

**Università degli Studi di Padova**

**Facoltà di Scienze MM.FF.NN**

**Corso di Laurea in Biologia**

**Curriculum Biologia Marina**

**Elaborato di Laurea**

**La determinazione del sesso nelle tartarughe  
marine: una sorprendente risposta adattativa**

**Tutor : MARIA BERICA RASOTTO**

**Laureanda : Gabriela Fedele**

**Anno Accademico 2008/2009**

## La determinazione del sesso nelle tartarughe marine: una sorprendente risposta adattativa

**Abstract-** In alcuni organismi il sesso di un individuo è determinato da fattori ambientali come temperatura, fotoperiodo, densità ed altre variabili. Uno tra i casi più diffusi è quello della TSD (temperature sex determination), presente in molti rettili ed alcuni pesci e per il quale, in base alla temperatura di incubazione delle uova, si svilupperà un maschio oppure una femmina. La determinazione del sesso dovuta a fattori ambientali anziché genetici (GSD) è correlata, in determinate condizioni ambientali, ad un vantaggio adattativo, poiché risulta finalizzata ad una ottimizzazione della fitness di uno dei due sessi. Le tartarughe marine fanno parte di questo gruppo di organismi e seguono il modello per il quale le alte temperature producono femmine, mentre le basse temperature conducono alla determinazione del sesso maschile. La temperatura di incubazione delle uova è responsabile di variazioni nell'attività dell'enzima *aromatasi*, quindi nella sintesi gonadica di estrogeni endogeni e, pertanto, responsabile della differenziazione gonadica che ha luogo in un determinato momento dello sviluppo embrionale, (thermo sensitive period). Il significato adattativo di tale fenomeno è stato ipotizzato nel modello realizzato da Charnov e da Bull nel 1977; la validità di tale modello è stata verificata dagli studi condotti da D. Conover sulla specie *Menidia menidia*, in cui il vantaggio adattativo è associato ad un dimorfismo sessuale nella taglia corporea a favore delle femmine.

## Introduzione

Le tartarughe marine compiono periodiche migrazioni tra le aree trofiche e quelle riproduttive. Le distanze percorse durante tali spostamenti sono considerevoli.

Le tartarughe marine esibiscono un alto grado di fedeltà verso la medesima spiaggia in stagioni riproduttive successive. Si ipotizza che le spiagge nelle quali nidificano possano essere le stesse nelle quali le femmine sono nate. Il momento dell'accoppiamento rappresenta l'unico momento di aggregazione in aree specifiche. Un primo riconoscimento del sesso è dato dalla lunghezza della coda (più lunga nei maschi) e dalla presenza di artigli (più sviluppati nei maschi). Le tartarughe marine scelgono la spiaggia di nidificazione secondo certi parametri. La spiaggia, infatti, deve: essere accessibile dal mare, essere alta per prevenire l'inondazione delle uova durante le maree, avere un substrato che faciliti la diffusione dei gas, avere un substrato umido adatto a prevenire il collasso del nido durante la costruzione. L'accoppiamento avviene in linea di massima a pochi km dalla spiaggia di deposizione; il maschio possiede sulle zampe anteriori delle unghie con cui blocca il carapace della femmina sotto di sé e la copulazione può durare anche parecchie ore. La fecondazione è interna. Dopo il periodo di accoppiamento, i maschi ritornano verso i siti di alimentazione, mentre le femmine si recano sulle spiagge per la deposizione che avviene di notte, come generalmente l'emersione dei piccoli dal nido, in modo da prevenire sia un essiccamento a causa della elevata temperatura diurna, sia per sfuggire più facilmente ai predatori terrestri ed aerei. Il periodo di incubazione è variabile tra i 44 e i 60 giorni. Dopo la schiusa i piccoli restano quiescenti per un giorno circa, rimanendo con il capo e le pinne anteriori sporgenti dall'uovo. Durante questo breve periodo il tuorlo viene riassorbito e il piastrone si raddrizza. Si ipotizza che i piccoli adottino meccanismi per orientarsi durante le loro migrazioni dal proprio nido al mare aperto. I piccoli appena fuori dal nido si servono primariamente di stimoli visivi. Una volta raggiunto il mare utilizzano come riferimento la direzione delle onde; conquistato il mare aperto sfruttano il campo magnetico terrestre. Le tartarughe marine, a dispetto delle leggende che le descrivono come saggi animali ultracentenari, vivono in media 80 anni; occasionalmente possono raggiungere i 100 anni di età. La determinazione del sesso nei piccoli è condizionata dalla temperatura alla quale le uova sono incubate. Si definisce temperatura pivotale la temperatura soglia al di sopra della quale si sviluppano prevalentemente individui di sesso femminile e al di sotto della quale, invece, si sviluppano in prevalenza individui di sesso maschile.

