

Riassunto. — L'autore affronta in questo studio, mediante una precisa analisi quantitativa, il controverso problema del dimorfismo sessuale nelle Gregarine.

Stabilite le condizioni necessarie per una impostazione razionale del problema, l'autore illustra la metodologia statistica che ritiene più adatta allo scopo.

L'analisi quantitativa è stata limitata a tre specie, *Gregarina dimorpha*, *Protomagalhaensia marottai*, *Gregarina larvarum* le quali, ad una preventiva valutazione approssimata, suggerivano l'idea, relativamente al d.s., di due casi limiti opposti ed uno intermedio. Per ciascuna specie furono statisticamente analizzati undici caratteri.

Contrariamente all'opinione di altri autori, è risultato che non solo esistono nelle Gregarine differenze sessuali morfologiche di livello organografico (d. s. *sensu proprio*), ma in alcune specie tali differenze sono talmente accentuate da far assumere ai trofozoiti dei due sessi una *facies* spiccatamente diversa (d.s. *sensu stricto*). Infine, poichè differenze sessuali morfologiche di un certo grado sono risultate anche a carico della specie (*G. larvarum*) scelta proprio in funzione del suo apparente isomorfismo, diviene plausibile l'ipotesi che un d.s. *sensu proprio* sia caratteristico dell'intero gruppo sistematico.

Sulla base dei risultati conseguiti mediante l'analisi statistica, l'autore prende in esame altri caratteri morfologici, statisticamente non analizzabili, per i quali appaiono differenze sessuali e fa una rassegna critica di alcuni casi segnalati nella letteratura delle Gregarine.

Nelle Gregarine si effettua una separazione tra soma e germe. La comparsa dei c.s.s. precede tale separazione e, quindi, anche la formazione dei gameti. Si verifica cioè nelle Gregarine il caso interessante di c.s.s. presenti in organismi, morfologicamente differenziati, prima di una separazione tra soma e germe.

Nella maggior parte almeno delle Gregarine si ha verisimilmente una determinazione aplogenetica del sesso e lo sviluppo dei c.s.s. viene deciso nello stesso senso dello stato sessuale.

Résumé. — Dans cette étude l'auteur, au moyen d'une précise analyse quantitative, cherche une solution au problème très discuté du dimorphisme sexuel chez les Gregarines.

Après avoir établi les conditions nécessaires pour une position

rationnelle du problème, l'auteur décrit la méthodologie statistique qui lui semble la plus indiquée pour atteindre le but qu'il se propose.

Il s'est borné à faire l'analyse quantitative sur trois espèces, *Gregarina dimorpha*, *Protomagalhaensia marottai*, *Gregarina larvarum*, car, dès la première évaluation approximative, elles suggéraient l'idée, par rapport au dimorphisme sexuel, de représenter deux cas opposés et un cas intermédiaire. Pour chaque espèce, une analyse statistique de onze caractères a été faite.

Les résultats ont démontré que, contrairement à l'opinion exprimée par d'autres auteurs, il existe chez les grégarines des différences sexuelles morphologiques de niveau organographique (d.s. *sensu proprio*) et qu'en outre, chez certaines espèces, ces différences sont tellement accentuées que les trophozoites des deux sexes prennent un *faciès* tout-à-fait différent (d.s. *sensu stricto*). Enfin puisque des différences sexuelles morphologiques ont été relevées aussi comme appartenant à l'espèce (*G. larvarum*) choisie justement à cause de son isomorphisme apparent, l'hypothèse qu'un d.s. *sensu proprio* soit caractéristique du groupe systématique en entier devient plausible.

En se basant sur les résultats obtenus par l'analyse statistique, l'auteur examine d'autres caractères morphologiques, qui n'ont pas été analysés statistiquement, pour lesquels des différences sexuelles apparaissent et il passe en revue du point de vue critique certains cas qui ont été signalés dans la littérature sur les Grégarines.

Chez les Grégarines une séparation entre le soma et le germe a lieu. La formation des c.s.s. précède cette séparation et par conséquent la formation des gamètes. Le cas intéressant de c.s.s. présents dans des organismes, morphologiquement différenciés, avant la séparation entre soma et germe, se trouve ainsi vérifié chez les Grégarines.

Chez la plupart des Grégarines tout au moins on a vraisemblablement une détermination haplogénotipique du sexe et le développement des c.s.s. se décide dans le même sens que l'état sexuel.

Summary. — The author calls attention to the problem of sexual dimorphism in Gregarines.

Statistical analysis has been carried on eleven characters of three species of Gregarines, *Gregarina dimorpha*, *Protomagalhaensia marottai*, *Gregarina larvarum*. The significance of the differences between the means of each character in two sex populations has been tested using the *t*-test. Moreover in each species all characters are graduated on the

basis of the so-called « typicité » of sexual differences (measured by GINI's intensity of transvariation).

In *G. dimorpha* morphological sexual differences are so conspicuous that trophozoites do assume in the two sexes an altogether different *facies* (s.d. *sensu stricto*). Also in *P. marottai* morphological sexual differences are remarkable. Finally sexual differences of a some degree were found even in *G. lavarum*, which was chosen for its apparent isomorphism. In spite of opinion of some authors, evidence is convincing that sexual dimorphism is present in the whole systematic group.

The authors examines other morphological characters unsuitable for statistical analysis, for which sexual differences do appear, and reviews some cases described in the literature.

There is no doubt that a separation between soma and germ occurs in Gregarines. The appearance of secondary sexual characters precedes this separation as well as gametogenesis, and so Gregarines show the most interesting case of presenting s.s.c. in morphologically differentiated organism before a separation between soma and germ occurs.

There is evidence that in most Gregarines sex is genetically determined during zygotic reduction. The development of s.s.c. follows the direction given by sexual status of trophozoite.

Zusammenfassung. — In der vorliegenden Arbeit setzt sich der Verfasser auf dem Wege über eine quantitative Analyse mit dem schwierigen Problem des sexuellen Dimorphismus bei den Gregarinen auseinander.

Nach Festlegung der erforderlichen Bedingungen für eine rationelle Problemstellung wird die statistische Methode erläutert, die der Verfasser für den Zweck am geeignetsten hält.

Die quantitative Analyse wurde auf drei Arten beschränkt und zwar auf die *Gregarina dimorpha*, die *Protomagalhaensia marottai* und die *Gregarina lavarum*, die bei einer annäherungsweise Vorausswertung bezüglich des sexuellen Dimorphismus den Gedanken aufkommen liessen, dass zwei einander entgegengesetzte Grenzfälle und ein dazwischen liegender Mittelfall vorliegen müssten. Für jede einzelne Art wurden elf Charaktere statistisch analysiert.

Entgegen der Meinung anderer Forscher konnte festgestellt werden, dass bei den Gregarinen nicht nur morphologische Sexualunterschiede organographischer Art (sexueller Dimorphismus *sensu proprio*) bestehen, vielmehr bei einigen Arten diese Unterschiede derart betont sind, dass die Trophozoiten der beiden Geschlechter eine ausgesprochen verschiedene *facies* annehmen (sexueller Dimorphismus *sensu stricto*). Da

morphologische Sexualunterschiede in einem gewissen Umfang auch bei der Art (*G. larvarum*) auftrat, die gerade wegen ihres offensichtlichen Isomorphismus ausgewählt worden war, liegt die Hypothese nahe, dass ein sexueller Dimorphismus *sensu proprio* ein Merkmal der ganzen Systemgruppe ist.

