ATTI ACCADEMIA NAZIONALE DEI LINCEI
CLASSE SCIENZE FISICHE MATEMATICHE NATURALI

RENDICONTI

LUCIANO BULLINI

Spanandria e partenogenesi geografica in *Bacillus rossius* (Rossi)

Atti della Accademia Nazionale dei Lincei. Classe di Scienze Fisiche, Matematiche e Naturali. Rendiconti, Serie 8, Vol. 40 (1966), n.5, p. 926–932.

Accademia Nazionale dei Lincei

<http://www.bdim.eu/item?id=RLINA_1966_8_40_5_926_0>

L'utilizzo e la stampa di questo documento digitale è consentito liberamente per motivi di ricerca e studio. Non è consentito l'utilizzo dello stesso per motivi commerciali. Tutte le copie di questo documento devono riportare questo avvertimento.

*Articolo digitalizzato nel quadro del programma
bdim (Biblioteca Digitale Italiana di Matematica)*

SIMAI & UMI

<http://www.bdim.eu/>

Biologia. — *Spanandria e partenogenesi geografica in Bacillus rossius (Rossi)* (*). Nota di LUCIANO BULLINI, presentata (**) dal Socio G. MONTALENTI.

SUMMARY. — *Bacillus rossius* reproduces by parthenogenesis in most of Southern France and Liguria, and by amphigony in the rest of the distribution area. All females are, however, always able to reproduce by either method.

Parthenogenesis is thelytokous, but fertile males do sometimes hatch from unfertilized eggs. This explains the cases of spanandry reported from Southern France and the return to amphigony from parthenogenesis in some populations of Bouches-du-Rhône.

On the other hand, the cases of spanandry observed in bisexual populations are almost certainly due to the fortuitous isolation of one or more females. Such an occurrence is by no means rare among *Bacillus rossius*. The high yield of parthenogenesis in bisexual populations must thus be regarded as an adaptation which permits the species to survive the risks involved in isolation during the reproductive season.

Già nel secolo scorso era stata segnalata l'estrema rarità dei maschi nelle popolazioni francesi del fasmide *Bacillus rossius* (Finot, 1883). Fu accertato in seguito che queste popolazioni, a differenza delle altre viventi più a Sud, si riproducono per partenogenesi telitoca (Cappe de Baillon, Favrelle e de Vichet, 1937). I pochi maschi osservati in Francia meridionale furono considerati individui di origine partenogenetica non atti alla fecondazione (Cappe de Baillon e de Vichet, 1939).

La scoperta di popolazioni anfigoniche di *B. rossius* nelle Bouches-du-Rhône (de Vichet, 1944), la constatazione che da uova non fecondate nascono, seppure con frequenza bassissima, maschi funzionali (Bullini, 1964), la segnalazione di alcuni casi di spanandria in Italia, dove la riproduzione avviene normalmente per anfigonia (Benazzi e Scali, 1964; Bullini, 1964) e, infine, una migliore conoscenza delle modalità riproduttive nelle popolazioni bisessuate (Benazzi e Scali, 1964; Bullini, 1965), consigliano un riesame dei fenomeni di spanandria osservati in questa specie. A tale scopo è dedicata la presente Nota. Essa si propone, in particolare, di esaminare quali siano le cause di spanandria nelle popolazioni anfigoniche e partenogenetiche di *B. rossius* e quale influenza abbia tale fenomeno sulle modalità riproduttive di questa specie.

SPANANDRIA IN POPOLAZIONI DELLA FRANCIA MERIDIONALE.

I maschi di *B. rossius* osservati in Francia del Sud sono stati, almeno fino ad alcuni anni fa, assai pochi. Azam (1901) ne aveva trovati due a Bagnols, nel dipartimento del Var, Vayssière e Decrock (1918) uno a Les Ayalades, a

(*) Lavoro eseguito nell'Istituto di Genetica dell'Università di Roma, con il contributo del C.N.R.