Nel 1971-1972 il differenziamento gonadico indotto dalla temperatura venne dimostrato in *Emys orbicularis*, successivamente venne osservato anche nella specie Americana *Chelydra serpentina* ed in seguito in molte altre specie di tartarughe e di rettili (Pieau C., Dorizzi M., Richard-Mercier N., 1999).

I modelli teorici prevedono che la selezione naturale favorisca la ESD (environmental sex determination) rispetto alla GSD (genotypic sex determination), quando una variabile dal punto di vista ambientale provoca effetti diversi sulla fitness dei maschi rispetto a quella delle femmine. Pertanto, in tali condizioni, un parametro ambientale come la temperatura durante l'incubazione delle uova influenzerà il successo riproduttivo dei maschi diversamente dalle femmine; in altri termini se le risorse non dovessero essere distribuite in maniera omogenea, e qualora queste risorse risultino più importanti per la fitness di un

sesso piuttosto che dell'altro, si realizzerà un'influenza diversa nei due sessi da parte di questa risorsa al fine di ottimizzare il successo riproduttivo della specie. La più comune forma di ESD è la TSD (temperature sex determination), che risulta strettamente correlata all'attività dell'enzima *aromatasi*, responsabile della conversione degli androgeni in estrogeni, e ad un preciso periodo dello sviluppo embrionale che risulta significativamente suscettibile alle variazioni di temperatura (Pieau C., Dorizzi M., 2004). I modelli rappresentativi della TSD in diversi organismi sono stati elaborati da E.L Charnov e J.J Bull nel 1977. Sulla base di questi modelli si prevede che la TSD migliori la fitness parentale e che pertanto :

- gli embrioni differenzieranno in senso maschile in condizioni che promuovano un miglioramento della fitness maschile;
- gli embrioni differenzieranno in senso femminile in condizioni che promuovano un miglioramento della fitness femminile;

Tale situazione, pertanto, risulta strettamente correlata ad un importante significato adattativo, rappresentando un chiaro esempio di come i viventi abbiano saputo, nel corso del tempo, sviluppare risposte per garantire la conservazione della propria specie.

### **Differenziazione gonadica embrionale**

Il primo passo verso la differenziazione gonadica negli organismi a TSD dipende dalla temperatura di incubazione. È questa la situazione che troviamo in molti rettili tra cui tartarughe marine e terrestri. In queste specie la differenziazione gonadica dipende dalla temperatura di incubazione delle uova durante un periodo critico dello sviluppo embrionale designato come TSP (thermo-sensitive period). Gli studi compiuti su specie come *Emys orbicularis* (tartaruga di acqua dolce) e specie marine come *Lepidochelys olivacea* e *Dermochelys coriacea* hanno dimostrato che:

1. la temperatura ha un effetto diretto sulle gonadi per il differenziamento sessuale gonadico;
2. durante il TSP l'attività dell'enzima *aromatasi* nelle gonadi dipende dalla temperatura di incubazione;
3. gli estrogeni sono sintetizzati nelle gonadi durante il TSP, e tale sintesi dipende dalla temperatura di incubazione delle uova;
4. gli estrogeni agiscono sulle regioni corticali e midollari della gonade.

Il numero di stadi dello sviluppo embrionale può variare da specie a specie, così come il momento di inizio e fine del TSP, ma ciò che rimane comune a tutte le specie è che il differenziamento gonadico viene determinato proprio entro questo periodo. Inoltre prima del TSD le gonadi sono indifferenziate e soprattutto bipotenti. Il differenziamento morfologico gonadico è simile in tutte le tartarughe, sebbene esse possano mostrare alcune specifiche caratteristiche (Pieau C., Dorizzi M., 2004).

