

COSA SUCCEDDE
DOPO LA COPULA?

LA COMPETIZIONE
SPERMATICA
RACCONTATA
DAI PESCI
DI TRINIDAD

ALESSANDRO DEVIGILI. Nato nel 1982 a Trento, dopo la maturità scientifica si trasferisce a Padova per iscriversi al corso di studi in Biologia. Si laurea nel 2007 in Biologia Evoluzionistica con una tesi di stampo etologico dal titolo: *Effetti del conflitto sessuale sulla fecondità femminile in Poecilia reticulata*. Dopo la laurea si sposta a Vienna presso il KLIVV (Konrad Lorenz Institute of Ethology) per un progetto dedicato agli ornamenti e alla scelta del partner negli uccelli. Nuovamente a Padova nel 2009, ottiene una borsa di dottorato presso il professor Andrea Pilastro. È Dottore di Ricerca in Biologia Evoluzionistica nel 2012 con la tesi dal titolo *Sexual selection in Poecilia reticulata: the maintenance of variability in male pre-and postcopulatory sexual traits*. Continua l'attività di ricerca pubblicando diversi articoli scientifici e collaborando con le università di Perth, Cordoba in Argentina e Port of Spain. Dopo tre anni come docente di supporto per i laboratori del corso in Anatomia Comparata (corso di laurea in Biologia), nel 2016 ottiene l'insegnamento per il corso in Biologia Animale di STAM (corso di laurea in Scienze e Tecnologie per L'Ambiente) insieme al professore Lorian Ballarin. Vincitore di un finanziamento svedese (Wenner-Gren Foundations) continuerà l'attività di ricerca assieme al professor John Fitzpatrick presso l'Università di Stoccolma.

L'evoluzione è un susseguirsi di atti riproduttivi (di generazioni) o meglio di cicli vitali, durante i quali gli organismi cambiano, nascono, si estinguono mentre si creano continuamente nuove specie.

M. BUIATTI, *Il benevolo disordine della vita*. UTET, Torino 2004, p. 15

PRENDIAMOLA LARGA: EVOLUZIONE, SELEZIONE SESSUALE E ACCOPPIAMENTI

1.
Accessibile su:
<http://bit.ly/C-Darwin> (ultimo accesso: marzo 2016).

2.
Charles Darwin, *Sull'origine della specie per elezione naturale ovvero Conservazione delle razze perfezionate nella lotta per l'esistenza*, N. Zanichelli e soci, Bologna 1864.

Fra tutti i biologi e naturalisti che fino ad ora hanno contribuito a spiegare la natura, il più conosciuto e forse contestato è certamente Charles Darwin. Pensando alla sua ricca produzione scientifica ampiamente disponibile online¹ la prima opera che salta in mente è senza dubbio "L'origine delle specie"², dove l'autore espone per la prima volta integralmente la sua teoria sull'evoluzione. In questo testo Darwin identifica nella selezione naturale (o "elezione", come tradotto inizialmente da Canestrini e

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

Salimbeni) il principale meccanismo attraverso cui avviene l'evoluzione dei viventi. Nella sua forma più essenziale, la teoria sostiene che gli individui più adatti a vivere in un certo ambiente sopravvivono con meno difficoltà rispetto agli altri e producono prole che, a sua volta, sarà più adatta all'ambiente in cui si trova. Il fatto che un individuo sia adatto o meno deriva dalle sue caratteristiche e la selezione, dunque, favorisce quei tratti che rendono gli individui più adatti (come l'aver il collo un po' più lungo in un ambiente in cui l'unica fonte di cibo sono le alte chiome degli alberi). Generazione dopo generazione questo processo porta ad un continuo adattamento e cambiamento nelle caratteristiche degli individui che costituiscono le specie: l'evoluzione (adattativa). Ma nel suo vastissimo lavoro Darwin riconosce e descrive anche un altro elemento molto importante per l'evoluzione: la selezione sessuale³. **A differenza della selezione naturale, dovuta a una disuguale sopravvivenza degli individui di una popolazione, la selezione sessuale deriva da una differente capacità degli individui di produrre discendenti o, come viene detto in gergo, dalla loro differente "fitness"⁴ o, in italiano, "successo riproduttivo"**. Per molto tempo si ritenne che questa capacità dipendesse soprattutto da due fattori, uno principalmente valido per le femmine e uno più importante per i maschi⁵. Per le prime la fitness sarebbe determinata dalla qualità del partner sessuale. Poiché le femmine producono un numero fisso e basso di uova (e quindi di figli), il modo migliore per massimizzare il proprio successo riproduttivo è fare in modo che queste uova siano fecondate da maschi di "buona qualità". In questo contesto per "qualità" si intende l'insieme di tutti gli elementi che possono a loro volta aumentare la fitness dei futuri figli: cure parentali, nidi ben costruiti, riserve di cibo, ma anche caratteristiche intrinseche del partner e legate ai suoi geni (in grado per esempio di conferire resistenza ai parassiti). Per i maschi, invece, una fitness elevata si otterrebbe accoppiandosi con un numero elevato di femmine, piuttosto che con femmine "di buona qua-

3. Charles Darwin, *L'origine dell'uomo e la scelta in rapporto col sesso*, UTET, Torino 1914.

4. Malte Andersson, *Sexual Selection*, Princeton University Press, Princeton 1994.

5. Andrea Pilastro, *Sesso ed evoluzione. La straordinaria storia evolutiva della riproduzione sessuale*, Bompiani, Milano 2007.

