, appartenenti a 14 phyla diversi: «Gli animali provenivano da tutti i sei continenti, e molti erano stati comprati da commercianti in Svezia, Germania e altrove. Altri campioni li ottenne da zoologi, cacciatori o dalle collezioni di musei di storia naturale. [...] è certo che nessun ricercatore del futuro sarà in grado di studiare materiale fresco di così tanti animali selvatici rari. **Oggi come oggi non è tecnicamente possibile, né eticamente giustificabile, comprare un echidna au-**

sazie di caprioli. Vedendoli, la dea si rallegrava nel cuore e insinuava loro nel

straliano, un gibbono thailandese, un lemure del Madagascar o una salamandra gigante del Giappone per ucciderli e studiare i contenuti dei testicoli o degli epididimi. Né la maggior parte dei ricercatori potrebbe permettersi di affrontare le spese di acquisto degli animali di tasca propria. È però una fortuna che questa ricerca unica, che non sarà mai ripetuta, sia stata portata a termine con la migliore tecnica disponibile e con un'accuratezza così meticolosa». ⁵

Le pubblicazioni di Retzius, stampate in grande formato, oltre a essere una miniera di informazioni, contengono immagini spettacolari del mondo degli spermatozoi [Fig. 1, 2 e 3]. Mostrando l'incredibile varietà delle loro forme, questi meravigliosi disegni hanno certamente contribuito alla popolarità dello studio comparato di queste cellule, tra le più complesse dell'organismo animale. Si resta ancora oggi sbalorditi davanti ai dettagli anatomici che fu possibile disegnare, muniti solo di un microscopio illuminato dalla luce solare! Il lavoro di Retzius non fornì solo un catalogo ricco di forme di spermatozoi, ma mise in luce un fatto importantissimo: l'esistenza di un modello *primitivo* di spermatozoo, una cellula con un piccolo nucleo rotondeggiante, seguito da un breve pezzo intermedio contenente quattro o cinque mitocondri (organuli produttori di energia), e un lungo flagello sottile [Fig. 1]. Questo modello di spermatozoo si osserva nella maggior parte dei gruppi posti alla base dell'albero evolutivo. Con il tempo, all'interno di ogni phylum, gli spermatozoi sono andati incontro a un processo evolutivo particolare, abbandonando il modello primitivo [Fig. 2, 3]. Retzius era molto restio a ricavare inferenze filogenetiche dal suo lavoro sugli spermatozoi, tuttavia osservò, che fra i vari modelli di

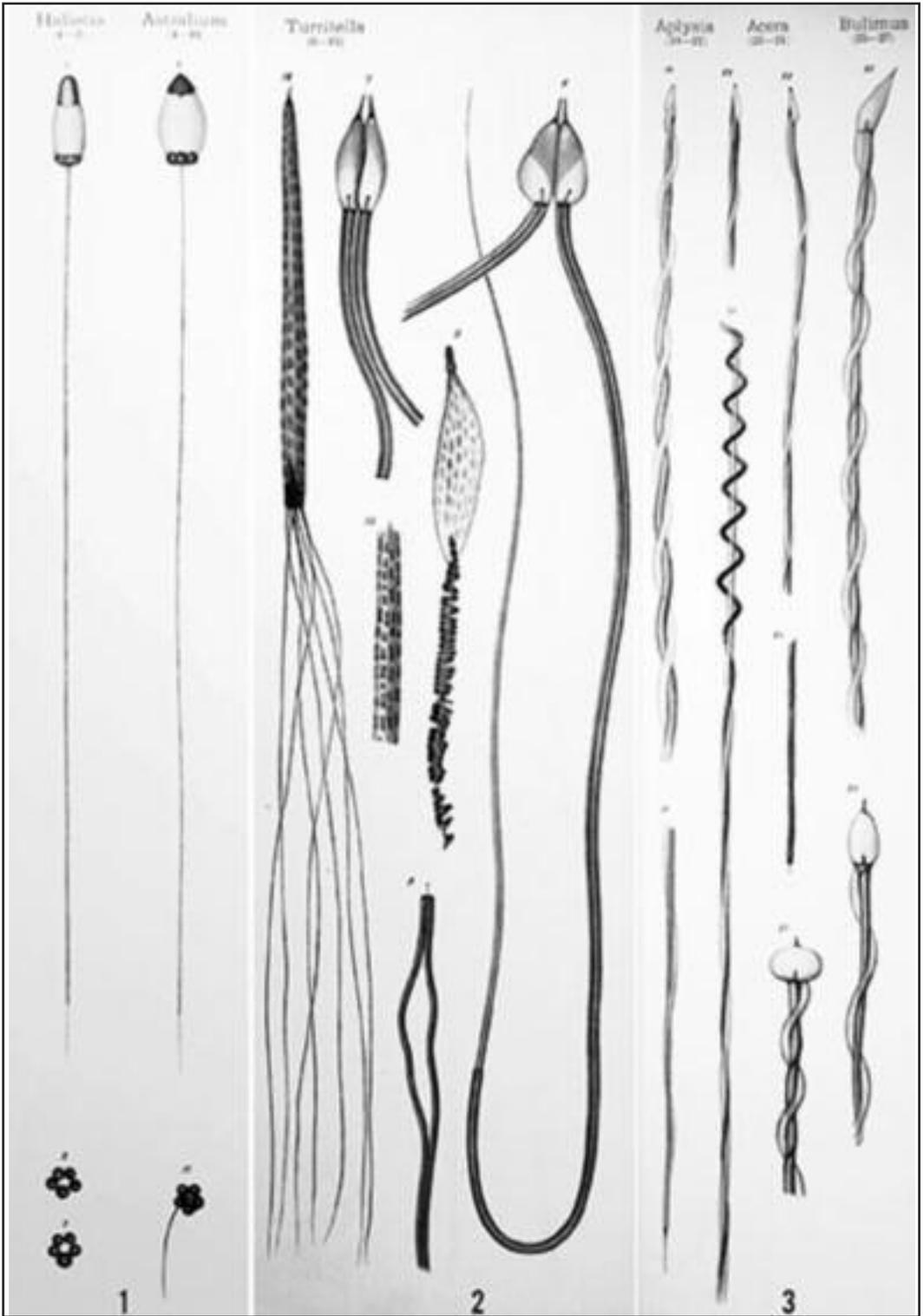
Fig. 1. Gli spermatozoi primitivi di un orecchio di venere, *Halotis* sp. E del gasteropode *Astralium*. In basso i mitocondri.