In tutti gli embrioni, lo sviluppo delle gonadi ha inizio come un inspessimento dell'epitelio celomatico e del mesenchima adiacente al margine mediano del mesonefro; l'epitelio celomatico che ricopre le gonadi in sviluppo si inspessisce come epitelio germinale, e le cellule germinali primordiali, che sono i progenitori dei gameti lo invadono. Durante lo sviluppo delle creste genitali le cellule epiteliali si aggiungono a quelle iniziali nella

regione medullare, queste provengono da diverse regioni come la parete della capsula di Bowman e dal epitelio celomatico confinante con il mesonefro. La gonade primordiale risulta pertanto costituita da un epitelio germinale e, nella regione midollare, da sottili cellule epiteliali organizzate in cordoni, (sex-cords), distribuiti nel mesenchima midollare (Pieau C., Dorizzi M., Richard-Mercier N., 1999). All'inizio del periodo termosensibile, per uova sottoposte a temperature tipiche della determinazione maschile, (debolmente diverse da specie a specie), compaiono i primi segni istologici del differenziamento testicolare ovvero l'epitelio germinale si appiattisce e le cellule germinali migrano tra le cellule epiteliali della medulla organizzandosi in cordoni nei quali un numero sempre maggiore di cellule acquisiscono caratteristiche tipiche delle cellule di Sertoli. Nel caso, invece, di uova sottoposte a temperature tipiche della determinazione femminile, si assiste ad un iniziale assottigliamento dei cordoni sessuali, che cominciano ad apparire frammentati o evolvono come piccole lacune delimitate da un epitelio appiattito, mentre l'epitelio germinale evolve in regione corticale ovarica, situazione che si instaura più tardivamente durante il TSP. Lo sviluppo della cortex è dovuto principalmente alla conservazione in situ della proliferazione delle cellule germinali. Alla schiusa i primi follicoli ovarici con un crescente oocita si sono formati nella regione interna della cortex a contatto con la midollare ovarica. I principali eventi che si verificano durante il periodo termosensibile e che sono stati osservati in laboratorio sono riassunti nella figura 1, (Pieau C., Dorizzi M., 2004).

Prima del TSD, quando la gonade è indifferenziata, il gene SOX9, che sembra essere associato alla determinazione in senso maschile della gonade, è regolarmente espresso sia nelle uova incubate alle temperature ideali per lo sviluppo di maschi (25°- 27° C), che a quelle ideali per lo sviluppo di femmine (30°- 30,5° C); durante il TSD, tale gene rimane regolarmente espresso nelle gonadi sottoposte a temperature determinanti maschi, mentre risulta sottoespresso nelle gonadi di uova incubate a temperature determinanti femmine. Ulteriori esperimenti hanno rilevato che se le uova che hanno intrapreso il TSP vengono trasferite e sottoposte a temperature opposte a quelle di partenza entro 3 giorni subiscono un' inversione di sesso, pertanto se erano uova esposte ad alte temperature destinate a dare femmine, con una variazione della temperatura di incubazione entro questi tempi, diventano maschi, e viceversa per le uova che erano state inizialmente incubate a temperature iniziali favorevoli per i maschi. La stessa cosa però non avviene se il trasferimento viene eseguito a partire dal quarto giorno infatti questa conversione gonadica non si osserva. Esperimenti simili hanno dimostrato che solo trasferimenti di uova effettuati durante il TSP conducono ad un aumento significativo dell'attività dell'enzima aromatasi all'interno della gonade. Le alte temperature sembrano stimolarne l'attività influenzando sulla steroidogenesi e aumentando il processo di conversione degli androgeni in estrogeni (responsabili del differenziamento gonadico in senso femminile). Dall'inizio del periodo termosensibile e per tutta la sua durata si registra un aumento del contenuto in estrogeni nelle gonadi espuntate prima del TSP e sottoposte ad alte temperature, mentre non si rileva un aumento di tali ormoni nelle gonadi sottoposte a minori temperature (Pieau C., Dorizzi M., 2004). Esperimenti di altro genere hanno constatato che nelle uova tipicamente sottoposte a temperature ideali per lo sviluppo maschile, l'iniezione di determinate quantità di estrogeni (estradiolo), durante il TSD determina in alcuni casi la conversione del sesso e in altri il differenziamento in una gonade con caratteri testicolari e ovarici insieme (Pieau C., Dorizzi M., Richard-Mercier N., 1999). A seconda della

quantità di estradiolo iniettato, e in base al stadio vitale si ottengono risultati diversi. Sulla base di questi esperimenti si osserva come durante lo sviluppo embrionale vi sia un preciso periodo in cui la temperatura ha il potere di determinare il destino sessuale della prole.