Aufgrund der mittels der statistischen Analyse erhaltenen Ergebnisse prüft der Verfasser andere morphologische Charaktere, die statistisch nicht analysierbar sind, bei denen jedoch Sexualunterschiede auftreten, und setzt sich kritisch mit einigen in der Literatur über die Gregarinen berichteten Fällen auseinander.

Bei den Gregarinen findet eine Trennung zwischen Soma und Keim statt. Das Erscheinen der C.S.S. und damit auch die Bildung der Gameten geht dieser Trennung voraus d.h. bei den Gregarinen tritt der interessante Fall ein, dass die C.S.S. in morphologisch differenzierten Organismen vor der Trennung zwischen Soma und Keim vorhanden sind.

Zumindest bei dem grössten Teil der Gregarinae liegt aller Wahrscheinlichkeit nach eine aplogenetische Geschlechtsbestimmung vor, und die Entwicklung der C.S.S. wird in dem gleichen Sinne des Sexualzustands entschieden.

Le Gregarine sono organismi a sessi separati. Il gonocorismo, in questi Sporozoi, per quanto risulta fin'ora sicuramente provato, è generale ed esclusivo. Si rinvencono, nelle Gregarine, tutti i tipi di fecondazione, isogama ⁽¹⁾, anisogama ⁽²⁾, oogama ⁽³⁾. Presso qualche specie esiste perfino un dimorfismo spermatico ⁽⁴⁾ che richiama quello noto, ad esempio, nei Molluschi prosobranchi. Era ovvio che la scoperta di questi fatti complessi che rivelavano, in alcuni casi, un alto grado di specializzazione dei fenomeni sessuali, facesse sorgere il problema, se, oltre ai caratteri relativi agli elementi essenziali della sessualità, i gameti, non esistessero, per caso, negli organismi che li producono, i gamonti, altre differenze correlate con il sesso, vale a dire, i *caratteri sessuali secondari*.

Possiamo distinguere, nelle Gregarine, come in ogni altro organismo vivente ⁽⁵⁾ due principali variabili, accessibili ai nostri strumenti di in-

⁽¹⁾ WESCHENFELDER R. - Arch. Protistenkde, 91, 2 (1938).

⁽²⁾ BRASIL L. - Arch. Zool. expér. gén. (4), 3, 17 (1905); BRASIL L. - Arch. Zool. expér. gén. (4), 4, 69 (1905); LÉGER L. e DUBOSQ O. - Arch. Protistenkde, 17, 19 (1909).

⁽³⁾ LÉGER L. - Arch. Protistenkde, 3, 303 (1904); LÉGER L. e DUBOSQ O. - Arch. Protistenkde 17, 19 (1909); GRELL K. G. - Arch. Protistenkde, 94, 161 (1940).

⁽⁴⁾ LÉGER L. - Arch. Protistenkde, 3, 303 (1904); GRELL K. G. - Arch. Protistenkde, 94, 161 (1940).

⁽⁵⁾ FREY-WYSSLING A. - Submicroscopic morphology of protoplasm and its derivatives. - Elsevier, New York, p. 4 (1948).

dagine, la distribuzione spaziale dei costituenti dell'organismo (space) e la loro natura (matter). Lo studio della prima compete alla morfologia, quello della seconda alla biochimica. In rapporto a ciascuna variabile, esistono dunque due prime serie di caratteri a carico dei quali possono risultare differenze sessuali, i *caratteri morfologici* ed i *caratteri biochimici*. Considerando le due variabili funzioni di una terza, il tempo (time), la morfologia diviene fisiologia dello sviluppo, la biochimica fisiologia del metabolismo. Ecco dunque una terza serie di caratteri da prendere in esame, i *caratteri fisiologici*, comprendenti sia quelli relativi allo sviluppo, che quelli relativi al metabolismo, ed infine una terza categoria, propria della vita di relazione, e cioè, i caratteri riguardanti l'etologia.

Noi conosciamo ormai nelle Gregarine, differenze sessuali per ciascuna delle tre serie di caratteri. Differenze sessuali morfologiche di livello microscopico sono state, ad esempio, rilevate per il condrioma, l'apparato di Golgi e le dimensioni degli inclusi paraplastici (6), senza contare alcune differenze peculiari proprie di qualche specie, come la presenza in *Grebnickiella gracilis*, di una zona di lamelle mucoidi nel solo gamonte maschile (7). Differenze biochimiche risulterebbero, secondo JOYET-LAVERGNE (8) soprattutto a carico dei lipidi. I trofozoiti di una stessa coppia presentano, a volte, una colorazione diversa (9). Il potenziale di ossido-riduzione nei maschi è superiore a quello delle femmine (10). Per quanto riguarda la fisiologia dello sviluppo ho io stesso (11) dimostrato, in alcune specie, l'esistenza di un differente accrescimento relativo nei trofozoiti di sesso diverso. Nelle Gregarine parassite di *Tenebrio molitor* è stata messa in evidenza da GÖHRE (12) una particolare distribuzione di ossidasi che varia, durante lo sviluppo, in modo diverso nei due sessi in rapporto verisimilmente alla variazione delle zone attraverso le quali si effettua l'assorbimento, per osmosi, dei vari metaboliti. E' notissimo infine, il diverso comportamento sessuale, ad esempio, in tutte le specie ad associazione proipodesmica (caudo-frontale di GRASSÉ) in cui il trofozoite di un sesso (satellite) aggancia la sua estremità anteriore all'estremità posteriore del trofozoite dell'altro sesso (primito) che si comporta passivamente.

(6) LÉGER L. e DUBOSCQ O. - Arch. Protistenkde, 17, 49 (1909); JOYET-LAVERGNE Ph. - C. R. Soc. Biol., 91, 993 (1924); C. R. Soc. Biol., 90, 1220 (1924); C. R. Soc. Biol., 92, 4423 (1923).

(7) LÉGER L. e DUBOSCQ O. - Arch. Protistenkde, 17, 49 (1909).

(8) C. R. Ac. Sc. Paris, 180, 333 (1923).

(9) LÉGER L. - Arch. Protistenkde, 3, 303 (1904).

(10) JOYET-LAVERGNE Ph. - C. R. Ac. Sc. Paris, 182, 1293 (1926); GÖHRE E. - Arch. Protistenkde, 96, 293 (1943).

(11) FILIPPONI A. - Riv. Parass., 12, 193 (1934); Rend. Ist. Sup. Sanità, 13, 476 (1932).

(12) Arch. Protistenkde, 96, 293 (1943).

In questa rassegna sommaria, non compaiono esempi relativi ai caratteri morfologici di livello organografico, e cioè, quelli individuabili ad occhio nudo o mediante l'ausilio di una semplice lente di ingrandimento. Si tenga presente che le Gregarine raggiungono dimensioni cospicue e, nella maggior parte dei casi, sono visibilissime ad occhio nudo. Esistono nelle Gregarine differenze sessuali per questi caratteri? La domanda può essere posta in altri termini. Se per *dimorfismo sessuale* intendiamo il complesso delle differenze di qualunque natura rilevabili tra i due sessi, non v'è chi possa metterne in dubbio l'esistenza presso le Gregarine. Ma lo stesso termine è usato in biologia con almeno altre due accezioni diverse: *in senso proprio* esso indica il complesso delle differenze morfologiche organografiche tra i sessi, di qualunque grado esse siano; e si parla infine di *d. s. in senso stretto* quando le stesse differenze sono talmente accentuate da far assumere ai due sessi una *facies* del tutto distinta. Esiste, nelle Gregarine, un *d. s. in senso stretto*, o, per lo meno, *in senso proprio*? E' questo il quesito che si intende precisare nel presente studio.