Fig. 2. Lo spermatozoo modificato del gasteropode *Turritella* sp. A destra gli euspermatozoi, in questa specie spesso accoppiati a due a due, a sinistra un paraspermatozoo con molti flagelli.

Fig. 3. Lo spermatozoo modificato dei molluschi di specie dei generi *Aplisia*, *Acera* e *Bulimus* nei quali il nucleo è avvolto a elica attorno a parte del flagello.

Le fig. 1, 2 e 3 sono tratte da: Gustav Retzius, *Die Spermien der Gasteropoden*, "Biologische Untersuchungen von Prof. Dr. Gustav Retzius", XIII, 1906, pp. 1-36.

petto il desiderio: e tutti, a coppie, si acquattarono negli anfratti ombrosi.



Afrodite, la dea di Cipro, che suscita dolce desiderio negli dèi e soggioga le razze

spermatozoi dei mammiferi solo due gruppi presentano spermatozoi filiformi molto simili a quelli dei rettili e degli uccelli primitivi: i monotremi (echidna e ornitorinco) e i pangolini. Ciò suggeriva come i monotremi fossero i mammiferi più primitivi, mentre i pangolini i più primitivi fra gli euteri.⁶

6.

Si chiamano euteri quei mammiferi dotati di placenta efficiente – come noi, o topi, o i pangolini. Björn A. Afzelius, *Gustav Retzius and spermatology*, "The International Journal of Developmental Biology", 39, 1995, pp. 675-685.

7.

Åke Franzén, *This week citation classic: On spermiogenesis. morphology of the spermatozoon, and biology of fertilization among invertebrates*. "Zoologiska bidrag från Uppsala", 31, 1956, pp. 355-482, "Current Contents" 40, October 7, 1985, p. 16.

L'ERA MODERNA DELLA SPERMATOLOGIA COMPARATA

Retzius, tuttavia, non aveva lavorato sugli aspetti funzionali degli spermatozoi, cioè sulla fecondazione. Si dovette attendere mezzo secolo finché un altro studioso svedese, Åke Franzén, si domandò in che misura le modalità di fecondazione influissero sulla forma degli spermatozoi. All'interno della sua tesi di Dottorato nel 1956, che riguardava spermatozoi e spermiogenesi degli invertebrati marini, egli raccolse, identificò e studiò 120 specie diverse appartenenti a 16 phyla, arrivando alla conclusione che lo spermatozoo primitivo descritto da Retzius era particolarmente comune nei gruppi di invertebrati *con fecondazione esterna*. La fecondazione esterna – ossia il rilascio dei gameti, uova e spermatozoi nell'acqua, dove avviene il loro incontro - è la modalità più antica di fecondazione. **Da questa conclusione l'idea di Retzius usciva rafforzata: al concetto di spermatozoo primitivo come prodotto da animali primitivi veniva associata la modalità di fecondazione: lo spermatozoo primitivo indicava fecondazione esterna.**

Diverse linee evolutive hanno in seguito "inventato" le tecniche più disparate per migliorare l'efficienza nel trasferimento degli spermatozoi e di conseguenza nella fecondazione, modificando di conseguenza la forma degli spermatozoi: è facile immaginare come qualunque sistema che faciliti l'incontro dei gameti riducendone lo spreco ed aumentando il successo riproduttivo, sarà velocemente incorporato. Scrive Franzén⁷: «Gli spermatozoi modificati mostrano una notevole somi-

degli uomini mortali, gli uccelli del cielo e tutte le specie animali, che la terra e il