### **Modello Charnov-Bull : una sorprendente risposta adattativa**

Nei rettili in cui il modello è stato studiato, le uova vengono deposte in seguito alla costruzione di un nido appropriato e protetto. L'effetto ambientale sulla determinazione del sesso può essere di tipo graduale (esempio *Menidia menidia*) o, come accade in gran parte delle specie di rettili a TSD, più temperature di incubazione producono 100% maschi o 100% femmine, mentre un limitato range di temperature porta alla produzione di entrambi i sessi. Generalmente nelle tartarughe marine, per esempio, temperature al di sotto dei 27°-28° C determinano lo sviluppo esclusivo di maschi, mentre temperature al di sopra di 30° C determinano lo sviluppo esclusivo di femmine; per temperature comprese tra 28°-30° C si realizza la determinazione di entrambi i sessi. In tale range di temperatura, viene definita come temperatura soglia, quella per la quale si ha la determinazione di un 50% maschi e 50% femmine (Bull J., 1983). Nei vari gruppi di rettili con TSD studiati si sono osservate diverse situazioni come conseguenza dell'influenza esercitata dalla temperatura (Fig 2) :

- in lucertole e coccodrilli le alte temperature portano allo sviluppo di maschi, mentre le basse temperature danno origine a femmine;
- in molte tartarughe le alte temperature producono femmine, mentre quelle basse sviluppano maschi;
- in alcune specie di tartarughe e coccodrilli si osserva lo sviluppo di femmine a temperature estreme (alte e basse), mentre la determinazione di maschi avviene a temperature intermedie;
- in altre specie ancora di rettili la temperatura non influenza significativamente il sesso degli embrioni.

Il modello teorico elaborato da Charnov e Bull (1977) propone che la determinazione del sesso della prole dovuta a fattori ambientali risulta vantaggiosa quando una variabile ambientale esercita effetti che hanno conseguenze diverse sulla fitness maschile e su quella femminile (Bull J.J., 1983). Per un istante supponiamo che in una determinata specie un giovane venga a contatto con un ambiente particolarmente favorevole ad un accrescimento superiore alla media e per il raggiungimento dello stadio adulto; assumiamo anche che in tale specie avere dimensioni maggiori sia particolarmente più vantaggioso per individui di sesso femminile che non per quelli di sesso maschile. Se il giovane qui considerato fosse femmina trarrebbe un vero vantaggio in termini di ottimizzazione della propria fitness, mentre se tale individuo fosse maschio il vantaggio non si manifesterebbe. Questo esempio chiarisce come, in tali circostanze, sarebbe più favorevole essere femmina piuttosto che maschio. Sulla base di questo modello una tendenza da parte dei nascituri a diventare femmine, se tali circostanze dovessero ripresentarsi, verrà selezionata; più precisamente la selezione provvederà a favorire l'affermarsi di un meccanismo che consenta al sesso della prole di venir determinato direttamente dall'ambiente, in quanto, in tali circostanze la determinazione del sesso genotipico potrebbe produrre individui poco adatti all'ambiente presente.

Il modello Charnov-Bull, prevede quattro requisiti che devono venir soddisfatti affinché si possa parlare effettivamente di ESD:

1. la specie deve essere caratterizzata da individui che si trovino a riprodursi in condizioni ambientali diverse (ambiente a chiazze) e che presentino interazioni di tipo competitivo per la riproduzione; vi sarà quindi una distribuzione casuale di individui femmine e maschi nelle varie chiazze. Per esempio nel caso del *Menidia menidia* la riproduzione avviene in periodi stagionali differenti, con diverse condizioni di temperatura dell'acqua, in questo caso le "chiazze" ambientali in cui i riproduttori si trovano sono quindi espresse in termini temporali più che spaziali;
2. sotto GSD il sesso della prole potrebbe non corrispondere a quello che sarebbe più vantaggioso per quella condizione ambientale, d'altra parte, sotto GSD, l'individuo parentale (madre), non è in grado di scegliere un ambiente in cui collocare embrioni il cui sesso corrisponda alle circostanze ambientali più favorevoli, ovvero una tartaruga adulta non è in grado di scegliere preferenzialmente ambienti con alte temperature per deporre uova che saranno femmine e che pertanto potrebbero trarre vantaggio per la propria fitness da tali circostanze. Proprio per questo motivo le specie in cui il sesso della prole corrisponde alle circostanze ambientali più favorevoli per quel sesso, saranno specie soggette a ESD. Per esempio questo requisito è soddisfatto nei rettili a TSD in quanto essi depongono e dispongono le uova all'interno dei nidi in modo del tutto casuale, sarà poi la temperatura del suolo circostante a determinare il sesso dei nascituri e non è la madre che depone quelli che saranno i maschi a maggiori profondità e quelle che saranno femmine più in superficie. Se ciò avvenisse non si potrebbe parlare di ESD;
3. il sesso è determinato in risposta ad un fattore ambientale soggetto ad eventuale variazione e che esercita un effetto differente nei confronti di un sesso piuttosto che dell'altro;
4. ciascun sesso si sviluppa in condizioni ambientali che forniscono il beneficio più vantaggioso nei confronti di quel sesso.