(**) Nella seduta del 14 maggio 1966.

nord di Marsiglia, Carpentier uno a Camp de Carpiagne, a est di Marsiglia (Azam, 1901), de Vichet (1944) uno a Vaufrèges, pure ad est di Marsiglia e uno a Les Chênes, presso Montpellier (Cappe de Baillon e de Vichet, 1939). Di questi maschi solo l'ultimo venne allevato e studiato citologicamente. La sua formula cromosomica era normale e in cattività si accoppiò con due femmine. Ma la discendenza fu esclusivamente telitoca, ciò che prova che in nessuno dei due casi c'era stata fecondazione (Cappe de Baillon e de Vichet, 1939). Altri quattro maschi di *B. rossius* furono catturati da Payan a La Ciotat (Bouches-du-Rhône) in anni diversi tra il 1918 e il 1940, ma sempre nello stesso cespuglio di rovo (de Vichet, 1944). Successive ricerche di de Vichet in questa località portarono alla cattura di otto maschi (e di nove femmine), rinvenuti in luoghi distanti alcuni chilometri tra di loro. Questi maschi risultarono tutti capaci di fecondazione. Inoltre il rapporto sessi nella discendenza delle femmine raccolte fu molto vicino ad 1 : 1; esse, quindi, erano state fecondate prima della cattura (de Vichet, 1944). Osservazioni recenti di Soyer, infine, hanno mostrato che i maschi di *B. rossius* sono, attualmente, abbastanza comuni nelle vicinanze di Marsiglia (Chopard, 1951).

Dall'insieme di questi fatti si possono trarre le seguenti conclusioni:

1° quasi tutti i maschi catturati fino ad ora in Francia meridionale provengono dalle Bouches-du-Rhône. Solo tre sono stati osservati in località diverse, due a Bagnols (Var) e uno a Les Chênes (Montpellier);

2° nelle Bouches-du-Rhône esistono attualmente popolazioni anfigoniche di *B. rossius*.

La relativa piccolezza dell'areale di queste popolazioni, la loro distribuzione, quasi al centro del territorio in cui vivono le popolazioni partenogenetiche (territorio che va dai Pirenei orientali alla Liguria) e, infine, la mancanza di barriere geografiche che abbiano potuto mantenerle isolate (non esistono, come vedremo, barriere riproduttive tra popolazioni anfigoniche e popolazioni partenogenetiche) fanno ritenere che esse si riproducessero un tempo per partenogenesi, come le altre popolazioni francesi. Il loro ritorno all'anfigonia può essere avvenuto solo in seguito alla comparsa di uno o più maschi funzionali di origine partenogenetica. Non è, infatti, neppure supponibile, data la scarsissima mobilità degli individui di questa specie, che maschi di popolazioni bisessuate abbiano potuto venire in contatto con femmine delle Bouches-du-Rhône, da cui distano centinaia di chilometri.

MASCHI DI ORIGINE PARTENOGENETICA.

Per quanto la partenogenesi dei Fasmidi sia telitoca, in quasi tutte le specie finora allevate è stata osservata, sempre con frequenza molto bassa, la nascita di maschi di origine partenogenetica. Le ricerche di Cappe de Baillon, Favrelle e de Vichet (1934-1940), sostanzialmente confermate, in seguito, da altri Autori (Benazzi, 1945; Bergerard, 1958, 1958, 1961; Kuyten, 1962; Pijnacker, 1964, ecc.), mostrano, però, che si deve fare una netta distinzione tra i Fasmidi

in cui la partenogenesi è accidentale o facoltativa e quelli in cui rappresenta il modo normale di riproduzione. Nei primi non compaiono mai intersessi e i rari maschi di origine partenogenetica sono del tutto normali sia dal punto di vista cariologico sia da quello fisiologico. Nei Fasmidi a partenogenesi costante, invece, i maschi presentano, in genere, vari gradi di intersessualità e, pur accoppiandosi in qualche caso, sono sempre incapaci di fecondazione.

Secondo Cappe de Baillon e de Vichet (1939) le popolazioni francesi di *B. rossius*, riproducendosi costantemente per partenogenesi, debbono essere poste in quest'ultima categoria di Fasmidi. La riprova sarebbe data dal maschio non funzionale catturato a Les Chênes.