IMPOSTAZIONE DEL PROBLEMA.

Il problema di un *d. s.* nelle Gregarine è stato posto da lunga data. Fin dal 1904 LÉGER⁽¹³⁾ si era infatti domandato: « existe-t-il chez les Grégarines adultes, au moment de l'accouplement, des caractères sexuels secondaires, appréciables à nos moyens d'investigation? ». La risposta fu che « malgré le peu d'observations que nous possédons actuellement sur ce sujet, on peut répondre que, dans certains cas, une telle différence existe mais peu prononcée, tandis que dans d'autres elle n'a pas été observée ». Di parere contrario fu invece la WATSON⁽¹⁴⁾. « While sexual dimorphism is a factor to be looked for among gregarines, it has never been definitely proven for a single species. There may be a difference in sexes among the sporonts, but if so, this difference seems to be of a chemical nature or of such slight morphological significance as to have been generally overlooked ». JOYET-LAVERGNE⁽¹⁵⁾ distinse, nelle Gregarine, « les espèces isogames dans lesquelles les deux sporadins, quoique sexués, ont le même aspect et les espèces hétérogames dans lesquelles les sexes ont une différence morphologique ». E, per citare opinioni più recenti, BULLOUGH⁽¹⁶⁾ include addirittura l'isomorfismo dei

⁽¹³⁾ Arch. Protistenkunde, 3, 303 (1904).

⁽¹⁴⁾ Illinois Biol. Monogr., 2, (3), 64 (1916).

⁽¹⁵⁾ La physico-chimie de la sexualité. - Protoplasma Mon., 5, Berlin (1931), p. 184.

⁽¹⁶⁾ Practical invertebrate anatomy. - Macmillan, London (1951). p. 18.

gamonti tra le caratteristiche differenziali dei Gregarinidi (« gametocytes identical »), mentre GRASSÉ⁽¹⁷⁾, oltre ad una sessualizzazione citoplasmatica, ammette esplicitamente, nelle Gregarine, un d. s..

I pareri sono dunque discordi; ma è sufficiente analizzare qualche caso controverso per rendersi conto che le contestazioni traggono piuttosto origine da un difetto di impostazione critica.

Nei trofozoiti del genere *Stenophora* si osservano, in parassiti provenienti da uno stesso ospite, due tipi diversi di individui, gli uni a forma allungata, gli altri a forma globosa. Furono appunto LÉGER e DUBOSCQ⁽¹⁸⁾, che per primi osservarono il fenomeno, a riferirlo a un d. s.. WATSON⁽¹⁹⁾ ritenne che la presenza delle due forme, nei trofozoiti di *Stenophora*, fosse giustificata da « a difference merely in the amount of nourishment they have received », escludendo decisamente che potesse trattarsi di un d. s..

A mio parere, l'interpretazione degli autori francesi è criticabile, ma per altri motivi. Volendo mettere in evidenza, in organismi gonocorici, l'esistenza di un certo tipo di c.s.s., è implicito che l'attribuzione degli individui di una popolazione ai due sessi dev'essere fatta in base o ai c.s. primari o ad altri c.s.s., diversi da quelli indagati, e per i quali ci risulti con certezza la loro connessione con i c.s.p.. Trattandosi di metazoi, la diagnosi del sesso è agevolata dal fatto che gli elementi essenziali della sessualità sono attualmente presenti negli organismi di cui si indaga il comportamento dei c.s.s.. Nelle Gregarine, al contrario, la situazione è alquanto diversa. La gametogenesi, in questi Sporozoi, interviene solo alla fine dello sviluppo trofico, quando i due trofozoiti di sesso diverso (gamonti) sono già chiusi in un'unica cisti (gamontocisti) e tutte le strutture morfologiche differenziate durante lo stadio trofico, hanno subito una profonda involuzione e non è più possibile analizzarle. Di più, nel caso particolare di *Stenophora*, l'accoppiamento tra i trofozoiti di sesso diverso avviene solo al termine dello sviluppo trofico, precedendo immediatamente la formazione della gamontocisti. Ne consegue che, dissezionando l'intestino di un ospite infetto, ci si imbatte quasi esclusivamente in trofozoiti solitari o in gamontocisti già formate. Per poter quindi affermare che i trofozoiti dei due sessi si differenziano per la forma globosa o allungata, occorre aver preventivamente assegnato ad un sesso tutte le forme globose e quelle allungate all'altro. Il che, evidentemente, non è che una petizione di principio.

La difficoltà può essere facilmente evitata, ricorrendo ad altre specie,

⁽¹⁷⁾ Traité de Zoologie, Tome 1, fasc. 2, Masson, Paris (1933), p. 576.

⁽¹⁸⁾ Arch. Zool. expér. gén., (4), 1, 307 (1903).

⁽¹⁹⁾ Illinois Biol. Monogr., 2, (3), 64 (1916).

con associazione proipodesmica, non eccessivamente rapida. Si ammette generalmente che il primito, in tutte queste specie, rappresenti il gamonte femminile, il satellite il gamonte maschile. Ciò è stato provato, studiando comparativamente i caratteri citologici nei due associati e nei gamonti incistati, durante la gametogenesi, o misurando il potenziale di ossido-riduzione che, come si è detto, nei trofozoiti femminili è più basso. Il controllo sperimentale è stato effettuato purtroppo solo su poche specie; nè manca qualche autore ⁽²⁰⁾ che ritiene di aver individuato, al contrario, il sesso maschile nei primiti. Non c'è dubbio tuttavia che nell'ambito di una stessa specie, tutti i primiti appartengano ad un sesso e tutti i satelliti all'altro. Considerando, perciò, primiti e satelliti come rappresentanti dei due sessi, l'attribuzione del sesso è ancora fatta sulla base di un c.s.s. (relativo al comportamento sessuale) ma questa volta ci consta, per altra via, la sua effettiva connessione con i c.s.p., per cui non si cade più in un circolo vizioso.

Capitò proprio alla WATSON ⁽²¹⁾ di repertare un probabile caso di d.s. in gregarine ad associazione proipodesmica e precoce. Dissezionando esemplari di un Tenebrionide, *Platydema excavatum*, l'autore osservò una specie di gregarina, *Gregarina platydema*, in cui primiti e satelliti si differenziavano nelle dimensioni. Le conclusioni dell'autore furono però ancora una volta contro la tesi del d.s.: « This variation is not sudden for fairly even graduations occur, and for this reason the presence of a dimorphism cannot be entertained ». Un caso, ancor più tipico, fu segnalato da FOERSTER ⁽²²⁾ in *Gregarina cis*. In questa specie la differenza di forma tra primito e satellite è così netta da permettere all'autore di definirla mediante due attributi qualitativi: « der Primit ist zylindrisch, der Satellit oval ». Fu l'autore stesso a riferire le due forme a un d.s.; se non ché aggiunse: « oft konnte ich aber auch feststellen, dass sich 2 Tiere vereinigt hatten, die beide das Aussehen des Satelliten, also die ovale Form zeigten. Dieser letzte Fund lässt wiederum Zweifel aufkommen, ob es sich um eine geschlechtliche Differenzierung handelt ».