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

6. Göran Arnqvist Locke Rowe, *Sexual conflict*, Princeton University Press, Princeton 2005.
7. Justin Marshall; Karen Carleton; Thomas Cronin, *Colour vision in marine organisms*, "Current Opinion in Neurobiology", 34, 2015, pp. 86-94.
8. Malte Andersson; Leigh W. Simmons, *Sexual selection and mate choice*, "Trends in Ecology and Evolution", 21, 2006, pp. 296-302.
9. William G. Eberhard, *Postcopulatory sexual selection: Darwin's omission and its consequences*, "Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America", 106, 2009, pp. 10025-10032.
10. Tim Birkhead; Anders Møller, *Sperm Competition and Sexual Selection*, Academic Press, Cambridge- Massachusetts 1998.
11. Geoff A. Parker, *Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects*, "Biological Reviews", 45, 1970, pp. 525-567.

lità". Non che la qualità del partner per loro non sia importante, solo conta meno della quantità. I maschi infatti producono in un solo eiaculato un numero di spermatozoi talmente elevato (da pochi milioni a diversi miliardi a seconda della specie) da potere virtualmente fecondare molte più uova di quante ne potranno mai trovare. Questi scenari sono ipotetici e rappresentano gli estremi di un continuum: in natura le cose variano progressivamente da specie a specie, con situazioni che possono essere anche speculari, in cui i maschi scelgono e le femmine puntano sul numero di partner⁶. Considerando la situazione generale, comunque, si può affermare che la selezione sessuale ha portato all'evoluzione di meccanismi che permettono ai maschi di competere fra di loro per ottenere più accoppiamenti possibili (e possibilmente monopolizzarli) e alle femmine di determinare con quale maschio sia meglio accoppiarsi. È proprio grazie a questi processi che il regno animale è tanto vario e variopinto, con specie dalle forme più disparate e dai colori che i nostri occhi non sono neppure in grado di percepire⁷. **Zanne e muscolature possenti, ma anche penne stravaganti e corteggiamenti elaborati sono tutte conseguenze della selezione sessuale⁸.**

È DOPO CHE SUCCUDE?

Un aspetto della biologia riproduttiva che Darwin (e per molto tempo anche chi lo ha seguito) non ha però approfondito riguarda ciò che avviene durante e dopo la copula⁹. Tutti i processi di selezione sessuale sopra descritti si possono infatti ripetere in modo analogo dopo l'atto sessuale¹⁰. In particolare, se le femmine sono promiscue (si parla in questo caso di poliandria) e gli spermatozoi di più maschi possono gareggiare per tentare di fecondare le stesse uova, si osserva la cosiddetta "competizione spermatica". Geoffrey Alan Parker fu il primo che descrisse e studiò scrupolosamente questo processo¹¹. Per primo

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

teorizzò come la competizione spermatica porti all'evoluzione di caratteristiche maschili che permettono ai loro possessori di aumentare la competitività del loro eiaculato e/o che permettono loro di ridurre il rischio di dover competere con altri maschi. Nelle specie in cui la competizione spermatica è forte, infatti, i maschi producono eiaculati contenenti molti spermatozoi spesso accompagnati da sostanze accessorie che rendono difficile alla femmina il riaccoppiarsi. Ma la selezione sessuale postcopulatoria comprende anche un altro processo in cui, questa volta, le attrici sono le femmine. **Proprio come possono scegliere con quale partner accoppiarsi, allo stesso modo possono favorire o sfavorire gli spermatozoi di alcuni maschi rispetto a quelli di altri. Si parla in questo caso di "scelta criptica femminile"**¹². Questi processi, che determinano la cosiddetta "selezione sessuale postcopulatoria", sono rimasti "nascosti" o poco considerati dagli scienziati per due motivi principali. Il primo è che spesso avvengono su scala microscopica e quindi sono (o erano) difficili da identificare, descrivere e misurare. Il secondo è che per molto tempo si è ritenuto che in buona parte delle specie animali persistesse una diffusa monogamia sessuale. Se così fosse, la competizione spermatica non esisterebbe e le femmine non avrebbero nessun vantaggio a selezionare gli spermatozoi di diversi maschi, dal momento che la scelta avverrebbe a priori prima dell'accoppiamento¹³.

Oggi sappiamo che la monogamia, nel regno animale, è molto poco diffusa e che spesso sia maschi che femmine generano figli con più di un partner¹⁴. Questa consapevolezza si è sviluppata sia grazie alle più accurate osservazioni comportamentali, che alle nuove tecniche di biologia molecolare. Queste ultime, con costi oggi molto ridotti, permettono di individuare inequivocabilmente un'eventuale poligamia, senza necessità di osservare il comportamento riproduttivo delle specie in natura.

Si parla quindi di selezione sessuale postcopulatoria quando ad essere selezionati (dall'ambiente, dai ri-

12. William G. Eberhard, *Female Control: Sexual Selection by Cryptic Female Choice*, Princeton University Press, Princeton 1996.

13. A. Pilastro, *Sesso ed evoluzione*, cit.

14. Ibidem. Tim Birkhead, *Promiscuità. Una storia evolutiva della competizione spermatica e del conflitto sessuale*, Garzanti Libri, Milano 2002.

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

15.

Scott Pitnick; David J. Hosken, *Postcopulatory sexual selection*, in *Evolutionary Behavioral Ecology* a cura di David F. Westneat, Charles W. Fox, Oxford University Press, New York 2010, pp. 378-399.

16.

Leigh W. Simmons; John L. Fitzpatrick, *Sperm wars and the evolution of male fertility* "Reproduction", 144, 2012, pp. 519-534.

17.