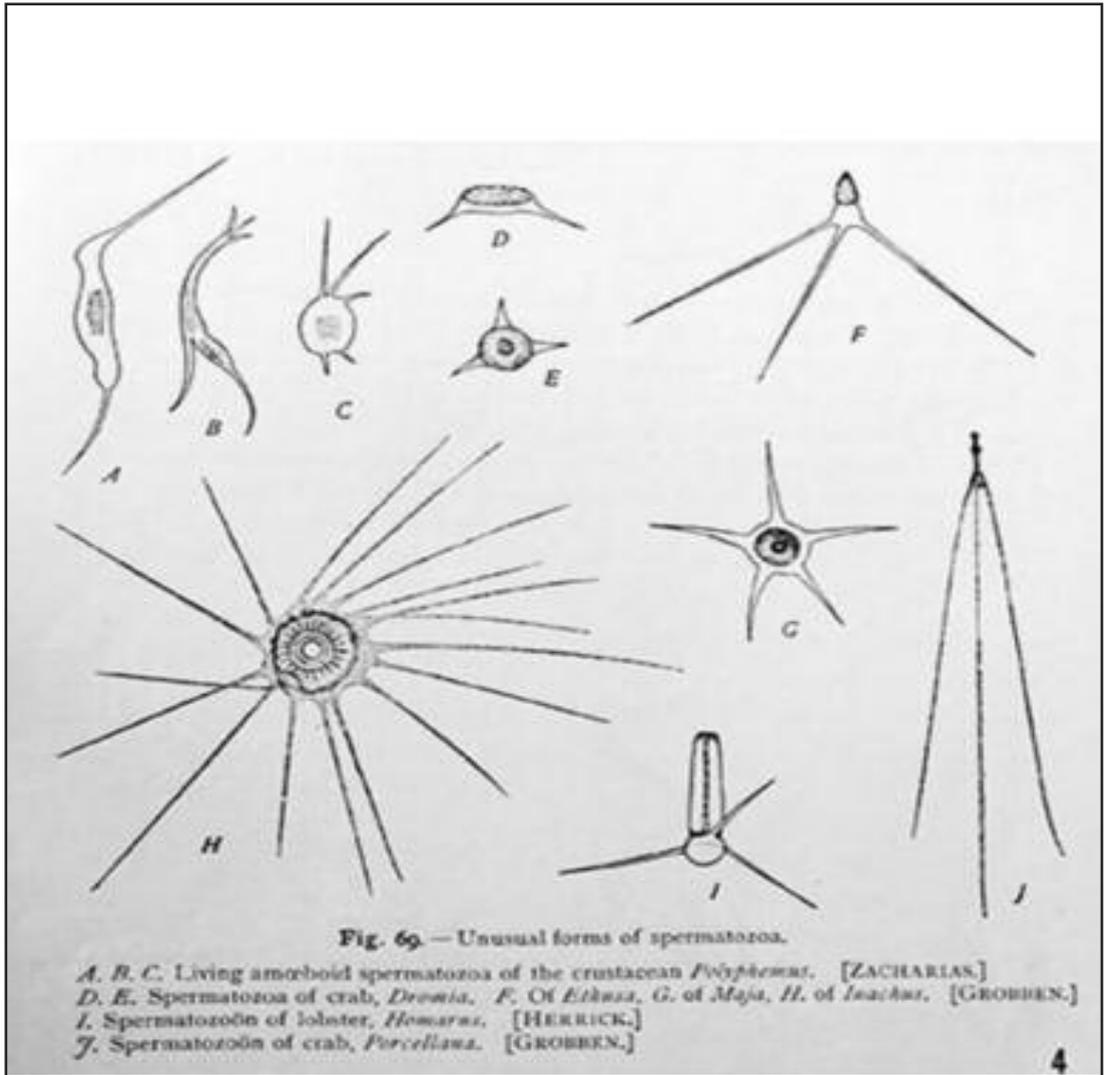


Fig. 4. Diverse forme di spermatozoi aflagellati di crostacei. Da: Edmund B. Wilson *The cell in development and inheritance*. The Macmillan Company, New York 1906, p. 141.

mare nutrono in gran copia: a tutti sono care le opere di Citerea dalla bella co-

gianza con gli spermatozoi primitivi, e si sono evoluti a partire da essi attraverso cambiamenti che seguono uno schema comune: il nucleo e il pezzo intermedio si allungano e l'intero spermatozoo si ingrandisce. Gli spermatozoi modificati compaiono in animali con qualche tipo di trasferimento diretto dello sperma.»

All'interno di molte linee evolutive, all'acquisizione di modelli "modificati" fa seguito l'"invenzione" di modelli immobili – cioè che hanno perso il flagello probabilmente a seguito di modalità estremamente specializzate di fecondazione [Fig. 4]. La riacquisizione del movimento da parte di alcuni gruppi non è accompagnata dalla 'riconquista' del flagello, ma dalla sorprendente invenzione di modi alternativi, spesso bizzarri, di spostamento, come ad esempio in alcuni ditteri (mosche e forme affini).

I metodi per migliorare il trasferimento più o meno diretto degli spermatozoi sono moltissimi, e dunque è possibile in ogni linea evolutiva assistere a modalità diverse di modificazione dello spermatozoo associata a tale miglioramento. Dunque, trovando due modelli di spermatozoi molto simili, è possibile affermare che le specie che li hanno prodotti siano strettamente imparentate? Barrie Jamieson⁸ risponde positivamente: «I lettori di questo libro noteranno presto che la forma degli spermatozoi può essere diversa quanto quella delle specie alle quali appartengono. [...] È evidente che ogni specie di animali ha spermatozoi che le sono caratteristici. In linea di principio è possibile determinare dall'esame di uno spermatozoo il phylum, l'ordine, la famiglia, il genere, e la specie del maschio dal quale proviene.»

8. Barrie G.M. Jamieson, *The ultra-structure and phylogeny of insect spermatozoa*, Cambridge University Press, Cambridge 1987.

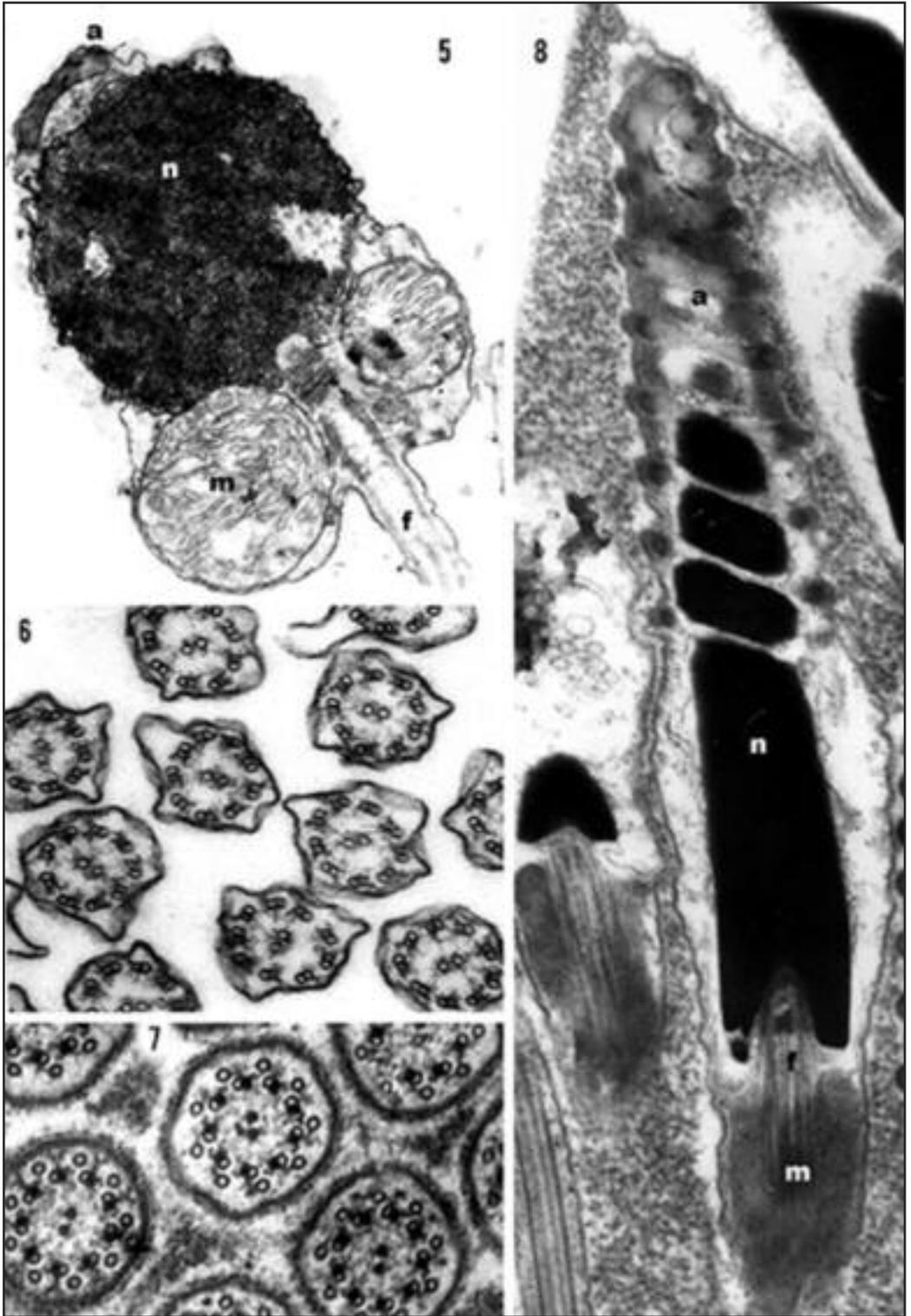
Fig. 5 Lo spermatozoo primitivo del priapulide *Priapulius caudatus* in sezione longitudinale. a = acrosoma, n = nucleo, m = mitocondri, f = flagello.