Comincerò con l'osservare che i trofozoiti biassociati delle Gregarine soprattutto nel caso di biassociazioni precoci, continuano il loro accrescimento. Ho dimostrato altrove ⁽²³⁾ che è possibile calcolare, anche per i trofozoiti di questo stadio, delle costanti di accrescimento le quali, nella maggior parte dei casi, hanno valori diversi dall'unità. In altre parole, durante l'accrescimento, i rapporti tra le varie dimensioni nei tro-

⁽²⁰⁾ MERCIER L. - Arch. Zool. expér. gén., (5), 10, 177 (1912).

⁽²¹⁾ Jour. Paras., 4, 159 (1918).

⁽²²⁾ Z. Parasitenkde, 10, 157 (1938).

⁽²³⁾ Riv. Parass., 12, 195 (1951); Rend. Ist. Sup. Sanità, 15, 476 (1952).

fozoiti cambiano, di solito, nello stesso senso, lungo una direzione definita, fino al raggiungimento della maturità sessuale e, cioè alla formazione della gamontocisti. Non è possibile quindi determinare il grado delle differenze sessuali morfologiche in una data specie, senza essersi accertati di avere a che fare con trofozoiti piuttosto prossimi alla maturità sessuale. Per quanto è stato detto, è evidente infatti che, se esiste un d.s. nei trofozoiti di una specie, la sua massima espressività debba ricercarsi negli individui più maturi. Inoltre il rinvenimento di biassociati giovanili che non differissero affatto tra loro, o che differissero meno dei biassociati maturi, non deporrebbe contro l'esistenza di un d.s., così come, ad esempio, il sistema pilifero del mento, nella specie umana, non cessa di essere un c.s.s. solo perchè i neonati dei due sessi non differiscono tra loro per questo carattere.

Se, esaminando due popolazioni di trofozoiti dei due sessi, compaiono individui con valori intermedi per un dato carattere che si sta analizzando, non siamo perciò autorizzati a negare per quel carattere l'esistenza di una differenza, tanto più se la decisione è presa sulla base di una semplice valutazione a occhio. D'altro canto, pubblicando, ad esempio, una microfotografia come quella della fig. 1 in cui gli individui di una stessa coppia appaiono estremamente diversi, non si dimostra, solo con questo, l'esistenza in quella specie, di un d.s., se non si prova contemporaneamente essere quella la condizione prevalente in quella specie. Vale a dire, il problema del d.s. è in sostanza una questione tipicamente statistica; nè potrebbe essere diversamente, se si tien conto, che i caratteri sessuali, come i caratteri specifici, sono anzitutto caratteri di popolazione.

E' utile infine ricordare che queste precisazioni di indole teorica presuppongono delle precauzioni di natura tecnica. I trofozoiti delle Gregarine, ad esempio, si trovano nell'interno dell'ospite in stati diversissimi di contrazione. Una rapida fissazione potrebbe bloccarli in questo stato ed allora la ricerca di un d.s. non avrebbe alcun senso. Solo in perfetta distensione i trofozoiti mostrano la loro forma propria la quale soltanto deve costituire oggetto di una tale ricerca. E' indispensabile, quindi, servendosi magari di opportuni accorgimenti, garantirsi, per quanto è possibile, che i trofozoiti siano fissati in stato di distensione.

Concludendo, se si vuol sottrarre il problema del d.s. nelle Gregarine al semplice gioco delle affermazioni e smentite, per trasferirlo su di un piano rigorosamente sperimentale, quattro condizioni occorre realizzare: 1) scegliere il materiale tra le specie ad associazione proipodesmica, con stadio biassociato non eccessivamente rapido; 2) assicurarsi di fissare i trofozoiti in stato di distensione; 3) limitare l'indagine a primiti

e satelliti, piuttosto prossimi alla maturità sessuale; 4) dare infine alla ricerca una precisa impostazione statistica.

MATERIALE UTILIZZATO E SUO TRATTAMENTO.

Lo studio biometrico del d.s. sarà condotto su tre specie di Gregarine ad associazione proipodesmica, tutte appartenenti alla famiglia *Gregarinidae*, *Gregarina dimorpha* FILIPPONI 1947, *Protomagalhaensia marottai* FILIPPONI 1952, *Gregarina larvarum* FILIPPONI 1951.

La scelta delle specie non fu fatta a caso. Anzitutto, non esistendo nella letteratura delle Gregarine dati statisticamente utilizzabili, dovevo necessariamente servirmi di materiale da me stesso misurato, e quindi il campo di scelta era piuttosto limitato. In secondo luogo lo scopo prefissomi non era quello di saggiare, mediante una campionatura casuale di specie, quanto il dimorfismo sessuale fosse diffuso nelle Gregarine, ma di stabilire in maniera inequivocabile se un d.s. nelle Gregarine esista oppure no. A questo scopo si è ritenuto più utile seguire altro criterio. Tra le specie da me descritte *G. dimorpha* appariva, ad una prima valutazione, come una specie spiccatamente dimorfa; in *G. larvarum*, al contrario, primiti e satelliti sembravano del tutto identici; *P. marottai* infine poteva rappresentare una situazione intermedia tra le prime due. Si è voluto insomma vagliare al controllo di una analisi quantitativa il comportamento di tre specie che, ad una scelta indiziaria preliminare, suggerivano l'idea, relativamente al d.s., di due casi limiti opposti ed uno intermedio.

La durata dello stadio biassociato è piuttosto lunga in *G. dimorpha* e *P. marottai*. Nel primo caso (²⁴) si disponeva di un campione di 254 trofozoiti enterozoici biassociati (130 primiti e 124 satelliti) repertati nella dissezione di oltre 450 esemplari di *Chlaenius vestitus* raccolti in 20 successive catture nei pressi dell'ippodromo Capannelle (Roma); nel secondo caso (²⁵) si disponeva di un campione di 210 trofozoiti enterozoici biassociati (105 primiti e 105 satelliti) ottenuti mediante la dissezione di circa 400 *Scaurus striatus* catturati nel corso di oltre un anno nei pressi della Città Universitaria di Roma. Primiti e satelliti di ciascuna specie furono disposti in ordine di lunghezza totale crescente e da ogni serie furono scelti, per la presente indagine, gli ultimi trenta, sicuri rappresentanti di individui piuttosto prossimi alla maturità sessuale (tabelle 1 e 2). Si tenga infatti presente che dagli stessi ospiti, che suc-

(²⁴) FILIPPONI A. - Riv. Parass., 12, 496 (1951).

(²⁵) FILIPPONI A. - Rend. Ist. Sup. Sanità, 15, 476 (1952).

cessivamente furono sacrificati per la raccolta dei trofozoiti. erano state deposte numerose gamontocisti degli stessi parassiti.