Benjamin Pélissié; Philippe Jarne; Violette Sarda; Patrice David, *Disentangling precopulatory and postcopulatory sexual selection in polyandrous species*, "Evolution", 68, 2014, pp. 1320-1331; Julie M. Collet, David Richardson, Kirsty Worley, Tommaso Pizzari, *Sexual selection and the differential effect of polyandry*, "Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America", 5, 2012, pp. 8641-5; Lucas Marie-Orleach; Tim Janicke; Dita B. Vizoso; Mika Eichmann; Lucas Schärer, *Quantifying episodes of sexual selection: Insights from a transparent worm with fluorescent sperm*, "Evolution", 70, 2015, pp. 314-328.

18.

Alessandro Devigili; Jonathan P. Evans; Andrea Di Nisio; Andrea Pilastro, *Multivariate selection drives concordant patterns of pre- and postcopulatory sexual selection in a livebearing fish*, "Nature Communication", 6, 2015, articolo numero 8291.

19.

Anne E. Houde, *Sex, Color, and Mate Choice in Guppies*, Princeton University Press, Princeton 1997.

vali o dal partner) non sono gli individui, ma i gameti, e di solito gli spermatozoi. Proprio come la selezione sessuale precopulatoria, quella cioè che avviene prima dell'accoppiamento, anche quella postcopulatoria deriva da una grande variabilità nella fitness riproduttiva degli individui. In questo caso tale variabilità è data dal diverso successo nel fecondare le uova (per i maschi), o nello scegliere gli spermatozoi (per le femmine).

Scelta criptica femminile e competizione spermatica sono due processi con un ruolo evolutivo fondamentale in tutto il regno animale e in alcuni casi sono l'unico (o quasi) tipo di selezione sessuale che si osserva¹⁵. Basti pensare a tutte le specie sessili, quelle cioè che rimangono più o meno ancorate al substrato su cui vivono. In queste specie animali (e nelle piante in generale) ogni interazione fra individui avviene quasi esclusivamente a livello dei gameti. In molte specie di echinodermi e bivalvi, ad esempio, grandi agglomerati di maschi e femmine liberano i gameti contemporaneamente, generando un'intensissima competizione fra gli spermatozoi dei vari maschi per fecondare le uova disponibili¹⁶. In tali specie, questo è il momento in cui maggiormente viene determinato chi produrrà più discendenti. Il risultato dipende proprio dalla competizione spermatica.

Livelli molto elevati di competizione spermatica e scelta criptica si osservano però anche in specie non sessili. Alcuni lavori recentemente pubblicati dimostrano come la forza della selezione sessuale postcopulatoria sia paragonabile a quella della selezione sessuale precopulatoria¹⁷, per lo meno nelle specie considerate in questi studi (gallo, lumaca e un verme piatto). Nel pesce tropicale *Poecilia reticulata* (fig. 1), ancora, si è visto che quasi il 40 % della variabilità nel numero di piccoli prodotti dai maschi è dato dal loro successo a livello postcopulatorio¹⁸. Questa specie è talmente utilizzata negli studi di selezione sessuale postcopulatoria da diventare uno dei modelli tipici per questo tipo di ricerca¹⁹. Si tratta di un piccolo pesce d'ac-

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



Fig. 1. Femmina e maschio di *P. reticulata*. Esemplari originari del torrente Tacarigua sull'isola di Trinidad. La femmina, in primo piano, è di dimensioni maggiori e presenta una colorazione mimetica tendente al grigio/argento. Il maschio, più piccolo, è caratterizzato dal gonopodio, la pinna anale modificata usata per il trasferimento degli sperm. Nella realtà i maschi sono ricoperti da numerose macchie colorate (tutte le tinte dal giallo al rosso, dal verde al viola, dal bianco al nero).

qua dolce originario di Trinidad e Tobago ma largamente diffuso, insieme ad alcune specie affini, in tutto il mondo. In questa specie, come nella altre che compongono la famiglia dei Poeciliidi, la fecondazione è interna e l'accoppiamento avviene attraverso l'intromissione da parte del maschio di una pinna anale modificata, chiamata gonopodio, all'interno del gonoporo femminile²⁰. Il sistema di accoppiamento di queste specie è vario e comprende accoppiamenti sia cooperativi che coercitivi. Nel primo caso le femmine accettano il partner in seguito al suo corteggiamento mentre nel secondo si tratta di veri e propri tentativi di stupro²¹. Queste differenti tattiche di accoppiamento da parte dei maschi, corteggiamento e accoppiamento coercitivo, sono presenti in rapporto

20.

Oscar Rios-Cardenas; Molly Morris, *Maintenance of an alternative reproductive strategy in the Swordtail Xiphophorus Multilineatus*, in *Ecology and Evolution of Poeciliid Fishes*, a cura di Jon Evans, A. Pilastro, & I. Schlupp, University of Chicago Press, Chicago 2011, pp. 187-196.

21.

A. E. Houde, *Sex, Color, and Mate Choice in Guppies*, cit.

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

22.

O. Rios-Cardenas; M. Morris, *Maintenance of an alternative reproductive strategy in the Swordtail Xiphophorus Multilineatus*, cit., pp. 187-196.

23.

David N. Reznick, *The structure of guppy life histories - the tradeoff between growth and reproduction*, "Ecology", 64, 1983, pp. 862-873.

24.

Ernst Johannes Schmidt, *Racial investigations IV. The genetic behavior of a secondary sexual character*, "CR Trav Lab Carlsberg", 14, 1920, p. 227.

25.

Geoff A. Parker, Catherine M. Lessells, Leigh W. Simmons, *Sperm competition games: A general model for precopulatory male-male competition*, "Evolution", 67, 2013, pp. 95-109.

26.