Nel 1983 David O. Conover fu tra i primi a dimostrare la reale coerenza di tale modello in natura, e lo fece attraverso lo studio di pesci appartenenti alla specie *Menidia menidia*. In questa specie di pesci, il sesso della prole è determinato dalla temperatura durante un preciso stadio larvale. Si tratta di una specie promiscua e a fecondazione esterna. La maggior parte della prole prodotta a temperature più alte è di sesso maschile, mentre temperature inferiori sono responsabili della determinazione del sesso in senso femminile. A tale condizione è associato un importante fattore stagionale per il quale, questi pesci si riproducono nei mesi primaverili ed estivi e inoltre l'accrescimento si arresta nei mesi invernali. Conover osservò che i pesci nati all'inizio della stagione riproduttiva raggiungevano dimensioni maggiori rispetto ai pesci nati più tardivamente. Il vantaggio adattativo è correlato al dimorfismo sessuale in termini dimensionali che vede le femmine avere dimensioni maggiori rispetto ai maschi, infatti le femmine vengono prodotte per lo più all'inizio della stagione con valori di temperatura dell'acqua che fluttuano tra gli 11° e i 19° C, mentre i maschi vengono prodotti maggiormente verso fine stagione in cui le temperature variano tra i 17° e i 25° C; in questo esempio non vi è una temperatura soglia, ma piuttosto l'effetto della temperatura è graduale e segue gli andamenti stagionali. Conover si occupò dello studio della relazione tra la dimensione del corpo e due

componenti legate al successo riproduttivo maschile quali: la dimensione delle gonadi (indice della quantità di spermatozoi e delle uova prodotte), e la struttura del corpo. Dagli studi effettuati trasse che l'aumento delle dimensioni dei testicoli in rapporto alle dimensioni corporee è molto meno significativo rispetto al rapporto tra la dimensione dell'ovario e le uova prodotte. Inoltre venne osservato che l'accrescimento dimensionale nei maschi risultava poco vantaggioso al di fuori della stagione riproduttiva. Tutto ciò portò Conover a concludere che le grandi dimensioni costituivano un vantaggio vero e proprio per il successo riproduttivo femminile più che per quello maschile (Conover D., 1983). La situazione appena descritta soddisfa i quattro requisiti inizialmente enunciati su cui si basa il modello Charnov-Bull; in questo esempio le circostanze ambientali sono espresse in termini temporali all'interno della stagione riproduttiva.

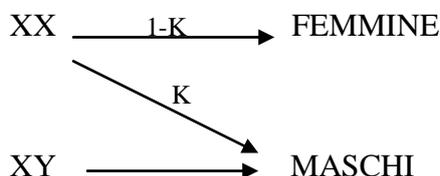
In termini generali nei rettili non vi è difficoltà nel prevedere una soddisfacente coerenza con i primi due requisiti del modello. La situazione nei rettili è complicata dal fatto che la TSD è presente in molti gruppi con condizioni diverse; nel contesto di questa teoria, perciò, alte temperature di incubazione sono considerabili come vantaggiose per un'ottimizzazione della fitness femminile in molte tartarughe, ma vantaggiose per la fitness maschile di lucertole e alligatori. Studi compiuti su specie di tartarughe con TSD, come *Emys orbicularis* per esempio, hanno riscontrato l'importanza della collocazione dei siti di nidificazione. Infatti, è stato osservato che i nidi in cui vi era una produzione predominante maschile erano collocati in mezzo alla vegetazione e su suoli freschi ed ombreggiati, mentre i nidi in cui vi era un predominante sviluppo in senso femminile erano collocati in aree più esposte alla radiazione luminosa (Bull J., 1983). Non solo le aree in cui i nidi sono disposti influiscono sulla determinazione del sesso della prole in termini di temperatura ma, per il medesimo motivo, anche la disposizione delle uova all'interno dello stesso nido vede le uova collocate a maggiori profondità, e quindi più riparate da fonti luminose, produrre maschi mentre le uova più esposte in superficie originano femmine. Infine è stato osservato che variazioni climatiche interannuali in termini di temperatura possono esercitare influenze sulla percentuale di individui maschi e femmine prodotti (Fredric J., 1994). La scelta materna del sito in cui costruire il nido non è indice di capacità da parte del genitore di selezionare ambienti in accordo con il sesso della prole, pertanto il secondo requisito per la determinazione del sesso di tipo ambientale, sostenuta dal modello Charnov-Bull, viene comunque soddisfatto. Come suggeriscono altri studi condotti da ricercatori come Gutzcke e Paukstis (1983), la presenza di altri fattori potrebbe influire sulla determinazione del sesso nelle tartarughe, come per esempio la disponibilità di acqua presente nel suolo che potrebbe influenzare il metabolismo embriologico. Da uova deposte in suoli con una maggior percentuale di umidità e che sono meno ricche di tuorlo si schiudono individui più grandi, da uova localizzate in suoli più asciutti si schiudono individui più piccoli e le uova hanno più tuorlo, perciò la presenza di acqua durante l'embriogenesi potrebbe avere probabili effetti sulla crescita degli individui dopo la schiusa. Questo spiegherebbe perché in alcune specie di tartarughe vi sia un dimorfismo intersessuale di tipo dimensionale (Bull J., 1983).