In *G. larvarum* la durata dello stadio biassociato è notevolmente più breve che nei due casi precedenti. Per questa specie ⁽²⁶⁾ si dispone complessivamente di soli 36 trofozoiti biassociati (18 primiti e 18 satelliti), rinvenuti nell'intestino di 13 larve di *Blaps gibba* allevate in laboratorio, e sono stati tutti presi in considerazione nel presente studio (tabelle 3). La necessità di assumere, questa volta, dato il loro scarso numero, la totalità dei trofozoiti biassociati non crea una situazione sostanzialmente diversa dalle precedenti. Data la maggior brevità della durata dell'intero stadio biassociato, e poichè, anche in questo caso, erano state deposte preventivamente dagli ospiti delle gamontocisti, tutti i trofozoiti biassociati osservati possono considerarsi piuttosto prossimi alla maturità sessuale. Per altre condizioni invece, i trofozoiti di *G. larvarum* si discostano dai trofozoiti delle due prime specie ed è la maggiore omogeneità del campione. Di questo ne terremo conto in seguito.

La tecnica di fissazione e misurazione fu identica nei tre casi ed è stata ripetutamente descritta in lavori precedenti ⁽²⁷⁾.

Dovendoci servire, per uno studio quantitativo, necessariamente di caratteri rigorosamente classificabili, si è preferito rivolgersi a cinque dimensioni lineari del trofozoite ed ai loro possibili raffronti. Le cinque dimensioni lineari, tutte espresse in micron, sono quelle comunemente utilizzate dai sistematici nelle diagnosi differenziali delle Gregarine, e cioè: lunghezza totale (*LT*), lunghezza del protomerite (*LP*), lunghezza del deutomerite (*LD*), larghezza massima del protomerite (*WP*), larghezza massima del deutomerite (*WD*). I raffronti eseguiti sono sei. Due raffronti quantitativi, *LP.WP* e *LD.WD*: rappresentano geometricamente l'area in micron quadrati di due rettangoli aventi per lati la lunghezza e la larghezza massima rispettivamente del protomerite e deutomerite e possono essere assunti come valutazione grossolana delle aree delle sezioni ottiche di queste due porzioni del trofozoite. Due raffronti tipicamente morfologici, *LP/WP* e *LD/WD*: rappresentano rispettivamente l'indice protomeritico e l'indice deutomeritico e traducono in espressione quantitativa la forma allungata o schiacciata del protomerite e del deutomerite. I due ultimi raffronti, *LD/LP* e *WD/WP*, non hanno un particolare significato geometrico o morfologico: sono i valori delle due dimensioni del deutomerite, espresse in unità di misura delle corrispondenti dimensioni del protomerite e ci indicano il diverso sviluppo raggiunto dalle

⁽²⁶⁾ FILIPPONI A. - Riv. Parass., 12, 83 (1931).

⁽²⁷⁾ FILIPPONI A. - Riv. Parass., 12, 83 (1931); Riv. Parass., 12, 193 (1931); Rend. Ist. Sup. Sanità, 13, 476 (1932).

due dimensioni nel deutomerite e nel protomerite. Abbiamo dunque per ciascuna specie 11 caratteri da analizzare.

Ed ecco infine i criteri ed i metodi seguiti nell'indagine biometrica. Siano dati due gruppi di individui di una stessa specie, appartenenti ai due sessi, completamente omogenei, o, come è da supporre nel nostro caso, egualmente eterogenei sia per il complesso genico non riguardante il sesso, sia per le condizioni di sviluppo. Prendiamo in considerazione

TABELLA 1.

Distribuzione della frequenza delle lunghezze totali in (micron) in *G. dimorpha*. Ultimi 30 primiti (P) ed ultimi 30 satelliti (S) dell'intera distribuzione, comprendente 130 primiti e 124 satelliti.

LT	130 - 160	160 - 190	190 - 220	220 - 250	250 - 280	280 - 310	310 - 340	340 - 370	370 - 400	Totale
P	—	—	—	—	12	11	6	0	1	30
S	13	15	2	—	—	—	—	—	—	30

TABELLA 2.

Distribuzione della frequenza delle lunghezze totali in (micron) in *P. marottai*. Ultimi 30 primiti (P) ed ultimi 30 satelliti (S) dell'intera distribuzione, comprendente 105 primiti e 105 satelliti.

LT	760 - 800	800 - 840	840 - 880	880 - 920	920 - 960	960 - 1000	1000 - 1040	1040 - 1080	1080 - 1120	Totale
P	—	4	8	7	3	2	1	1	4	30
S	10	7	5	4	3	1	—	—	—	30

TABELLA 3.

Distribuzione della frequenza della lunghezza totale (in micron) in 18 primiti (P) e 18 satelliti (S) in *G. larvarum*.

LT	160 - 190	190 - 220	220 - 250	250 - 280	280 - 310	310 - 340	Totale
P	2	3	3	5	3	2	18
S	2	4	4	3	3	2	18

ne, nei due gruppi una serie di caratteri e calcoliamone i valori medi, con sufficiente approssimazione. Per ogni carattere avremo, in genere, due medie diverse. Per ogni differenza tra valori medi, relativi ai singoli caratteri, due ipotesi sono prevedibili: o la differenza è dovuta a cause accidentali, e cioè è semplice effetto di campionatura, o la differenza è dovuta a cause sistematiche, e cioè, in questo caso, rivela l'esistenza di una differenza sessuale. Mediante il *t* di « STUDENT » è possibile calcolare con quale probabilità di essere nel giusto possiamo rigettare l'una o l'altra ipotesi. Non c'è dubbio che l'uso di questo testo di significatività possa condurci alla formulazione di un giudizio circa la presenza o meno di differenze sessuali nelle tre specie considerate assai più attendibile di quello deducibile da una valutazione a occhio.

Ma, oltre che dimostrare l'esistenza di differenze sessuali, può essere interessante, da un punto di vista biologico, stabilire un confronto tra le differenze relative ai vari caratteri, sia pure restando nell'ambito dei campioni esaminati.

A questo proposito è utile ricordare quanto afferma il GINI ⁽²⁸⁾: « in illustrating the difference between two quantity groups in general and between the measurements of a characteristic in two populations in particular, it is important to know not only what the difference is between the averages of the two quantity groups but also the degree of regularity with which the differences occur in individual cases in one direction rather than in another. For instance, in order to realize the difference in stature between a group of males and a group of females, it is important not only to know the degree in which the average stature of the males exceeds the average stature of the females, but also the frequency with which the stature of a single male exceeds or falls below that of a single female. The difference between the averages gives us a synthetic idea of the *intensity* of the differences between the measurements of the characteristic in the two groups. The frequency with which, in individual cases, the difference occurs in the same direction or in the contrary direction to that of averages, affords us a synthetic idea of the *typical character* (*tipicità*) of the difference between the averages ».

Volendo quindi comparare tra loro le differenze sessuali, risultate a carico degli undici caratteri, in ciascuna delle tre specie, dovremmo tener conto, oltre che della *intensità*, anche della *tipicità* delle loro divergenze nei due sessi.

Per valutare la *tipicità* delle divergenze dei caratteri nei due sessi, ci si può servire degli *indici di transvariazione* (probabilità e intensità

(28) Acta genet., 4. 175 (1953).

TABELLA 4.

Valori medi e intensità di transvariazione per 11 caratteri nei primiti (*P*) e satelliti (*S*) di *G. dimorpha*.