Tim Birkhead; David J. Hosken; Scott Pitnick, *Sperm Biology: An Evolutionary Perspective*, Academic Press, Londra 2009.

diverso a seconda delle specie e il loro utilizzo è in genere piuttosto variabile anche all'interno della stessa specie²². Le femmine, dal canto loro, sono tipicamente promiscue e si accoppiano cooperativamente con 2 o 3 maschi ad ogni ciclo riproduttivo. **Inoltre, sono in grado di immagazzinare gli spermatozoi dei partner per lunghi periodi (mesi) all'interno dell'apparato riproduttore, pronti per essere utilizzati in caso ci fosse penuria di maschi**²³.

Poliandria, copule coercitive e stoccaggio degli spermatozoi fanno sì che ad ogni ciclo riproduttivo, all'interno delle femmine, siano presenti eiaculati di molti maschi, situazione ideale per un'accesa competizione spermatica. In effetti la letteratura storica sulla competizione spermatica nei Poecilidi risale al 2° decennio del secolo scorso²⁴ e da allora questa famiglia di pesci si è dimostrata molto utile nello studio della competizione spermatica e della selezione postcopulatoria in generale.

Per capire bene in che modo la selezione sessuale postcopulatoria influenzi l'evoluzione di questi animali è utile descrivere quali adattamenti ha favorito e su quali tratti agisce maggiormente. Se da una parte sembra intuitivo come possa influenzare le caratteristiche degli spermatozoi, meno ovvio risulta il suo effetto nel promuovere adattamenti non riconducibili all'eiaculato²⁵. La selezione postcopulatoria, infatti, può favorire nell'individuo adattamenti morfologici (la forma dei genitali), fisiologici (la produzione di particolari feromoni) o comportamentali (le strategie di *mate guarding*).

SELEZIONE POSTCOPULATORIA E SPERMA

Fra tutti i possibili target della selezione postcopulatoria il più ovvio e uno dei più studiati è lo sperma²⁶ (una breve raccolta dei risultati ottenuti a riguardo e validi per diversi gruppi animali è presente nella tabella 1). Questo vale indiscutibilmente anche per la famiglie dei Poecilidi. In questi

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

peschi, durante la breve copula, i maschi inseminano la femmina con dei “pacchetti spermatici”, detti spermatozeugmi. Si tratta di agglomerati contenenti circa 20 mila spermatozoi ciascuno impacchettati a formare delle piccole palline e tenuti assieme da proteine simili alle mucine²⁷. In queste specie sono molto poche e poco conosciute le componenti dell'ejaculato extra-spermatiche (come il fluido seminale) e nessuno studio le ha al momento prese in considerazione. Limitandosi dunque alla componente strettamente gametica, le ricerche svolte in queste specie si sono incentrate principalmente su due caratteristiche dello sperma: il numero di spermatozoi prodotti e la loro velocità di nuoto²⁸.

Risultati interessanti si sono ottenuti da esperimenti di selezione lineare svolti con *P. reticulata*²⁹. Con questa tecnica è possibile stimare con precisione l'intensità della selezione che agisce su più tratti contemporaneamente³⁰. Nello studio i ricercatori hanno permesso a maschi e femmine di *Poecilia* di accoppiarsi liberamente per qualche giorno ed in seguito hanno stimato la fitness di tutti i maschi utilizzati contando i piccoli prodotti da ognuno. Contemporaneamente i ricercatori hanno misurato i tratti sessuali dei maschi (ornamenti, comportamento sessuale e anche caratteristiche dell'ejaculato) e valutato quali fossero quelli che influissero, e in che modo, sul loro successo. I risultati dello studio sembrerebbero indicare che produrre tanti spermatozoi sia svantaggioso: i maschi che dopo il periodo passato con le femmine avevano riserve spermatiche maggiori erano quelli che lasciavano meno discendenti. Questo risultato è in contrasto con numerosi studi comparativi in cui è stato dimostrato come ci sia una correlazione positiva fra produzione di spermatozoi e competizione spermatica³¹. Il risultato ottenuto in *P. reticulata* è poi ragionevolmente contro intuitivo: perché produrre tanti spermatozoi dovrebbe sfavorire un maschio? Una spiegazione possibile, fornita dagli stessi au-

27.

H. Greven, *Gonads, genitals, and reproductive biology*, in *Ecology and Evolution of Poeciliid Fishes*, cit., pp. 3-17.

28.

Jonathan P. Evans; Andrea Pilastro, *Postcopulatory sexual selection*, idem, pp. 197-208.

29.

Megan L. Head; Anna K. Lindholm; Robert Brooks, *Operational sex ratio and density do not affect directional selection on male sexual ornaments and behavior*, in “*Evolution*”, 62, 2008, pp. 135-144.

30.

Russel Lande; Stevan J. Arnold, *The measurement of selection on correlated characters*, “*Evolution*”, 37, 1983, pp. 1210-1226.

31.

Clint D. Kelly; Michael D. Jennions, *M. D. Sexual selection and sperm quantity: meta-analyses of strategic ejaculation*, “*Biological Reviews*”, 88, 2011, pp. 863-884.

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

32.

Stephen C. Stearns, *Trade-offs in life-history evolution*, "Functional Ecology", 3, 1989, pp. 259-268.

33.

Andrea S. Aspbury, *Sperm competition effects on sperm production and expenditure in sailfin mollies, Poecilia latipinna*, "Behavioral Ecology", 18, 2007, pp. 776-780.

34.

Chiara Boschetto; Clelia Gasparini; Andrea Pilaastro, *Sperm number and velocity affect sperm competition success in the guppy (Poecilia reticulata)*, "Behavioral Ecology and Sociobiology", 65, 2011, pp. 813-821.

35.