Questa affermazione appare piuttosto sorprendente se si considera che fin dal 1936 Favrelle e de Vichet avevano dimostrato che non esiste isolamento riproduttivo tra popolazioni anfigoniche e partenogenetiche di *B. rossius*. Essi osservarono, infatti, che femmine provenienti dal dipartimento dell'Hérault, dove la specie si riproduce esclusivamente per partenogenesi, venivano regolarmente fecondate da maschi algerini e tunisini e che la discendenza presentava un rapporto sessi normale (Favrelle e de Vichet, 1937). L'allevamento di questo ceppo ibrido fu proseguito per più di dieci anni e gli Autori constatarono che si manteneva stabile sia morfologicamente sia citologicamente e che presentava le stesse modalità riproduttive dei ceppi nord africani puri (Favrelle e de Vichet, 1948). Tale comportamento non sorprende. È noto, infatti, che la meiosi nelle popolazioni partenogenetiche di *B. rossius* è riduzionale ⁽¹⁾ (von Baehr, 1907) e che nessun differenziamento è avvenuto a livello citologico tra queste popolazioni e quelle anfigoniche (Cappe de Baillon, Favrelle e de Vichet, 1937; Montalenti e Fratini, 1959).

Da queste ricerche risulta immediata la conclusione che nelle popolazioni francesi la partenogenesi, benché sia il modo normale di riproduzione, ha carattere nettamente facoltativo, potendo essere sostituita in qualsiasi momento dall'anfigonia. Si deve, quindi, ritenere che i maschi che compaiono saltuariamente siano in genere fecondi, e che l'individuo non funzionale di Les Chênes rappresenti soltanto un'eccezione.

Una prova indiretta ci è fornita dalla nascita di maschi funzionali di origine partenogenetica in popolazioni bisessuate di *B. rossius*. Le femmine di queste popolazioni, pur riproducendosi abitualmente per anfigonia, sono tutte in grado, in assenza di fecondazione, di riprodursi per partenogenesi ⁽²⁾. In tal caso la discendenza è, naturalmente, telitoca. Ho tuttavia, potuto osservare

(1) La diploidia è ristabilita mediante processi automittici (partenogenesi automittica).

(2) La partenogenesi delle popolazioni bisessuate di *B. rossius* differisce da quella delle popolazioni partenogenetiche soltanto per la sua resa media un po' più bassa. Si può quindi, affermare che neppure dal punto di vista riproduttivo esistono differenze sostanziali tra questi due tipi di popolazioni. L'uso stesso dei termini «popolazioni anfigoniche o bisessuate» e «popolazioni partenogenetiche» si giustifica più che altro per motivi di brevità. Essi, infatti, stanno a significare soltanto che in natura alcune popolazioni si riproducono abitualmente per partenogenesi e altre per anfigonia. Sia le une che le altre, tuttavia, sono in grado di riprodursi con buona resa in ambedue i modi.

la nascita di due maschi di origine partenogenetica perfettamente normali e fecondi. Tale fenomeno si verifica con frequenza estremamente bassa, certamente molto inferiore all'1‰: nei miei allevamenti sono già schiuse, infatti, decine di migliaia di uova non fecondate. Non ho mai osservato, invece, maschi non funzionali di origine partenogenetica (Bullini 1964, 1965).

In conclusione si può affermare che i casi di spanandria segnalati in popolazioni di *B. rossius* della Francia meridionale sono dovuti alla nascita di maschi funzionali da uova non fecondate. Questo fenomeno, pur essendo assai poco frequente, ha permesso il passaggio dall'anfigonia alla partenogenesi in alcune popolazioni delle Bouches-du-Rhône. Tale evoluzione è avvenuta, probabilmente, in epoca recente. Sembra, inoltre, che in questa regione l'anfigonia sia in via di rapida espansione. Ciò indicherebbe che le cause, quasi certamente climatiche, che hanno determinato la partenogenesi geografica in *B. rossius* non sono attualmente più operanti.

SPANANDRIA IN POPOLAZIONI ITALIANE.