N. d'ordine	Carattere	Numero osservaz.		Medie aritmetiche			I_{ps}
		<i>P</i>	<i>S</i>	M_p	M_s	R_M	
1	<i>LT</i>	30	30	291,47	162,10	1,798	0,00000
2	<i>LP</i>	30	30	37,13	28,93	1,283	0,20733
3	<i>LD</i>	30	30	254,33	133,03	1,912	0,00000
4	<i>WP</i>	30	30	56,90	86,57	0,657	0,00679
5	<i>WD</i>	30	30	75,13	123,83	0,607	0,01264
6	<i>LP . WP</i>	30	30	2119	2602	0,814	0,52262
7	<i>LD . WD</i>	30	30	19230	16635	1,156	0,65470
8	<i>LP / WP</i>	30	30	0,653	0,339	1,926	0,00000
9	<i>LD / WD</i>	30	30	3,413	1,112	3,069	0,00000
10	<i>LD / LP</i>	30	30	6,895	4,868	1,416	0,09075
11	<i>WD / WP</i>	30	30	1,317	1,442	0,913	0,32810

TABELLA 5.

Differenze tra i valori medi degli stessi caratteri della tabella 4 e loro significatività. I caratteri sono ordinati secondo i valori decrescenti della tipicità delle loro differenze, misurata mediante l'intensità di transvariazione.

N. d'ordine	Carattere	I_{ps}	D_M	$t_{[58]}$	<i>P</i>
1	<i>LD / WD</i>	0,00000	2,301	30,097	< 0,01
2	<i>LP / WP</i>	0,00000	0,314	19,782	< 0,01
3	<i>LD</i>	0,00000	121,30	22,562	< 0,01
4	<i>LT</i>	0,00000	129,37	22,769	< 0,01
5	<i>WP</i>	0,00679	29,67	8,011	< 0,01
6	<i>WD</i>	0,01264	48,70	9,691	< 0,01
7	<i>LD / LP</i>	0,09075	2,027	7,682	< 0,01
8	<i>LP</i>	0,20733	8,20	5,625	< 0,01
9	<i>WD . WP</i>	0,32810	0,125	3,606	< 0,01
10	<i>LP . WP</i>	0,52262	482,76	2,197	0,05 - 0,02
11	<i>LD . WD</i>	0,65470	2594,53	2,400	0,02 - 0,01

di transvariazione), introdotti nella metodologia statistica dal GINI ⁽²⁹⁾ stesso.

Avendo già avuto occasione, nel mio ultimo lavoro ⁽³⁰⁾, di illustrare i concetti relativi a tali indici, mi limiterò ad un rapido cenno. Si dice che c'è *transvariazione*, quando la differenza tra due casi individuali ha segno contrario a quello della differenza tra le medie. *La probabilità di transvariazione* è data dal rapporto tra il numero effettivo delle transvariazioni e il massimo che tale numero può raggiungere. *L'intensità di transvariazione* è data dal rapporto tra la somma delle transvariazioni ed il massimo che tale somma può raggiungere.

Il valore dei due indici di transvariazione varia da uno a zero. A valori nulli corrisponde la certezza che la divergenza osservata tra le medie si presenti sempre nello stesso senso in tutti i casi individuali; a valori eguali a uno corrisponde l'indifferenza, e cioè è egualmente probabile che due osservazioni fatte a caso, nei due gruppi, divergano nello stesso senso delle medie oppure nel senso opposto. Di conseguenza, tanto più il valore degli indici di transvariazione sarà prossimo a uno, tanto minore sarà la *tipicità* delle differenze; e, reciprocamente, la tipicità sarà tanto maggiore, quanto più il valore di tali indici sarà prossimo a zero.

Ci si rende facilmente conto come graduando i valori degli indici di transvariazione per una serie di caratteri, la tipicità delle differenze tra le loro medie verrà graduata in senso inverso; se i due gruppi analizzati rappresentassero i due sessi di una stessa specie, si otterrà una *graduazione della tipicità delle differenze sessuali*.

Secondo BOLDRINI ⁽³¹⁾, cui spetta il merito di avere, per primo, utilizzato gli indici di transvariazione nello studio dei c.s.s., il concetto statistico di tipicità delle differenze sessuali corrisponde al concetto comune di « sessualità » di un carattere, intesa nel senso di una maggiore o minore attitudine da parte del carattere a differenziare i sessi. Afferma infatti l'autore ⁽³²⁾: « Diciamo che un dato carattere ha significato sessuale quando è abbastanza probabile che, scegliendo più volte a caso due individui qualunque dei due sessi, essi differiscono, per quel carattere, ordinariamente allo stesso modo. Il significato sessuale di un carattere, secondo questo concetto, scaturisce dalla più o meno probabilità, che, in un certo numero di scelte, si presentino eccezioni: è dun-

⁽²⁹⁾ Riv. Statist., 52, gennaio (1916).

⁽³⁰⁾ Riv. Parass., 14, 137 (1933).

⁽³¹⁾ Arch. antr. Etn., 48, 5 (1918); Rend. Acc. Naz. Lincei. (5). 29, 71 (1920).

⁽³²⁾ Rend. Acc. Naz. Lincei (5), 29, 71 (1920).

TABELLA 6.

Valori medi e intensità di transvariazione per 11 caratteri nei primiti (P) e satelliti (S) di *P. marottai*.

N. d'ordine	Carattere	Numero osservaz.		Medie aritmetiche			I_{ps}
		P	S	M_p	M_s	R_M	
1	LT	30	30	924,60	837,23	1,104	0,23909
2	LP	30	30	146,07	116,87	1,250	0,06801
3	LD	30	30	778,53	720,37	1,081	0,39759
4	WP	30	30	115,50	98,97	1,167	0,24417
5	WD	30	30	134,53	131,60	1,022	0,84726
6	LP . WP	30	30	16950	11678	1,451	0,06923
7	LD . WD	30	30	105540	91625	1,152	0,49112
8	LP / WP	30	30	1,274	1,203	1,059	0,71418
9	LD / WD	30	30	5,861	5,578	1,051	0,79344
10	LD / LP	30	30	5,355	6,257	0,856	0,16829
11	WD / WP	30	30	1,168	1,337	0,874	0,23815

TABELLA 7.

Differenze tra i valori medi degli stessi caratteri della tabella 6 e loro significatività. I caratteri sono ordinati secondo i valori decrescenti della tipicità delle loro differenze, misurata mediante l'intensità di transvariazione.

N. d'ordine	Carattere	I_{sp}	D_M	$t_{[58]}$	P
1	LP	0,06801	29,20	7,242	< 0,01
2	LP . WP	0,06923	5272,40	7,487	< 0,01
3	LD / LP	0,16829	0,902	5,033	< 0,01
4	WD / WP	0,23815	0,169	4,259	< 0,01
5	LT	0,23909	87,37	4,447	< 0,01
6	WP	0,24417	16,53	4,645	< 0,01
7	LD	0,39759	58,16	3,379	< 0,01
8	LD . WD	0,49112	13915,47	2,296	0,05 - 0,02
9	LP / WP	0,71418	0,071	1,418	0,2 - 0,1
10	LD / WD	0,79344	0,183	0,908	0,4 - 0,3
11	WD	0,84726	2,93	0,580	> 0,5

que una questione quantitativa. E quindi prendendo in esame non uno, ma più caratteri, dalla frequenza di eccezioni rispettive è possibile stabilire una graduatoria della loro sessualità ».