Clelia Gasparini; Leigh W. Simmons; Maxine Beveridge; Jonathan Evans, *Sperm swimming velocity predicts competitive fertilization success in the green swordtail Xiphophorus helleri*, "PLoS ONE", 5, 2010, e12146.

36.

Rhonda R. Snook, *Sperm in competition: not playing by the numbers*, "Trends in Ecology and Evolution", 20, 2005, pp. 46-53.

tori dell'esperimento, è che questa caratteristica dell'eiaculato potrebbe essere in *trade-off*³² con altre caratteristiche spermatiche. Se così fosse, produrre tanti spermatozoi obbligherebbe i maschi a ridurre la qualità (in termini di velocità o vitalità) con un effetto complessivo potenzialmente svantaggioso. Un'altra spiegazione potrebbe invece essere metodologica. Bisogna infatti tenere conto che in questo studio il numero di spermatozoi prodotti dai maschi è stato misurato dopo l'esperimento di selezione. Così facendo la misura ottenuta potrebbe rappresentare non tanto le riserve spermatiche complessive dei maschi quanto piuttosto la quantità di spermatozoi utilizzati durante l'esperimento. In altre parole, i maschi che dopo l'esperimento avevano pochi spermatozoi e risultavano positivamente selezionati erano quelli che durante l'esperimento avevano dato maggior fondo alle proprie riserve spermatiche³³. Boschetto e collaboratori³⁴ hanno infatti dimostrato come, indipendentemente dalla quantità di spermatozoi prodotti, il numero di spermatozoi inseminati nella femmina costituisce il più importante fattore che determina il successo di competizione spermatica. In questo esperimento femmine vergini di *P. reticulata* sono state inseminate artificialmente con le spermatozoefughe di 2 maschi differenti. Controllando con precisione il numero di spermatozoefughe inseminate nella femmina è stato possibile dimostrare sia che il numero di spermatozoi trasferiti è il fattore più importante sia che, a parità di numero, la velocità degli spermatozoi è ciò che ne determina il successo: gli spermatozoi più veloci sono quelli che più probabilmente vinceranno la competizione spermatica. Questo risultato è in accordo sia con quanto trovato in altri Poecilidi³⁵ che con i dati riguardanti altri taxa³⁶.

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

MORFOLOGIA DEGLI SPERMI					
	DIMENSIONE DEI TESTICOLI / NUMERO DI SPERMI PRODOTTI	DIMENSIONI DEL COLLETO	DIMENSIONI DELLA TESTA	DIMENSIONI DELLA CODA	VELOCITÀ O VITALITÀ DEGLI SPERMI
MAMMIFERI					
Studi comparativi	+, 0	+	+, 0	+, 0	+
Pipistrelli	+	NA	NA		NA
Roditori	+	+	0	+, 0	+
Ungulati	+	NA	NA	0	NA
Marsupiali e monotremi	+	0	0	+	NA
Primati	+	NA	NA	+, 0	+
UCCELLI					
Studi comparativi	+	+	0	+, 0	NA
Fringuelli	NA	0	+	+	NA
Merli	NA	0	+	+	+
PESCI					
Studi comparativi	+	NA	NA	+, -	NA
Ciclidi africani	+	NA	NA	+	+
Squali	+	NA	NA	NA	NA
RETTILI E ANFIBI					
Rane	+	+	NA	+	NA
Serpenti	NA	+	+	+	NA
INVERTEBRATI					
Studi comparativi	NA	+	+	+	NA
Farfalle	+	NA	NA	+	NA
Insetti sociali	+	NA	NA	0	NA
Grilli	+	NA	NA	NA	NA
Lucciole	+	NA	NA	NA	NA

Tab. 1. Raccolta dei risultati di alcuni studi svolti per testare l'effetto della competizione spermatica sull'investimento in tratti spermatici. +, - e 0 rappresentano una correlazione rispettivamente positiva, negativa o nulla fra la competizione spermatica presente e l'investimento dei maschi nel tratto. NA = tratto non analizzato³⁷.

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

37.

Per una lista più completa e le relative fonti si veda: L. W. Simmons; J. L. Fitzpatrick, *Sperm wars and the evolution of male fertility*, pp. 519-534.

38.

Ibidem.

39.

T. Pizzari; G.A. Parker, *Sperm competition and sperm phenotype*, in *Sperm Biology: an Evolutionary Perspective*, cit., pp. 207-245.

40.

Thomas M. Roberts; Murray Stewart, *Nematode sperm locomotion*, "Current opinion in cell biology", 7, 1995, pp. 13-17.

41.

Stuart Humphries; Jonathan P. Evans; Leigh W. Simmons, *Sperm competition: linking form to function*, "BMC Evolutionary Biology", 8, 2008.

42.

Scott Pitnick, *Investment in testes and the cost of making long sperm in Drosophila*, "The American Naturalist", 148, 1996, pp. 57-80.

43.

T. Birkhead; D. J. Hosken; S. Pitnick, *Sperm Biology: An Evolutionary Perspective*, cit.

44.

Benjamin M. Friedrich; Frank Julicher, *Chemotaxis of sperm cells*, "Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America", 104, 2007, pp. 13256-13261.

45.

Harry Moore; Katerina Dvorakova; Nicolas Jenkins; William Breed, *Exceptional sperm cooperation in the wood mouse*, "Nature", 418, 2002, pp. 174-177.

46.

B. M. Friedrich; F. Julicher, *Chemotaxis of sperm cells*, cit., pp. 13256-13261.

Fra le altre caratteristiche degli spermatozoi solitamente studiate in relazione al loro ruolo nella competizione spermatica, le più comuni sono la loro morfologia e la vitalità³⁸.