## L'evoluzione del ESD

L'ascendenza della determinazione del sesso della prole nei rettili costituisce un fenomeno molto complesso da analizzare. Nei vari gruppi di rettili si possono individuare diverse situazioni: in lucertole, serpenti e alcune specie di tartarughe vi è sia TSD che eteromorfia dei cromosomi sessuali, mentre la TSD come situazione esclusiva è presente solo nei coccodrilli. I cromosomi sessuali sono quindi rari nei cheloni, assenti nei loricati. L'evoluzione della determinazione del sesso dovuta a fattori ambientali prevede che:

- la selezione favorisca un sesso della prole che sia in grado di fornire un'efficiente risposta adattativa all'ambiente, che altrimenti non sarebbe realizzabile da un controllo del sesso esercitato dal genotipo (GSD);
- la selezione favorisce un meccanismo che consente al sesso della prole, così determinato, di formulare una risposta efficiente.

La determinazione del sesso dovuta ad una condizione di eterogamia dei cromosomi sessuali sembra essere una plausibile condizione ancestrale al ESD, sebbene non vi siano ancora informazioni certe riguardo questo tipo di analisi (Bull J., 1983). In molti organismi l'eterogamia responsabile della determinazione genetica del sesso è portata da cromosomi maschili XY, in altri casi, come negli uccelli, serpenti ed altri invertebrati, è invece la femmina che presenta eterogamia dei cromosomi, risultando pertanto responsabile della determinazione del sesso della prole. Sulla base del modello per il quale il GSD potrebbe essere la condizione ancestrale, la determinazione del sesso dovuta a fattori ambientali viene introdotta come un parametro che indica una frazione K dello zigote XX che diventa maschio anziché femmina come, invece, sarebbe dovuto essere:



Questo modello è particolarmente riscontrabile in vertebrati come alcuni anfibi, uccelli, pesci, in cui di norma il sesso della prole è determinato dal genotipo, ma qualora si dovessero verificare variazioni ambientali estreme il sesso potrebbe essere determinato dalle circostanze ambientali indipendentemente dal genotipo XX, XY. L'esempio rappresentato da questi gruppi di organismi fornisce un importante suggerimento nel considerare il GSD come potenziale ancestrale del ESD. Il parametro K è indice di una variabile ambientale, maggiore è il suo valore, più la determinazione del sesso della prole sarà strettamente correlata a tale circostanza ambientale al fine di rendere tale situazione il più vantaggiosa possibile per la fitness della specie. In conclusione sulla base di questo modello si osserva che:

- in assenza di differenti effetti ambientali rispettivamente sulla fitness maschile o femminile della prole non vi sarà alcuna selezione che porterà al ESD;
- in presenza di effetti ambientali differenti sulla fitness maschile o femminile della prole l'evoluzione del ESD consentirà lo sviluppo rispettivamente di prole maschile negli ambienti più favorevoli agli individui maschi e prole femminile in quelli maggiormente favorevoli agli individui femmine (Bull J., 1983).