Non c'è dubbio che, dati due caratteri con una certa differenza sessuale deve ritenersi più atto a differenziare i sessi quello la cui *tipicità* è maggiore. Ma, in casi estremi di d.s., noi otterremo sicuramente una tipicità massima (indici di transvariazione eguali a zero) per molti caratteri, per graduare tra loro i quali diviene necessario ricorrere al confronto delle *intensità* delle loro differenze. In definitiva volendo stabilire, nell'ambito di una specie, una *scala dei caratteri secondo il grado della loro sessualità*, nel senso già precisato, occorre seguire un criterio misto tenendo conto sia della *tipicità* che della *intensità* delle differenze sessuali.

La misura della tipicità delle differenze è stata effettuata in questo lavoro mediante l'intensità di transvariazione. Per il calcolo fu seguito il metodo di LIVADA⁽³³⁾. Da un punto di vista statistico, l'uso dell'intensità di transvariazione, come di altri indici di transvariazione, ha il vantaggio di non essere legato ad alcuna particolare ipotesi circa la distribuzione delle grandezze analizzate, potendosi quindi applicare in ogni caso. Va però tenuto presente che i valori ottenuti sono validi solo nell'ambito delle serie empiriche che li hanno forniti.

RISULTATI DELL'ANALISI BIOMETRICA.

I risultati dell'indagine statistica sono sintetizzati in tabelle. Le tabelle 4, 6, 8 riportano per le tre specie e per ciascuno degli undici caratteri analizzati il numero di osservazioni nei primiti (P) e nei satelliti (S); i valori delle medie aritmetiche nei primiti (M_p) e nei satelliti (M_s); il rapporto tra i due valori medi (R_M), allo scopo di facilitare l'esame delle medie stesse (tutte le volte che il rapporto è superiore all'unità le medie dei primiti superano quelle dei satelliti, mentre sono ad essi inferiori quando il rapporto è minore di uno); infine l'intensità di transvariazione tra primiti e satelliti (I_{ps}).

Le tabelle 5, 7, 9 contengono le differenze tra i valori medi ed i testi della loro significatività. I caratteri, per ciascuna specie, sono ordinati, in queste tabelle, secondo il valore decrescente della tipicità delle differenze sessuali, come appare dai valori I_{ps} che si succedono in ordine crescente. Per graduare i caratteri con eguale valore di I_{ps} (i primi

(33) Atti 6^a Riunione Soc. It. Statist., Roma, 63 (1943).

TABELLA 8.

Valori medi e intensità di transvariazione per 11 caratteri nei primiti (P) e satelliti (S) di *G. larvarum*.

N. d'ordine	Carattere	Numero osservaz.		Medie aritmetiche			I_{ps}
		P	S	M_p	M_s	R_M	
1	LT	18	18	251,72	242,28	1,039	0,84230
2	LP	18	18	36,17	30,17	1,119	0,45651
3	LD	18	18	215,56	212,67	1,014	0,94010
4	WP	18	18	77,89	79,83	0,976	0,86608
5	WD	18	18	126,22	111,22	1,135	0,42302
6	LP . WP	18	18	2818	2384	1,182	0,55494
7	LD . WD	18	18	27506	24163	1,138	0,67043
8	LP / WP	18	18	0,470	0,393	1,196	0,53135
9	LD / WD	18	18	1,708	1,919	0,890	0,51968
10	LD / LP	18	18	6,169	7,280	0,847	0,55745
11	WD / WP	18	18	1,627	1,409	1,155	0,17884

TABELLA 9.

Differenze tra i valori medi degli stessi caratteri della tabella 8 e loro significatività. I caratteri sono ordinati secondo i valori decrescenti della tipicità delle loro differenze, misurata mediante l'intensità di transvariazione.

N. d'ordine	Carattere	I_{ps}	D_M	$t_{[34]}$	P
1	WD / WP	0,17884	0,218	4,142	< 0,01
2	WD	0,42302	15,00	2,475	0,02 - 0,01
3	LP	0,45651	6,00	2,496	0,02 - 0,01
4	LD / WD	0,51968	0,211	1,734	0,1 - 0,05
5	LP / WP	0,53135	0,077	1,826	0,1 - 0,05
6	LP . WP	0,55494	434,39	1,881	0,1 - 0,05
7	LD / LP	0,55745	1,111	1,748	0,1 - 0,05
8	LD . WD	0,67043	3343	1,240	0,3 - 0,2
9	LT	0,84230	9,44	0,577	> 0,5
10	WP	0,86608	1,94	0,405	> 0,5
11	LD	0,94010	2,89	0,82	> 0,5

quattro caratteri *G. dimorpha*) ci si avvalse di un criterio suppletivo, e cioè il valore del rapporto tra la media maggiore e quella minore. Seguono i valori delle differenze tra le medie (D_M); i valori di t per i rispettivi gradi di libertà, indicati in parentesi quadra; infine i valori della probabilità (P) che le differenze siano dovute a cause accidentali.

In *G. dimorpha* (tabelle 4, 5), per gli undici caratteri studiati, il valore massimo raggiunto da I_{ps} è 0,65470. Tutti i valori di I_{ps} sono dunque inferiori all'unità e di molto, ossia tutti i caratteri, senza alcuna eccezione, hanno un significato sessuale, nel senso sopra spiegato. A conferma di ciò, il testo della significatività delle differenze tra valori medi, mediante il t di « STUDENT » ci permette di affermare che è troppo improbabile che le differenze osservate nei primiti e nei satelliti, per ciascuno degli undici caratteri, possano essere dovute a cause accidentali.

La tabella 5 ci indica la scala dei caratteri secondo il loro grado di sessualità decrescente nel senso precedentemente spiegato. Nei primi quattro caratteri di questa scala il valore di I_{ps} è addirittura nullo: vale a dire, in questa specie, per questi quattro caratteri, e limitatamente al campione esaminato, non esistono affatto individui transvarianti. Orbene, è questa esattamente la condizione da attendersi nel caso dei più tipici caratteri sessuali che si possano immaginare.

All'apice della scala, si incontrano l'indice deutomeritico e l'indice protomeritico che, come si è detto, traducono in cifre la forma del deutomerite e del protomerite. Se noi avessimo classificato la forma generale dei primiti e dei satelliti con attributi qualitativi, ad esempio, cilindrica ed ovale, noi potremmo affermare con assoluta certezza che tutti i primiti, prossimi alla maturità sessuale sono cilindrici e tutti i satelliti ovali. Non c'è dubbio perciò che in questa specie si possa parlare di d.s. in senso stretto. Anzi, osservando primiti e satelliti, quali appaiono dalla fig. 1, essendoci ora garantiti, mediante l'analisi statistica, non trattarsi affatto di un caso sporadico che possa ammettere anche una situazione opposta, ci si convince facilmente che *G. dimorpha* non sfigurerebbe tra i casi classici di d.s. dell'intera scala zoologica.

Anche in *P. marottai* (tabelle 6 e 7) i valori di I_{ps} sono tutti più o meno inferiori all'unità. Dunque, per quanto è lecito dedurre dal campione esaminato, nessuno degli undici caratteri è del tutto sessualmente indifferente. In questa specie però gli indici di transvariazione sono in media superiori a quelli della specie precedente, nè appaiono valori nulli. Inoltre solo per otto caratteri i valori medi risultano statisticamente diversi. Ciò dimostra che le differenze sessuali in *P. marottai*, relativamente ai caratteri esaminati, sono meno accentuate che in

G. dimorpha; tuttavia per almeno i primi otto caratteri della scala (tabella 7) esse debbono considerarsi piuttosto notevoli.