Quando si considera la morfologia degli spermatozoi è importante tenerne in considerazione sia la dimensione sia la forma³⁹. La dimensione di uno spermatozoo viene comunemente misurata valutando la lunghezza delle sue componenti: testa, colletto e coda (con diversissime varianti a seconda della specie⁴⁰). La coda si comporta come un elica imprimendo il moto alla cellula. Il colletto è di solito la sede principale dei mitocondri, gli organelli adibiti alla produzione di energia, e rappresenta il motore dello spermatozoo. La testa è il contenitore dell'informazione genetica che verrà trasmessa alla generazione futura. Gli studi effettuati per determinare il ruolo delle dimensioni degli spermatozoi nel successo postcopulatorio dei maschi non hanno portato a risultati univoci⁴¹. Appare evidente che, in molte specie, la selezione che agisce su queste componenti sia molto forte⁴², come suggerisce la presenza di spermatozoi con teste dalle forme stravaganti⁴³. Questa componente, che funge sempre da contenitore per il materiale genetico, può avere anche altre funzioni. La sua forma può determinare il tipo di nuoto dello spermatozoo. Nelle specie a fecondazione esterna, ad esempio, determina nuoto dalla traiettoria circolare, utile per "cercare" le cellule uovo in un ambiente aperto⁴⁴. Nei roditori, un uncino presente in questa parte della cellula le conferisce la capacità di legarsi agli spermatozoi fratelli per nuotare più velocemente, formando dei 'treni di spermatozoi'⁴⁵. In tutti i mammiferi e in molti altri gruppi animali può contenere particolari enzimi che permettono allo spermatozoo di entrare nell'uovo (reazione acrosomale). Molto spesso poi presenta sulla superficie esterna i recettori chimici che guidano lo spermatozoo, attraverso la chemiotassi, verso i gameti femminili⁴⁶.

Nei Poecilidi, tuttavia, a differenza di quanto osservato in molti altri gruppi tassonomici, la morfologia

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

degli spermatozoi sembra poco importante⁴⁷. Se numero di spermatozoi prodotti e velocità sono ciò che determinano *in primis* il successo postcopulatorio dei maschi, c'è però un'altra caratteristica dell'eiaculato che sembra essere altrettanto importante in queste specie: la vitalità degli spermatozoi⁴⁸. Questa proprietà può essere vista sotto due aspetti: la percentuale di gameti vitali (mobili e potenzialmente in grado di fecondare le uova) al momento dell'eiaculazione, e la capacità degli spermatozoi di rimanere vitali per lunghi periodi di tempo, detta 'longevità' dell'eiaculato⁴⁹. Il primo aspetto gioca sempre un ruolo importante poiché influenza direttamente il numero di spermatozoi che partecipano attivamente alla competizione spermatica: produrre quantità enormi di spermatozoi non vitali sarebbe come non produrli (anche se talvolta possono rivelarsi utili⁵⁰). Il secondo aspetto è invece particolarmente rilevante quando il tempo necessario per raggiungere e fecondare le uova è lungo. Questo succede molto frequentemente nelle specie a fecondazione interna. **Nei mammiferi, per esempio, possono trascorrere alcuni giorni prima che gli spermatozoi raggiungano le uova e questo periodo è sufficiente per selezionare i gameti più longevi. Questa caratteristica è poi drasticamente importante in quelle specie in cui le femmine sono in grado di immagazzinare gli spermatozoi per lunghi periodi di tempo**⁵¹. Negli insetti sociali (come api e formiche) ad esempio le regine si accoppiano una sola volta nella vita ma generano prole per i mesi o anni a venire, utilizzando gli spermatozoi debitamente immagazzinati⁵². Situazioni paragonabili si osservano anche in molti vertebrati⁵³. Le femmine delle testuggini di terra preferiscono gli spermatozoi ottenuti durante la stessa stagione riproduttiva ma ne mettono sempre un po' da parte. Se non riescono a trovare un maschio durante la stagione corrente, possono fecondare le uova con gli spermatozoi ottenuti gli anni prima⁵⁴. Tornando ai pesci, nel gruppo dei Poecilidi, le femmine sono in grado di mantenere gli spermatozoi vitali (all'interno di particolari strutture del gonodotto) per lunghi periodi⁵⁵. In *P. reticulata* lo stoc-

47.

J. P. Evans; A. Pilastro, *Postcopulatory sexual selection*, idem, cit., pp. 197-208.

48.

R. R. Snook, *Sperm in competition: not playing by the numbers*, pp. 46-53; Pula Stockley; Matthew Gage, Anders Pape Moller, *Sperm competition in fishes: The evolution of testis size and ejaculate characteristics*, "The American Naturalist", 149, 1997, pp. 933-954.

49.

Klaus Reinhardt, *Evolutionary consequences of sperm cell aging*, "The Quarterly Review of Biology", 82, 2007, pp. 375-393.

50.

T. Pizzari; G. A. Parker, *Sperm competition and sperm phenotype*, cit., pp. 207-245.

51.

Teri Orr; Marlene Zuk, *Sperm storage*, "Current Biology", 22, 2012, pp. 8-10.

52.

Boris Baer, *Sexual selection in Apis bees*, "Apidologie", 36, 2005, pp. 187-200.

53.

Tim Birkhead; Anders P. Moller, *Sexual Selection and the Temporal Separation of Reproductive Events - Sperm Storage Data from Reptiles, Birds and Mammals*, "The Biological Journal of the Linnean Society", 50, 1993, pp. 295-311.

54.

Devon E. Pearse, John C. Avise, *Turtle mating systems: Behavior, sperm storage, and genetic paternity*, "Journal of Heredity", 92, 2001 pp. 206-211.

55.

H. Greven, *Gonads, genitals, and reproductive biology*, cit., pp. 3-17.

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

56.