La determinazione del sesso dovuta a variabili ambientali non è un fenomeno esteso a tutti i taxa animali, talvolta nemmeno all'interno di organismi appartenenti alla stessa classe, e questo suggerisce la possibile esistenza di svantaggi inerenti a questo fenomeno. Tra questi per esempio si consideri che fluttuazioni in termini interannuali della temperatura potrebbero comportare diverse conseguenze negli organismi soggetti a TSD. Studi condotti, per diversi anni, sulla specie *Chrysemys picta* nell'America del nord hanno rilevato come la percentuale di maschi e femmine prodotti fosse variabile ogni anno in funzione delle fluttuazioni a cui i valori della temperatura stagionale nel mese di Luglio erano soggetti. In alcuni anni, in cui le temperature stagionali erano superiori alla media si registrarono produzioni in percentuali maggiori di femmine, viceversa negli anni in cui le temperature erano inferiori alla media si registrarono percentuali molto più alte di maschi, arrivando talvolta alla formazione di nidi con presenza di un unico sesso (1962, 1992 solo maschi; 1995, 1983 solo femmine), (Fredric J., 1994). Alla considerazione di questi studi, va aggiunto che i modelli ecologici che si occupano dello studio dei cambiamenti climatici prevedono un aumento della temperatura globale nei prossimi anni. Questo fattore potrebbe portare a conseguenze significative come ad importanti modificazioni nella struttura di popolazione di questi organismi. Nelle previsioni più pessimistiche un cambiamento climatico di vasta proporzione potrebbe provocare l'eventuale estinzione della specie a causa del mancato sviluppo di individui di sesso maschile per esempio. È necessario, però, considerare che così come gli organismi a TSD hanno saputo, nel corso della storia evolutiva, sviluppare tale tipo di adattamento, nulla toglie che davanti ad altrettanti cambiamenti globali di tipo climatico questi organismi non siano in grado di formulare nuove risposte adattative.

## Conclusione

Il modello realizzato da Charnov e Bull propende per l'adattamento perché:

1. si registrano fenomeni di risposta all'ambiente nella stessa specie in diverse aree geografiche. Per esempio la temperatura critica, (valore soglia), in molte tartarughe, che hanno un'ampia distribuzione, varia in relazione al clima. Ciò denota che il fenomeno è attivamente mantenuto e regolato dalla pressione selettiva;
2. in specie strettamente affini sono presenti alternativamente l'ESD e la determinazione genetica (es. molti rettili). In questo caso non si spiega perché avendo esse un'origine in comune debbano avere due modalità di determinazione del sesso. Quindi, una delle due manifesta, in termini di adattamento, la soluzione alternativa;
3. ci può essere un vantaggio selettivo della taglia nei due sessi e, crescere a diverse temperature, può significare avere dimensioni corporee variabili. Quindi, nel caso dei rettili il sesso che richiede una maggiore dimensione non è prodotto casualmente. Si suppone che una temperatura più elevata durante lo sviluppo possa determinare una maggiore percentuale di crescita che si ripercuoterà sulla taglia definitiva dell'adulto. Pertanto, per esempio, il maschio nei loricati trarrebbe vantaggio dalla taglia maggiore perché per accoppiarsi deve lottare con altri

maschi. Nel caso delle tartarughe la competizione tra i maschi è, in genere, ridotta o assente, per cui è più importante che le femmine siano più grandi per poter contenere più uova. Quest'ultimo è un problema molto rilevante per le tartarughe, che non possono nemmeno dilatare il loro corpo e hanno uova telolecitiche, che necessitano di spazio. Inoltre la costruzione di un nido diventa indispensabile per proteggere le uova da eventuali predatori e circostanze ambientali sfavorevoli; il fenomeno per il quale le uova più esposte e pertanto soggette a temperature maggiori producono femmine, mentre le uova a maggiori profondità generano maschi, garantisce in modo più assicurato che in una covata vengano prodotti sia maschi che femmine. Tale condizione non sarebbe riproducibile se la determinazione del sesso dell'embrione avvenisse all'interno del corpo materno, poiché, essendo le tartarughe dei rettili e quindi specie ectoterme le uova sarebbero continuamente sottoposte ad elevate temperature che non garantirebbero la produzione di individui maschi.

*La determinazione del sesso dovuta a fattori ambientali è uno dei tanti affascinanti esempi di come il mondo dei viventi abbia saputo, nel corso della storia evolutiva, fornire risposte adattative che fossero all'altezza delle circostanze, dando esempio, ancora una volta di come la natura abbia la facoltà di imporre il suo volere selezionando solo coloro in grado di formulare un'efficiente risposta.*