Fig. 6 Sezione trasversale di alcuni flagelli di *Priapulius caudatus*.

Fig. 7. Sezione trasversale di alcuni flagelli del priapulide *Tubiluchus troglodytes*.

Fig. 8. Sezione longitudinale della testa dello spermatozoo modificato del priapulide *Tubiluchus troglodytes*. Il nucleo (n) anteriormente si avvolge a spirale su se stesso, ed è circondato dall'acrosoma (a), anch'esso avvolto a spirale; m=mitocondri; f=flagello. La tipica struttura 2x9+2 dell'axonema è modificata dall'aggiunta di nove tubuli accessori esterni.

rona. Docili la accompagnavano lupi grigi e leoni feroci, orsi e veloci pantere, mai



sazie di caprioli. Vedendoli, la dea si rallegrava nel cuore e insinuava loro nel

È bene tuttavia mettere in guardia da un'applicazione troppo letterale di questo principio: esattamente come nell'evoluzione degli animali la somiglianza di un carattere può essere dovuta a convergenza evolutiva⁹, la stessa cosa succede negli spermatozoi. Ad esempio la forma a cavatappi dello spermatozoo ricorre ossessivamente in modelli di spermatozoi prodotti da gruppi zoologici anche lontanissimi fra loro, come gli uccelli passeriformi e gli anellidi [Fig. 3, 10, 11 e 12].

Lo studio comparato degli spermatozoi ha, ovviamente, ricevuto grande impulso con l'uso del microscopio elettronico, che ha generato un miglioramento di due ordini di grandezza del potere risolutivo dell'indagine morfologica. Uno dei primi, grandi passi avanti ottenuti con quello strumento fu quello di Björn Afzelius, che riuscì, negli anni '50 del secolo scorso, a mostrare i dettagli della struttura comune al flagello di tutti gli spermatozoi mobili, sia primitivi che modificati: l'axonema, il motore che rende possibile il movimento della coda. Questo meraviglioso meccanismo è costituito da nove coppie di microtubuli disposte in cerchio e con simmetria radiata a circondare due microtubuli centrali [Fig. 6, 7 e 9]. Afzelius vide, disposte a distanza regolare lungo uno dei microtubuli di ogni coppia, delle "braccia" protese verso il doppietto successivo [Fig. 9], suggerì così un meccanismo di scivolamento dei doppietti uno sull'altro alla base del movimento. L'axonema è una struttura complessa, formata da almeno 200 proteine

9.

Il fenomeno della convergenza è quello per il quale specie non strettamente imparentate sviluppano caratteri molto simili a causa di esigenze funzionali (la forma idrodinamica di pesci e delfini ne è un classico esempio).

Fig. 9. Una sezione trasversale a forte ingrandimento della coda di uno spermatozoo dell'anellide tubificide *Monopylephorus limosus* mostra l'architettura dell'axonema. Il materiale è stato fissato in presenza di acido tannico per mettere in rilievo l'architettura molecolare dei microtubuli. In alcuni doppietti sono visibili le 'braccia'. L'immagine è stata trattata elettronicamente per incrementare il contrasto.