Andres Lopez-Sepulcre; Swanne P. Gordon; Ian G. Paterson; Paul Bentzen; David N. Reznick, *Beyond lifetime reproductive success: the posthumous reproductive dynamics of male Trinidadian guppies*, "Proceedings of the Royal Society", 280, 2013, e11116.

57.

Patricia J. Moore; Edwin W. Harris; Tamara V. Montrose; Daniel Levin; Allen J. Moore, *Constraints on evolution and postcopulatory sexual selection: Trade-offs among ejaculate characteristics*, in "Evolution", 58, 2004, pp.1773-1780.

caggio può durare anche sei mesi e tale capacità ha conseguenze molto importanti per la fitness maschile: un recente lavoro ha dimostrato che fino al 15% dei piccoli nati in natura sono attribuibili a maschi non più in vita al momento della fecondazione⁵⁶. Il processo di selezione postcopulatoria sui maschi può quindi protrarsi per molto tempo, anche dopo la morte dei maschi stessi, quando la selezione naturale è cessata. Questo processo ha anche la conseguenza di aumentare il numero di eiaculati che possono interagire e pertanto rinforzare il processo stesso di selezione. Andrea Pilastro e colleghi, che da tempo svolgono ricerche in questo ambito utilizzando proprio *P. reticulata* come organismo modello, si sono recentemente interessati del ruolo che vitalità e longevità degli spermatozoi hanno nel determinare il successo di fecondazione delle uova dopo un lungo stoccaggio da parte della femmina. I risultati preliminari dimostrerebbero come spermatozoi più vitali e longevi conferiscano un vantaggio riproduttivo ai maschi nel lungo periodo. Un altro risultato interessante riguarda i *trade-off* presenti fra differenti caratteristiche spermatiche. Le risorse energetiche degli organismi sono infatti limitate e investire maggiormente in un tratto comporta la riduzione dell'investimento in altri tratti. Gli esperimenti di Pilastro e collaboratori dimostrano come gli spermatozoi veloci siano favoriti nel breve periodo mentre quelli longevi lo sono dopo molto tempo. I maschi tuttavia non riescono a produrre spermatozoi sia veloci che longevi⁵⁷ e tendono quindi a intraprendere o l'una o l'altra strada. Ciò che determina quali sono le strategie ottimali di investimento è l'ambiente, sia biotico che abiotico. Gli individui che, in un dato contesto, riescono ad ottimizzare al meglio i propri investimenti energetici, sviluppando maggiormente alcuni tratti rispetto ad altri, otterranno una maggiore sopravvivenza e lasceranno più discendenti. Questi, assomigliando ai genitori, investiranno nello stesso modo e saranno più adatti all'ambiente in cui si trovano rispetto ai competitori.

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

SELEZIONE POSTCOPULATORIA E TRATTI NON SPERMATICI

La selezione postcopulatoria non agisce solo sulle caratteristiche dell'ejaculato. La morfologia dei genitali, ad esempio, è un altro elemento fortemente sottoposto a questo tipo di selezione⁵⁸. Ne è prova l'estrema variabilità della forma dei genitali (soprattutto maschili) presente in natura. In alcuni insetti la diversificazione è tanto spinta che specie morfologicamente indistinguibili possono essere riconosciute proprio dalla forma dell'apparato riproduttore⁵⁹. La famiglia dei Poecilidi bene rappresenta questa grandissima diversificazione sia intra che interspecifica. Tale variabilità è dovuta proprio alle forti spinte selettive che agiscono su questi tratti a livello postcopulatorio⁶⁰. A livello intraspecifico, studi effettuati su *P. reticulata* hanno dimostrato come la lunghezza del gonopodio influenza la capacità dei maschi di trasferire gli spermatozoi, soprattutto durante le copule coercitive. Come conseguenza, nelle popolazioni dove questo tipo di tattica è più utilizzato, la lunghezza dei gonopodi è generalmente maggiore⁶¹. Studi comparativi fra diverse specie hanno dimostrato che nei Poecilidi in cui la copula coercitiva è più diffusa i maschi hanno gonopodi più lunghi e dalla forma più complessa⁶². L'evoluzione di genitali maschili elaborati⁶³ (fig. 2), che in questa famiglia spesso presentano strutture accessorie con funzione tattile (*gonopodial hood*) o di ancoraggio (*gonopodial hook*), ha portato alla comparsa nelle femmine di strutture genitali con funzione di controllo e difesa nei confronti delle copule coercitive⁶⁴, generando nei due sessi una selezione sessuale antagonista⁶⁵.

Oltre ai tratti morfologici, anche quelli comportamentali possono essere influenzati, direttamente o indirettamente, dalla selezione sessuale postcopulatoria. In molte specie i maschi adottano comportamenti detti di *mate guarding* attraverso cui influenzano il comportamento sessuale della femmina o dei maschi rivali⁶⁶. Tali comportamenti servono a ridurre il rischio o l'in-

58. V. Mendez; Alex Cordoba-Aguilar, *Sexual selection and animal genitalia*, "Trends in Ecology and Evolution", 19, 2004, pp. 224-225.
59. David J. Hosken; Paula Stockley, *Sexual selection and genital evolution*, idem, pp. 87-93.
60. B. Langerhans, *Genital evolution*, in *Ecology and Evolution of Poeciliid Fishes*, cit., pp. 228-242.
61. Clint D. Kelly; Jean-Guy Godin; Ghana Abdallah, *Geographical variation in the male intromittent organ of the Trinidadian guppy (Poecilia reticulata)*, "Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie", 78, 2000, pp. 1674-1680; John D. Reynolds, *Should attractive individuals court more - theory and a test*, "The American Naturalist", 141, 1993, pp. 914-927.
62. Donn Eric Rosen; Arlea Tucker, *Evolution of secondary sexual characters and sexual behavior patterns in a family of viviparous fishes (Cyprinodontiformes: Poeciliidae)*, "Copeia", 2, 1961, pp. 201-212.
63. H. Greven, *Gonads, genitals, and reproductive biology*, cit., pp. 3-17.
64. George D. Constantz, *Sperm Competition in Poeciliid Fishes*, in *Sperm Competition and the Evolution of Animal Mating Systems*, a cura di Robert L. Smith, Academic Press, Orlando 1984, pp. 465-485.
65. G. Arnqvist Locke Rowe, *Sexual conflict*, cit.
66. M. Andersson, *Sexual Selection*, cit.