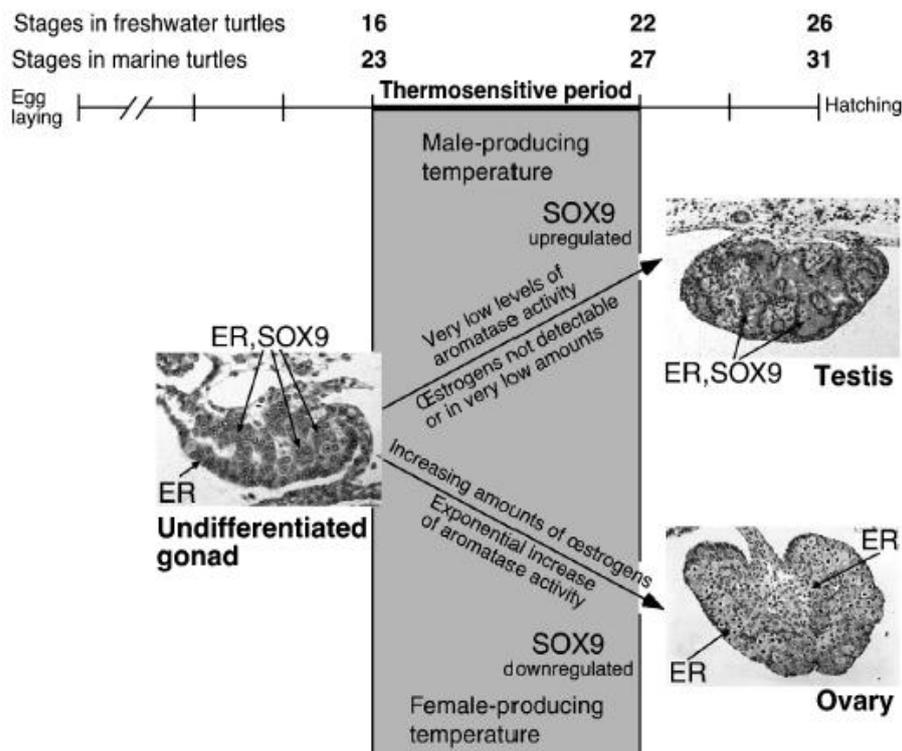


Figura 1. Molecular and physiological events during gonadal differentiation (Pieau C., Dorizzi M., 2004).

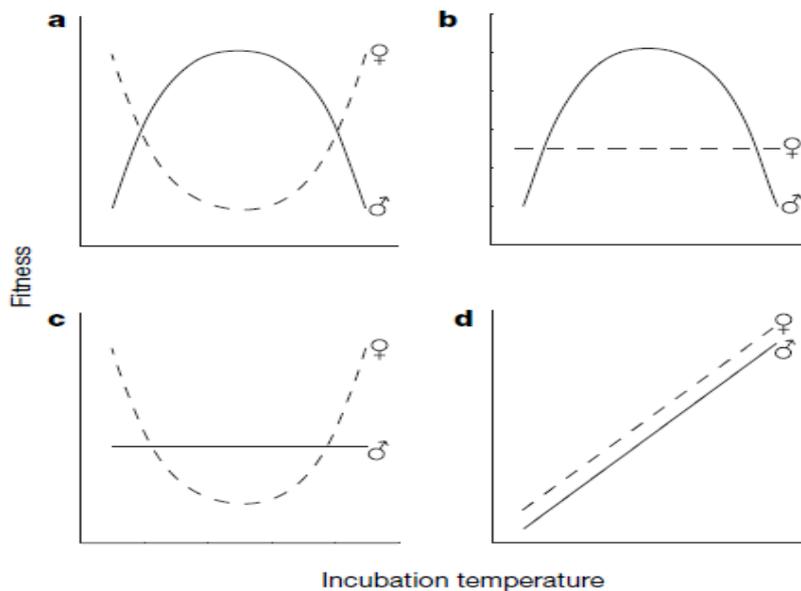


Figura 2. Modello Charnov-Bull (Bull J. J., 1983).

## Bibliografia

Bull J. J., (1983) Evolution of Sex Determining Mechanisms. Cap. Environmental Sex Determination, pp.109-127; cap. Evolution of Environmental Sex Determination, pp. 128-144.

Pieau C., Dorizzi M., (2004) Oestrogens and Temperature-Dependent Sex Determination in Reptiles: all is in the gonads. *Journal of Endocrinology* **181**, 367-377.

Conover D., (1983) Adaptive Significance of Temperature-Dependent Sex Determination in a Fish. *Am. Nat.* Vol. 123, pp. 279-313.

Pieau C., Dorizzi M., Richard-Mercier N., (1999) Temperature-Dependent Sex Determination and Gonadal Differentiation in reptiles. *CMLS, Cell. Mol. Life Sci.* 55, 887-900.

Fredric J. Janzen., (1994) Climate Change and Temperature-Dependent Sex Determination in Reptiles. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, Vol 91, pp. 7487-7490.