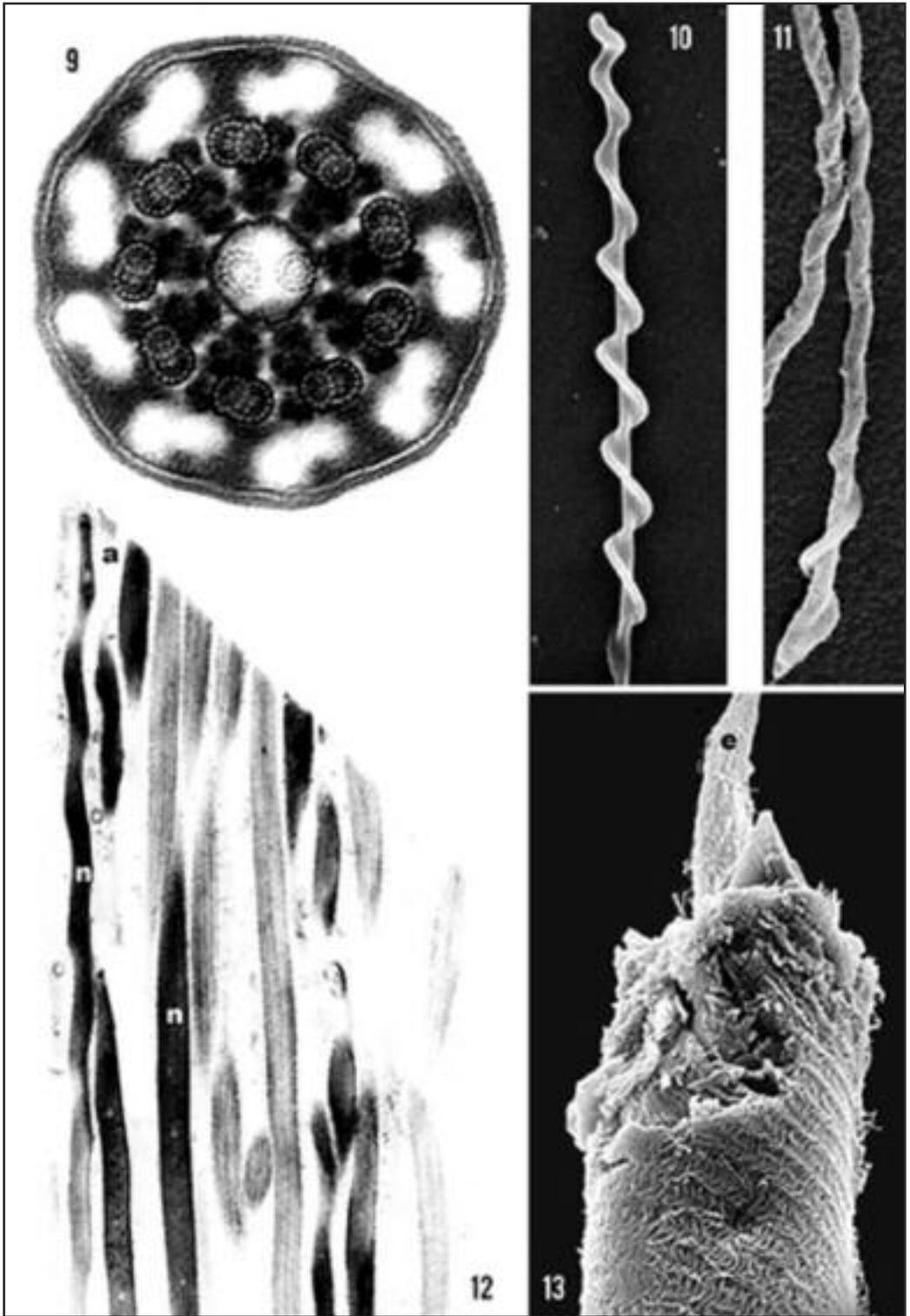
Fig. 10. L'estremità anteriore dello spermatozoo del platelminto temnocefalide *Traglocaridicola* sp. mostra un avvolgimento a spirale.

Fig. 11. L'estremità posteriore del flagello dell'anellide clitellato *Branchiobdella italica* mostra un avvolgimento a spirale.

Fig. 12. In questa sezione longitudinale di uno spermatozeugma dell'anellide clitellato *Tubifex tubifex* si vedono alcuni euspermatozoi con i nuclei (n) e un acrosoma (a). la parte anteriore del nucleo è spiralata.

Fig. 13. Uno spermatozeugma di *Tubifex tubifex* spezzato e osservato al microscopio elettronico a scansione a piccolo ingrandimento mostra le estremità delle code dei paraspermatozoi che battono sincrone per spostare l'intera struttura. Al centro una massa di euspermatozoi (e).

petto il desiderio: e tutti, a coppie, si acquattarono negli anfratti ombrosi.



Afrodite, la dea di Cipro, che suscita dolce desiderio negli dèi e soggioga le razze

diverse, e rappresenta una delle strutture biologiche più ricorrenti nell'evoluzione dei viventi: non si trova solo in 'quasi' tutti gli spermatozoi mobili, ma anche in molte cellule dei corpi, dalle alghe ai protisti, dalle balene alle formiche. Non conosciamo le regioni di questa conservatività, ma il 'motore' delle code degli spermatozoi, siano essi 'primitivi' o 'modificati', è sempre l'axonema, la struttura definita in gergo, a causa della disposizione dei microtubuli $9 \times 2 + 2$.

10.

Björn A. Afzelius, *Sperm structure in relation to function and phylogeny*, in *The sperm cell*, a cura di Jean André, Martinus Nijhoff, L'Aia, 1983, pp. 385-394.

SPERMATOZOI E SISTEMATICA

Le ricerche sull'ultrastruttura degli spermatozoi a scopo sistematico-filogenetico sono diventate popolari in zoologia a partire dagli anni '60 del novecento, con il convegno *Comparative Spermatology* organizzato a Siena nel 1969 da Baccio Baccetti. L'idea centrale era indagare lo "stile" dell'evoluzione dello spermatozoo: «Se tutti gli spermatozoi degli animali fossero descritti, classificati e messi in un albero filogenetico senza alcuna pre conoscenza degli animali che li hanno prodotti, questo albero somiglierebbe solo in parte agli alberi filogenetici che conosciamo, perché avrebbe un grande tronco costituito da forme simili, gli spermatozoi primitivi di Franzén. I rami di questo albero probabilmente sarebbero i medesimi di quelli che formano phyla e classi noti, salvo che i rappresentanti più esterni delle classi avrebbero spermatozoi partecipi più dei tronchi che dei rami (che è un modo per dire che i rappresentanti più primitivi della maggior parte dei phyla e classi hanno spermatozoi primitivi).»¹⁰

Tuttavia ricostruire la filogenesi usando solo gli spermatozoi è un po' un gioco fine a se stesso: l'obiettivo finale è capire meglio la storia della vita sulla Terra; e dunque perché invece non provare a riportare i diversi modelli di spermatozoi su un albero filogenetico degli animali ottenuto con altri criteri, ad esempio moleco-