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



Fig. 2. Particolare del gonopodio di *P. reticulata* fotografato al microscopio elettronico a scansione (SEM). Si notano due piccoli uncini (*hook*) nella parte superiore e l'*hood*, una struttura sensoriale che, a causa della fissazione del preparato, appare arrotolata.

67.

Laura D. Dosen; Robert Montgomerie, *Mate preferences by male guppies (Poecilia reticulata) in relation to the risk of sperm competition*, "Behavioral Ecology and Sociobiology", 55, 2004, pp. 266-271.

68.

Palestina Guevara-Fiore; A. Skinner; Penelope J. Watt, *Do male guppies distinguish virgin females from recently mated ones?*, "Animal Behaviour", 77, 2009, pp. 425-431.

69.

Bob M. Wong; Miranda McCarthy, *Prudent male mate choice under perceived sperm competition risk in the eastern mosquito fish*, "Behavioral Ecology", 20, 2009, pp. 278-282; Martin Plath; Katja Kromuschynski; Ralph Tiedemann, *Audience effect alters male but not female mating preferences*, "Behavioral Ecology and Sociobiology", 63, 2009, pp. 381-390.

tensità della competizione spermatica poiché evitano che la femmina si accoppi con altri maschi. Alternativamente, come succede nei Poecilidi, i maschi possono ridurre la competizione spermatica dedicando più attenzioni a quelle femmine che ritengono non essersi già accoppiate: **potendo scegliere se corteggiare femmine che erano state viste in compagnia di maschi oppure femmine viste da sole, i maschi di *P. reticulata* preferiscono le seconde**⁶⁷. Un altro esperimento svolto con questa specie ha dimostrato come, per evitare la competizione spermatica, i maschi preferiscano accoppiarsi con le femmine vergini rispetto a quelle non vergini⁶⁸. Comportamenti simili, che suggeriscono come i maschi modifichino la propria scelta sessuale alla luce della futura competizione spermatica, sono stati osservati in specie cugine come *Gambusia holbrooki* e *P. mexicana*⁶⁹.

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

CONCLUSIONI

La selezione sessuale postcopulatoria è ritenuta dalla comunità scientifica un fattore molto importante nel determinare l'evoluzione di moltissime specie animali e può agire attraverso molti meccanismi differenti. In questo capitolo è stata descritta unicamente la competizione spermatica, ed in particolare quegli aspetti di questo processo che maggiormente sono conosciuti nella famiglia dei Poecilidi. Bisogna però ricordare che gli esempi presentati in questo capitolo non sono esaustivi di tutto quanto si può osservare nel resto del regno animale. Poco o nulla, ad esempio, è stato descritto del ruolo del liquido seminale (tutto ciò che viene eiaculato esclusi gli spermatozoi). Questa lacuna, perdonabile quando si descrivono i Poecilidi, sarebbe stata gravissima se si fosse voluto descrivere la competizione spermatica in altri animali. Sia in specie "lontane" da questo gruppo, come alcuni insetti, ma anche in altri pesci, come i gobidi, il successo postcopulatorio dei maschi è fortemente influenzato dalle caratteristiche del liquido seminale. Nulla, poi, è stato detto di come gli spermatozoi funzionano e di come l'efficienza di questi macchinari sia importante per raggiungere i gameti femminili. Ma ciò che maggiormente è stato trascurato non riguarda direttamente l'eiaculato ma piuttosto il ruolo della femmina nella selezione sessuale postcopulatoria. **La scelta criptica femminile, appena accennata, è in realtà altrettanto importante della competizione spermatica⁷⁰. L'ambiente interno alla femmina è in grado di influenzare così tanto il nuoto, la sopravvivenza o l'efficienza degli spermatozoi che, a volte, a decidere chi feconderà le uova è solo la femmina.** Questa selezione poi, non necessariamente è svolta dall'individuo. Altre volte sono i gameti femminili stessi a effettuare una scelta favorendo alcuni spermatozoi a scapito di altri.

Dovrebbe essere ormai un po' più chiaro per il lettore che, da un punto di vista evolutivistico, quello che può succedere fra maschi e femmine, anche a li-

70.

W. G. Eberhard, *Female Control: Sexual Selection by Cryptic Female Choice*, cit.

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

vello di gameti, sia tutt'altro che banale e semplice. Sebbene i progressi fatti negli ultimi anni siano impressionanti, molte domande riguardo la selezione sessuale postcopulatoria e il suo ruolo nell'evoluzione animale ancora attendono una risposta. La messa a punto di esperimenti sempre più mirati, ma anche la diffusione di tecniche di biologia molecolare sempre più avanzate e relativamente economiche, permetteranno in futuro di riempire queste lacune. Con buona probabilità fra i protagonisti di queste scoperte ci saranno anche i Poecilidi e i loro spermatozoi, che, anche se in maniera incompleta ma corretta, sono stati descritti in questo articolo.

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