Come abbiamo visto, in Italia *B. rossius* si riproduce normalmente per anfigonia. Fanno eccezione le popolazioni della Liguria centrale e parte di quelle della Liguria orientale ⁽³⁾ che si riproducono, verosimilmente, per partenogenesi come la quasi totalità delle popolazioni francesi. Non è stata infatti segnalata, almeno fino ad ora, la cattura di alcun maschio. Inoltre femmine di Genova, catturate già adulte ed allevate, hanno sempre avuto una discendenza esclusivamente telitoca, ciò che prova che non erano state fecondate (F. Capra, in *litteris*).

Il confine tra l'areale delle popolazioni anfigoniche e quello delle popolazioni partenogenetiche non è stato ancora identificato con sicurezza. Forse coincide con il Golfo di La Spezia, forse è posto più ad occidente. La popolazione bisessuata italiana più occidentale a me nota si trova a Lerici (La Spezia). In questa, come nelle altre popolazioni anfigoniche studiate, il rapporto sessi è abbastanza vicino ad 1 : 1. Si sposta, tuttavia, in favore del sesso femminile nel corso dell'autunno e nei mesi invernali, probabilmente a causa della minor longevità dei maschi (Bullini, 1964).

La presenza di fenomeni di spanandria in popolazioni bisessuate è stata segnalata solo recentemente. Ne osservai un caso in una popolazione di Tellaro (Lerici) negli anni 1961 e 1962 (Bullini, 1964). Un secondo caso fu segnalato da Benazzi e Scali in una popolazione di Marina di Pisa, studiata nel 1962 e nel 1963 (Benazzi e Scali, 1964).

La popolazione spanandrica di Tellaro si trovava in un gruppo isolato di cespugli di rovo, non lontano dall'abitato, a poche centinaia di metri dal mare. Nel 1961 osservai 364 individui, 63 maschi e 301 femmine (percentuale dei

(3) Mancano dati per la Liguria occidentale, ma è molto probabile che *B. rossius* vi esista e si riproduca per partenogenesi.

maschi 17,3%). Nel 1962 ⁽⁴⁾ 220 individui, 42 maschi e 178 femmine (percentuale dei maschi 19,1%).

L'allevamento permise di concludere che i maschi erano tutti funzionali, in quanto si accoppiarono e il rapporto sessi nella discendenza fu normale. Quanto alle femmine, quasi tutte le adulte risultarono già fecondate. Di quelle catturate allo stadio larvale, una parte furono isolate e si riprodussero per partenogenesi. Le altre vennero fatte accoppiare e furono tutte fecondate. La percentuale di schiusura delle uova deposte fu di circa 90% per le uova fecondate ed oscillante tra 60 e 90% per quelle non fecondate. Questi valori sono del tutto simili a quelli osservati nella popolazione bisessuata a rapporto sessi normale proveniente dalle vicinanze del lago Fusaro (Napoli), allevata negli stessi anni nel nostro Istituto (Bullini, 1965). Non furono osservate differenze significative neppure nella mortalità larvale, nel rapporto sessi e nel numero medio di uova deposte per femmina.

Nel raggio di pochi chilometri dalla popolazione spanandrica di Tellaro potei constatare l'esistenza di altre piccole popolazioni di *B. rossius*, anch'esse localizzate in gruppi di cespugli di rovo. Due si trovavano nelle immediate vicinanze dell'abitato di Tellaro, una a Fiascherino e un'altra a Serra. Sia nel 1961 che nel 1962 il rapporto sessi in queste popolazioni era normale e tale si mantenne anche negli anni successivi.

Le osservazioni di Benazzi e Scali (1964) sulla popolazione di *B. rossius* di Marina di Pisa presentano alcune analogie. Le raccolte, eseguite in un tratto ristretto della pineta costiera, diedero i seguenti risultati: nel 1962 2 maschi e 28 femmine, nel 1963 solo femmine. Ad un chilometro dalla zona delle precedenti catture furono raccolti, sempre nel 1963, alcuni altri maschi e delle femmine tra cui una, adulta, che risultò già fecondata. Delle femmine del 1962, tutte allo stadio larvale al momento della cattura, tre furono unite ai due maschi ed ebbero una abbondante discendenza di ambo i sessi (ciò che prova che i maschi erano funzionali); le altre, invece, furono isolate e si riprodussero per partenogenesi dando solo femmine. La percentuale di schiusura tra le uova non fecondate fu « notevolmente elevata ». Benazzi e Scali concludono, sulla base di queste osservazioni, che a Pisa la partenogenesi di *B. rossius* ha carattere facoltativo e che essa si affianca all'anfigonia come modo normale di riproduzione.