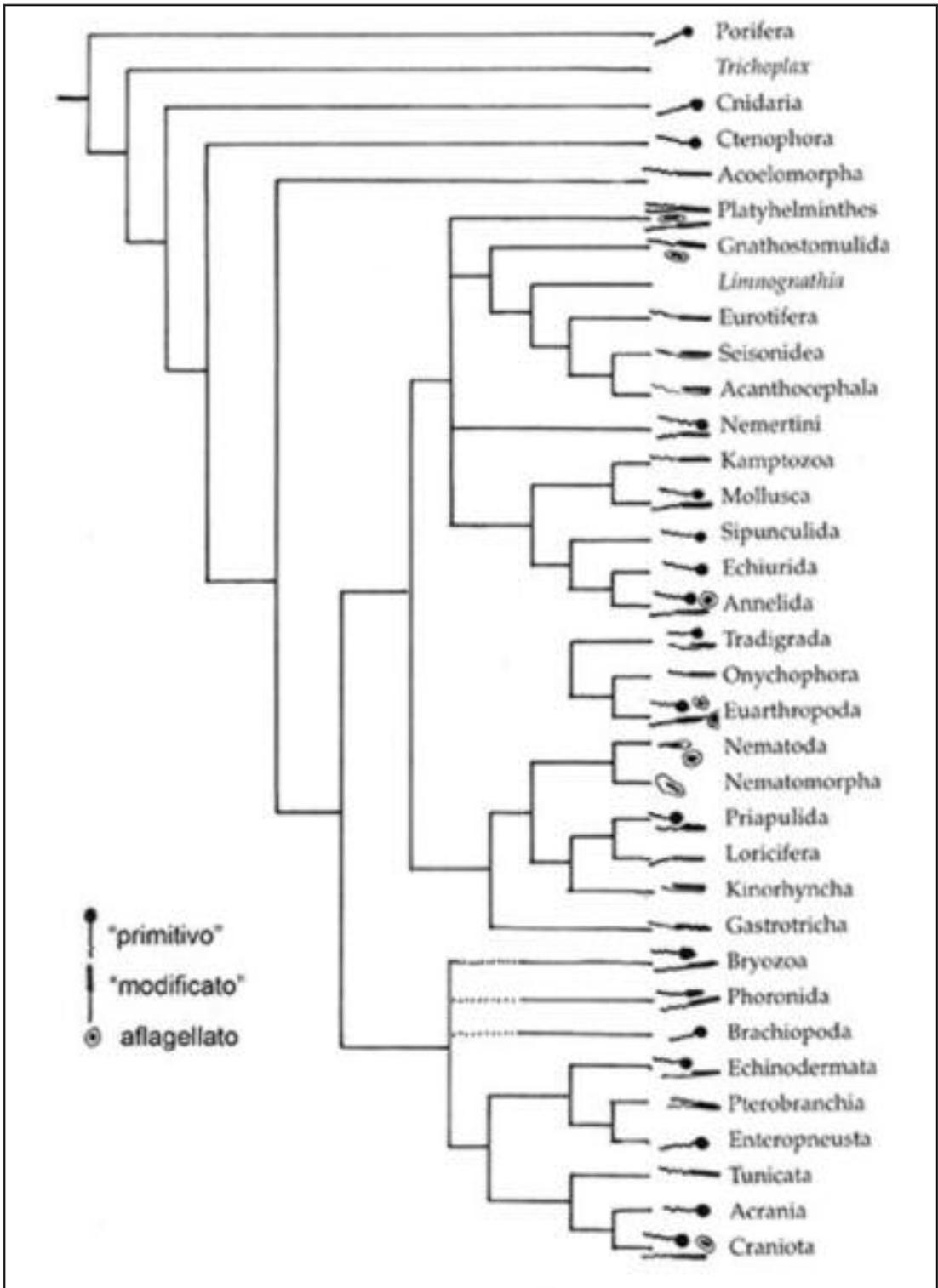
degli uomini mortali, gli uccelli del cielo e tutte le specie animali, che la terra e il

11.

Greg W. Rouse, & Kirk Fitzhugh, *Broadcasting fables: Is external fertilization really primitive? Sex, size, and larvae in sabellid polychaetes*, "Zoologica Scripta", 23, 1994, pp. 271-312.

lari? Forse lo studio di cambiamenti di forma degli spermatozoi lungo linee di discendenza potrebbe aiutare la ricostruzione delle filogenesi...[Fig. 14]. Questo progetto ha avuto alcuni indubbi successi, ma è anche stato messo in discussione da qualche ricerca, come ad esempio nel ventennale lavoro di Greg Rouse. Egli ha mappato le modalità di riproduzione, appunto, e i modelli degli spermatozoi, su alberi filogenetici accertati, per scoprire che, in molti casi, le cose vanno esattamente alla rovescia di quanto ipotizzato. Ad esempio negli anellidi policheti sabellidi "Il concetto che gli spermi modificati derivino dai primitivi si è dimostrato falso: in quel gruppo gli spermi modificati sono presenti nelle specie più primitive e da essi sono derivati, nelle specie più avanzate, gli spermi primitivi"¹¹. È vero che questa critica è limitata a ciò che accade all'interno di una famiglia all'interno di un phylum, ma essa getta comunque un'ombra su una regola che era ritenuta universale.

Ciò che invece sembra funzionare è un approccio che si potrebbe definire di "sistematica spermatologica". Lo studio dettagliato degli spermatozoi con l'uso del microscopio elettronico ha permesso di identificare modelli caratteristici di spermatozoi per molti gruppi animali, in particolare per quanto concerne gli spermatozoi modificati. Ciò è dovuto, come detto, al fatto che ogni linea evolutiva che ha modificato le modalità di fecondazione e lo ha fatto in un modo specifico e indipendente da quello delle altre. Così, ad esempio, tutti gli spermatozoi degli insetti presentano nei flagelli nove microtubuli accessori posti all'esterno dei nove doppietti, e a metà fra un doppietto e quello successivo. Tutti gli spermatozoi dei molluschi hanno nei flagelli nove fibre accessorie proteiche dense poste ognuna in corrispondenza di un doppietto. Tutti i mammiferi hanno nei flagelli nove fibre accessorie (a volte di dimensioni enormi) poste nella medesima simmetria di quelle dei molluschi (ma di natura differente!). Tutti i platelminti hanno un solo grande tubulo centrale nell'axonema (vedi di



rona. Docili la accompagnavano lupi grigi e leoni feroci, orsi e veloci pantere, mai

12.

B. G.M. Jamieson, *The ultrastructure and phylogeny of insect spermatozoa*, cit., 1987.

13.

Hajo Schmidt, Dieter Zissler, *Die Spermien der Anthozoen und ihre phylogenetische Bedeutung*, "Zoologica", 44, 1979, pp. 1-46.

seguito). Così, seguendo la logica di Barrie Jamieson¹², l'osservazione di una sezione trasversale di una coda di uno spermatozoo appartenente a uno di questi gruppi ci permette di identificare con sicurezza il gruppo di appartenenza. Se poi alla struttura del flagello si accompagna l'osservazione di altri dettagli, l'identificazione diventa ancora più certa, poiché tutti gli organuli dello spermatozoo si modificano in modi caratteristici di ogni gruppo. Si può persino indagare similitudini e differenze negli spermatozoi primitivi. È vero che nella definizione di Retzius essi sono "una cellula con un piccolo nucleo rotondeggiante, un breve pezzo intermedio con quattro o cinque mitocondri, e un lungo flagello sottile" [Fig. 1], ed è anche vero che probabilmente questo modello è stato 'inventato' nella notte dei tempi e mantenuto perché funzionava bene nella fecondazione esterna, ma è anche vero che ciascuna di queste caratteristiche può variare: il nucleo può essere sferico o appiattito come un ellissoide, o a forma di ogiva leggermente allungata; i mitocondri, si è capito negli anni, possono essere da uno a sei; l'acrosoma (l'organello che contiene enzimi atti a facilitare la penetrazione nell'uovo) può essere assente, o a forma di disco, o appuntito; la struttura che collega il flagello alla testa può essere semplice o estremamente complessa... E gli animali, gruppo per gruppo, nel corso della loro storia, hanno indagato ognuna di queste variazioni. E dunque c'è chi è riuscito a ricostruire legami di parentela mediante lo studio comparato degli spermatozoi, anche di quelli primitivi, ad esempio dei celenterati antozoi¹³.

Sfruttando il principio che spermatozoi simili, in particolare per quel che riguarda i modelli modificati, indicano appartenenza al medesimo gruppo, i ricercatori si sono messi al lavoro per indagare la posizione sistematica di alcuni gruppi *incertae sedis*, a volte con risul-

Fig. 14. Su di un albero filogenetico dei diversi phyla sono raffigurati diversi tipi di spermatozoi: primitivi, modificati e aflagellati. Si noti come solo in alcuni phyla non sono presenti spermatozoi primitivi. L'albero è stato ridisegnato a partire da quello di Andreas Schmidt-Rhaesa in *The Evolution of Organ Systems*. Oxford University Press, Oxford 2007, p. 286.

sazie di caprioli. Vedendoli, la dea si rallegrava nel cuore e insinuava loro nel

tati sorprendenti. Certo non è un lavoro banale: *quanto* si debbono assomigliare due modelli di spermatozoi per suggerire comunità di appartenenza? Quanto *pesano* i fenomeni di convergenza, sempre in agguato nell'evoluzione, che tendono naturalmente ad oscurare il segnale sistematico-filogenetico? Alcuni casi reali possono illustrare il tema.

ALCUNI SUCCESSI

Tutti i platelminti, o vermi piatti (tenie e affini), sono accomunati dal possedere spermatozoi nei quali l'axonema è modificato in un modo particolarissimo: al posto dei due microtubuli centrali hanno un'unica grande struttura tubulare, così caratteristica che da essa deriva il nome di Trepaxonemata dato oggi al phylum. Un gruppo di animali storicamente incluso nei platelminti, gli aceli e forme affini, hanno, a seconda delle specie, flagelli con axonema $9 \times 2 + 2$ (il modello standard), $9 \times 2 + 0$, o $9 \times 2 + 1$, dove '1' sta per un tubulo centrale singolo, ma completamente diverso da quello degli altri platelminti. Gli spermatologi avevano da tempo notato questa discrepanza, che suggeriva che gli aceli non potessero essere platelminti, e finalmente analisi genetiche e molecolari¹⁴ hanno riconosciuto la loro posizione basale nella filogenesi degli animali, ben lontana da quella dei platelminti.

I pentastomidi o linguatulidi sono un phylum comprendente 130 specie tutte parassite dei vertebrati. Per molto tempo il piccolo gruppo è stato ritenuto di affinità incerta, in seguito è stato avvicinato agli artropodi, poi lo splendido lavoro dell'anatomico di Copenhagen Karl Georg Wingstrand¹⁵ ha messo in luce la straordinaria somiglianza dello spermatozoo dei pentastomidi con quello dei crostacei branchiuri. Lavori molecolari successivi hanno confermato l'idea di Wingstrand, e ora i pentastomidi sono generalmente inclusi nei crostacei.

14. Iñaki Ruiz-Trillo, Marta Riutort, Timothy J. Littlewood, Elisabeth A. Herniou, Jaume Baguña, *Acoel flatworms: earliest extant bilaterian Metazoans, not members of Platyhelminthes*, "Science", 283, 1999, pp. 1919-23.

15. Karl G. Wingstrand, *Comparative spermatology of a pentastomid, Raillietiella hemidactyli, and a branchiuran crustacean, Argulus foliaceus, with a discussion of pentastomid relationships*, "Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskab Biologiske Skrifter", 19, 1972, pp. 1-72.

16.

Jan Zrzavy, Vaclav Hyspa, David F. Tietz, *Myzostomida Are Not Annelids: Molecular and Morphological Support for a Clade of Animals with Anterior Sperm Flagella*, "Cladistics", 17, 2001, pp. 170-198.

Nel 2001, un gruppo di ricercatori della Repubblica Ceca pubblicò un'analisi filogenetica nella quale l'affermazione forte era che i mizostomidi – un phylum *incertae sedis* di parassiti o commensali degli echinodermi, ritenuto dai più affine agli anellidi – non fossero in realtà anellidi, bensì andassero raggruppati, assieme a ciclofori, rotiferi e acantocefali, in un unico phylum chiamato prosomastigozoa¹⁶. Tale suggerimento era basato su analisi sia morfologiche che molecolari, ed era sostenuto, fra l'altro, da qualche carattere degli spermatozoi. Il loro nome impronunciabile era infatti derivato dal fatto che tutte le specie del gruppo presentavano spermatozoi 'capovolti', e cioè con il corpo basale del flagello in avanti, che si trascina dietro l'intero spermatozoo. Purtroppo, nella straordinaria inventiva dell'evoluzione, altri modelli di spermatozoi sono capovolti in modo simile, e a dire il vero altri caratteri dello spermatozoo dei diversi gruppi dei quali era richiesta l'integrazione non collimavano. Tuttavia, ricerche successive e la costruzione di alberi filogenetici basati su solide basi molecolari hanno confermato almeno uno dei raggruppamenti di questa analisi: possiamo oggi dire che il phylum degli acantocefali non esiste più, gli acantocefali sono 'collassati' all'interno dei rotiferi, e che tale dipartita è stata propiziata... anche dalla forma degli spermatozoi.