La spiegazione di questi due casi di spanandria non è facile. I risultati degli allevamenti permettono, innanzitutto, di escludere che alla loro origine vi siano fenomeni di sterilità maschile, oppure la presenza di femmine obbligatoriamente partenogenetiche. Bisogna, quindi, ricorrere ad altre ipotesi. Benazzi e Scali (1964) ne hanno avanzate due, e cioè:

1° che nei dintorni di Pisa la partenogenesi presenti un vantaggio selettivo che le permette di competere efficacemente con l'anfigonia. Tale

(4) Le ricerche non poterono essere proseguite negli anni successivi perché la popolazione fu distrutta durante i lavori di costruzione della strada Tellaro-Montemarcello.

vantaggio sarebbe inerente alla possibilità delle femmine isolate di avere discendenza;

2° che questa zona non rappresenti l'*optimum* ambientale per i maschi, il cui numero resterebbe pertanto sempre molto basso.

La seconda ipotesi è assai suggestiva. Vi sono, infatti, validi motivi per ritenere che in *B. rossius* la partenogenesi geografica sia sorta come adattamento a condizioni climatiche avverse. Io stesso ho osservato che i maschi di questa specie sono meno resistenti delle femmine a condizioni ambientali sfavorevoli, quali basse temperature, scarsità di cibo ecc. Questa ipotesi contrasta, però, con la presenza di popolazioni a rapporto sessi normale in molte località della Versilia, a Sarzana, a Lerici e, come abbiamo visto, anche nelle immediate vicinanze della popolazione spanandrica di Tellaro.

Di gran lunga più probabile mi sembra la prima ipotesi. L'isolamento delle femmine è, infatti, favorito in questa specie da diverse circostanze, quali la sua frammentazione in tante piccole popolazioni isolate, legate alle piante nutrici, la scarsissima mobilità di tutti gli individui, la forte mortalità larvale, la maggior sensibilità dei maschi a condizioni ambientali avverse, la durata media della loro vita, nettamente più breve di quella delle femmine, ecc. Inoltre ho constatato che un solo accoppiamento non basta a fecondare tutte le uova di una femmina: un suo isolamento anche temporaneo può provocare, quindi, la deposizione di uova partenogenetiche in seguito all'esaurirsi degli spermatozoi accumulati nella spermoteca (Bullini, 1964, 1965).

Credo, perciò, che l'unica causa dei fenomeni di spanandria osservati in popolazioni bisessuate di questa specie debba essere attribuita all'isolamento fortuito di una o più femmine e alla conseguente deposizione di uova non fecondate. Questi fatti non sono legati a determinate località o a determinate popolazioni, ma possono manifestarsi in qualsiasi popolazione bisessuata. La capacità di tutte le femmine di *B. rossius* di riprodursi sia per anfigonia che per partenogenesi deve, quindi, essere considerata un fenomeno di adattamento, grazie al quale la specie supera indenne i rischi dell'isolamento in epoca riproduttiva. Questa interpretazione dà ragione, tra l'altro, della resa eccezionalmente alta della partenogenesi nelle popolazioni anfigoniche di *B. rossius*.

È probabile che i fenomeni di spanandria nelle popolazioni bisessuate abbiano, in genere, carattere di reversibilità. Ogni maschio è, infatti, in grado di fecondare parecchie femmine, contribuendo così a ristabilire, in un tempo più o meno breve, il rapporto sessi originario. Bisogna, però, tener presente che la deposizione di uova non fecondate tende di per se stessa a spostare ulteriormente il rapporto sessi in favore del sesso femminile. Specialmente nel caso di popolazioni molto piccole e isolate è, quindi, possibile giungere, per questa via, alla scomparsa completa dei maschi e alla sostituzione dell'anfigonia con la partenogenesi. Questo fenomeno si è verificato, quasi certamente, nella piccola popolazione di *B. rossius* osservata da Nadig (1958) presso Porta, tra Pietrasanta e Massa. In questa popolazione, localizzata in un cespuglio doppio di rovo, Nadig poté contare 49 femmine nell'estate del 1956 e 63 nell'estate del 1957. Non osservò, invece, mai nessun maschio.