QUANDO UN TIPO SOLO NON BASTA

In modo indipendente, qua e là nella storia evolutiva degli animali, è comparso il fenomeno del dimorfismo (più raramente polimorfismo) degli spermatozoi, cioè la produzione di tipi diversi di spermatozoi da parte del medesimo individuo. Poiché tali 'invenzioni' sono state indipendenti l'una dall'altra, non è possibile delineare una regola generale che spieghi il fenomeno. Fra i gruppi più importanti che hanno adottato questa strategia si annoverano i

Afrodite, la dea di Cipro, che suscita dolce desiderio negli dèi e soggioga le razze

lepidotteri (farfalle e falene), i molluschi gasteropodi (chioccioline e forme affini) [Fig. 2], alcuni centopiedi, e gli anellidi oligocheti tubificidi (vermi acquatici assai comuni nei sedimenti del mondo intero) [Fig. 12 e 13]. Sono state avanzate numerose ipotesi per spiegare la presenza di dimorfismo spermatico¹⁷ nei vari gruppi animali: facilitazione alla fecondazione, filtro per eliminare spermatozoi di altri maschi, nutrienti per lo sperma, riempimento a basso costo degli organi genitali delle femmine per impedire la fecondazione da parte di altri maschi (si veda articolo di Alessandro Devigili in questo numero di *Animot*). Queste ipotesi, naturalmente, non sono mutuamente esclusive, ed è possibile che più d'una concorra a spiegare il fenomeno in phyla diversi.

Gli spermatozoi dei due tipi sono spesso differenziati in molte delle caratteristiche, ma di solito solo uno dei due tipi è in grado di fecondare, ed è chiamato euspermatozoo. L'altro dei due tipi non contribuisce geneticamente alla produzione di figli, al punto che spesso è privo di materiale genetico (nelle farfalle, ad esempio, il nucleo viene espulso durante la spermiogenesi), ed è perciò chiamato paraspermatozoo. È dunque chiaro che l'animale che "decide" di produrre paraspermatozoi, in qualche modo rinuncia ad investire nella riproduzione una parte delle sue cellule germinali, dunque deve avere vantaggi che in qualche modo lo compensino. In due dei gruppi menzionati, i molluschi gasteropodi e gli oligocheti tubificidi, sembra che la funzione principale dei paraspermatozoi sia quella del trasporto degli euspermatozoi verso la loro destinazione [Fig. 2 e 13]. Ciò avviene con modalità diverse nelle varie specie, e alcune soluzioni possono essere definite quantomeno fantascientifiche. In molte specie di molluschi gasteropodi, ad esempio [Fig. 2], il paraspermatozoo è una cellula enorme e priva di nucleo, dotato di un numero elevato di axonemi (fino a un migliaio!), che possono essere o interni alla cellula, che viene quindi trasformata in una lamina ondulante con l'aspetto di un enorme essere ci-

17.

Irène Till-Bottraud, Dominic Joly, D. Lachaise, Rhonda R. Snook, *Pollen and sperm heteromorphism: convergence across kingdoms?*, "Journal of Evolutionary Biology", 18, 2005, pp. 1-18.

18.

Scott Pitnick, David J. Hosken, and Tim Birkhead, *Sperm morphological diversity*. In *Sperm biology: an evolutionary perspective*, a cura di Tim R. Birkhead, David J. Hosken, and Scott Pitnick, Elsevier, Amsterdam, 2009, pp. 69-149.

degli uomini mortali, gli uccelli del cielo e tutte le specie animali, che la terra e il

liato. Gli euspermatozoi si attaccano come aerei al terminale di un aeroporto e si fanno trasportare. La struttura nel suo complesso prende il nome di spermatozeugma. Negli oligocheti tubificidi – il cui rappresentante più noto è quel *Tubifex* che viene venduto nei negozi di acquario come cibo per i pesci – la situazione è invertita: anch'essi formano grandi (visibili a occhio nudo!) spermatozeugmi che servono al trasporto degli euspermatozoi, ma si tratta di strutture chiuse formate da un involucro di paraspermatozoi con i nuclei degenerati, e dunque praticamente solo delle lunghe code dotate di mitocondri, strettamente collegati fra loro, a formare una camera interna protetta. All'interno di questa camera sono alloggiati gli euspermatozoi che si fanno trasportare [Fig. 12 e 13]. Probabilmente, in prossimità dell'uovo, l'involucro di paraspermatozoi si rompe, lo spermatozeugma si lacera e libera gli euspermatozoi fecondanti.

Al termine di questa carrellata sulle “infinite forme bellissime” che assumono gli spermatozoi degli animali, è lecito chiedersi quali siano le spinte che guidano l'evoluzione di queste cellule. Perché gli spermatozoi hanno questa incredibile varietà di forme, ma questo non accade per altre cellule (fra cui le uova!)? Abbiamo visto che l'evoluzione degli spermatozoi è determinata dalla posizione filogenetica dell'animale che li produce e contemporaneamente dalla necessità “fisiologica” di fecondare correttamente. Detto ciò: perché una forma a cavatappi è stata inventata ripetutamente da vari gruppi animali? Perché gruppi così importanti come i nematodi (gli animali più numerosi sulla Terra) hanno spermatozoi privi di flagello, e così simili a una cellula corporea da renderne difficile il riconoscimento? Perché alcune strutture degli spermatozoi crescono a dismisura (ho già citato i 58 μm dello spermatozoo di *Drosophila bifurca*, aggiungo i 93 μm – quasi un decimo di millimetro! – dell'acrosoma di *Branchiobdella astaci*, un vermetto dalla lunghezza totale di un paio di millimetri)? Non conosciamo le risposte a queste domande. Probabilmente esse si trovano nelle interazioni con le vie genitali femminili: «... ma il sostegno empirico per questa prospettiva è debole [...] resta poco chiara la forma di selezione che guida la coevoluzione fra spermatozoi e femmine. Si tratta di selezione naturale, per esempio per prevenire l'ibridazione, aumentare l'efficienza di fecondazione o limitare la polispermia, o di selezione sessuale? E se è questa, in quale forma?»¹⁸