È abbastanza singolare che Nadig abbia osservato soltanto femmine anche in tutte le altre località della Versilia in cui ha fatto ricerche. Indubbiamente ciò è dipeso dal fatto che egli ha raccolto sempre di giorno, e quindi probabilmente ha catturato pochi animali. Per osservare i Fasmidi in quantità è necessario, invece, cercarli durante la notte, con l'aiuto di una torcia elettrica o di una lampada a carburo (Bullini, 1964). Tutte le popolazioni di *B. rossius* da me osservate in Versilia presentavano un rapporto sessi assolutamente normale.

LAVORI CITATI.

- AZAM J., *Catalogue synonymique et systématique des Orthoptères de France*, Toulouse 1901.
 BAEHR W. B. VON, «Zool. Jahrb. Anat.», 24, 175 (1907).
 BENAZZI M., «Atti Acc. Fisiocr. Sez. Agraria», 10, 20 (1945)
 BENAZZI M. e SCALI V., «Acc. Naz. Lincei, Rend. Sc. fis. mat. e nat.», ser. 8^a, 36, 311 (1964).
 BERGERARD J., «Bull. Biol. Fr. Belg.», 92, 87 (1958).
 BERGERARD J., «C. R. Acad. Sci.», 246, 1930 (1958).
 BERGERARD J., «Bull. Biol. Fr. Belg.», 95, 273 (1961).
 BULLINI L., «Acc. Naz. Lincei, Rend. Sc. fis. mat. e nat.», ser. 8^a, 36, 897 (1964).
 BULLINI L., «Riv. Biologia», 58, 189 (1965).
 CAPPE DE BAILLON P., FAVRELLE M. e DE VICHET G., «Bull. Biol. Fr. Belg.», 68, 109 (1934).
 CAPPE DE BAILLON P., FAVRELLE M. e DE VICHET G., «Bull. Biol. Fr. Belg.», 69, 1 (1935).
 CAPPE DE BAILLON P., FAVRELLE M. e DE VICHET G., «Bull. Biol. Fr. Belg.», 71, 129 (1937).
 CAPPE DE BAILLON P., FAVRELLE M. e DE VICHET G., «Bull. Biol. Fr. Belg.», 72, 1 (1938).
 CAPPE DE BAILLON P. e DE VICHET G., «Ann. Soc. Entom. France», 104, 259 (1935).
 CAPPE DE BAILLON P. e DE VICHET G., «C.R. Acad. Sci.», 209, 525 (1939).
 CAPPE DE BAILLON P. e DE VICHET G., «Bull. Biol. Fr. Belg.», 74, 43 (1940).
 CHOPARD L., *Orthoptéroïdes*, Paris, Lechevalier, 1951.
 DE VICHET G., «Bull. Soc. Linn. Lyon», 13, 92 (1944).
 FAVRELLE M. e DE VICHET G., «C. R. Acad. Sci.», 204, 1899 (1937).
 FAVRELLE M. e DE VICHET G., «C. R. Acad. Sci.», 226, 1108 (1948).
 FINOT A., *Les Orthoptères de la France*, Paris Deyrolle, 1883.
 KUYTEN P., «Nature», 195, 1124 (1962).
 MONTALENTI G. e FRATINI L., *Proceed. XVth Intern. Congr. of Zool.*, London, 749, 1959.
 NADIG A., «Jahresb. Naturforsch. Ges. Graubündes», 87, 3 (1958).
 PIJNACKER L. P., *The cytology, sex determination and parthenogenesis of Carausius morosus* (Br.), Thesis, State University, Groningen 1964.
 VAYSSIÈRE A. e DECROCK E., «Bull. Soc. Ent. France», 118 (1918).