Un fatto degno di rilievo risulta dalla comparazione delle due scale del grado di sessualità dei caratteri (tabelle 3 e 7). I singoli caratteri non si succedono affatto, nei due casi, nello stesso ordine. Ad esempio, l'indice deutomeritico e l'indice protomeritico che in *G. dimorpha* occupano il 1° ed il 2° posto li ritroviamo in *P. marottai*, rispettivamente al 10° e 9° e con valori di I_{ps} alquanto elevati, ossia, in altri termini, contrariamente a quanto avviene in *G. dimorpha*, primiti e satelliti di *P. marottai* hanno entrambi forma cilindrica allungata, sebbene con una certa tendenza nei primiti ad una forma più sfilata. Il dubbio quindi che le differenze qui poste in evidenza, possano essere una semplice

TABELLA 10.

Costanti di accrescimento (b) in una popolazione di 130 primiti (A) e 124 satelliti (B) di *G. dimorpha* e significatività delle loro differenze determinata mediante il t di « Student ».

X	Y	A-Primiti (N = 130) b_A	B-Satelliti N = 124 b_B	$b_A - b_B$	t_{A-B}	P
$\log LP$	$\log WP$	0,8703	1,1758	0,3035	2,993	< 0,01
$\log LD$	$\log WD$	0,6051	1,3125	0,7074	14,893	< 0,01
$\log LD$	$\log LP$	0,3742	0,7107	0,3365	6,313	< 0,01
$\log WD$	$\log WP$	0,6271	0,9232	0,2961	9,000	< 0,01

TABELLA 11.

Costanti di accrescimento (b) in una popolazione in 105 primiti (A) e 105 satelliti (B) di *P. marottai* e significatività delle loro differenze determinata mediante il t di « Student ».

X	Y	A Primiti (N = 105) b_A	B-Satelliti (N = 105) b_B	$b_A - b_B$	t_{A-B}	P
$\log LP$	$\log WD$	0,513	0,479	0,034	0,611	> 0,5
$\log LD$	$\log WP$	0,536	0,526	0,010	0,152	> 0,5
$\log LD$	$\log LP$	0,547	0,778	0,231	3,568	< 0,01
$\log WD$	$\log WP$	0,500	0,759	0,259	4,015	< 0,01

conseguenza del fatto che i satelliti si agganciano ai primiti, non ha neppure ragione di essere sollevato. Anzitutto non si capirebbe perchè le differenze tra primiti e satelliti dovrebbero risultare a carico del deutomerite che, in queste due specie, non subisce alcuna modificazione in rapporto all'agganciamento. In secondo luogo, appartenendo le due specie allo stesso tipo di associazione, avremmo dovuto constatare nei due casi, differenze analoghe. Al contrario, da specie a specie, per i singoli caratteri, non cambia solo il grado di tipicità delle differenze tra medie e, quindi, il grado della loro sessualità, ma anche l'ordine con cui i caratteri si succedono nella scala del grado di sessualità ed, infine, il senso stesso della differenza tra i valori medi, come risulta dal raffronto tra i rispettivi valori di R_M . Questo significa che il grado, la natura ed il senso stesso delle differenze sessuali nelle Gregarine sono caratteristiche delle singole specie e possono variare da caso a caso.

G. larvarum, è stato detto, fu scelta come caso estremo di una specie in cui primiti e satelliti non apparivano diversificarsi tra loro. Invero, distaccati primiti e satelliti in ogni coppia e mescolati tra loro promiscuamente sarebbe stato assolutamente impossibile distinguerli ad occhio per qualsivoglia carattere o complesso di caratteri, anche perchè, non ostante la minore entità del campione e la maggiore omogeneità di questo quanto agli ospiti di provenienza, la variabilità di forma, nell'ambito di ciascun sesso, appariva assai più elevata che nelle due specie precedenti. E' chiaro, per ciò stesso, che in questa specie non potrà risultare un d.s. in senso stretto. Il caso diviene però interessante per altro verso: accertare cioè, se ad uno strumento più delicato di indagine, primiti e satelliti non risultassero per caso, differenziarsi nei loro caratteri, anche quando ciò non apparisse ad una valutazione ad occhio.

I risultati sono riportati nelle tabelle 8 e 9. Sebbene l'esiguità del campione deve rendere più cauti a generalizzare, per l'intera specie, i risultati ottenuti, non c'è dubbio che si debba attribuire un significato sessuale non solo ai primi tre caratteri della scala (tabella 9) per i quali risultano anche statisticamente diversi i valori medi, ma altresì ai cinque successivi.

La graduazione nei singoli caratteri, secondo la rispettiva sessualità decrescente non coincide con nessuna delle due precedenti; il che conferma quanto è già stato osservato in proposito.

Per quanto è stato messo in evidenza dall'analisi statistica è lecito dunque concludere che, tra le tre specie, il dimorfismo è massimo in *G. dimorpha*, minimo in *G. larvarum*, intermedio in *P. marottai*. Ma, anche nella specie meno dimorfa, siamo ben lungi da un caso tipico di isomorfismo completo.

ALTRI ESEMPI DI DIFFERENZE SESSUALI MORFOLOGICHE.

I caratteri fin'ora analizzati sono tutti riferibili alla variabile spazio e come tali rientrano nella serie dei caratteri morfologici, nel senso precisato nell'introduzione; ed essendo le tre specie esaminate visibili ad occhio nudo, essi rappresentano anche dei caratteri di livello organografico. Ma il numero forzatamente limitato di questi caratteri, scelti unicamente in funzione della loro idoneità ad una elaborazione statistica, non può offrirci che una visione parziale delle differenze sessuali di questo livello presenti nelle Gregarine. D'altro canto, il rigore di una analisi quantitativa non è estendibile a tutti i caratteri o per indisponibilità di dati, o perchè i caratteri stessi non si prestano per una precisa classificazione. Volendo quindi delineare un quadro più comprensivo dell'intero fenomeno, è necessario accontentarsi di una semplice analisi descrittiva, ricorrendo inoltre alle segnalazioni, invero non troppo numerose, rintracciabili nella pur vasta letteratura delle Gregarine. Ci serviranno di guida, nella valutazione di questi casi, i criteri precedentemente illustrati ed i risultati più precisi ottenuti mediante lo studio statistico.

L'attacco dei satelliti ai primiti, nelle specie ad associazione propodesmica, avviene, all'inizio, per semplice accollamento; ma, successivamente, le estremità a contatto subiscono modificazioni più o meno accentuate che possono variare da specie a specie. In *G. larvarum*, ad esempio, l'estremità posteriore del primito si scava a nicchia per dar ricetto all'estremità anteriore del satellite la quale resta convessa. In *G. dimorpha* e *P. marottai* è invece l'estremità anteriore del satellite che si scava per ricevere la convessità del primito. In fase più avanzata di sviluppo, in ciascuna delle due specie, la concavità anteriore del satellite si trasforma in un autentico organoide di attacco, una sorta di ventosa, che in *G. dimorpha* è sormontata da un semplice cercine, mentre, in *P. marottai*, la plica anulare che circonda la ventosa assume l'aspetto di corolla.

Gli organoidi ora descritti, in queste due specie almeno, sono formazioni stabilissime. Separando i componenti di una stessa coppia in soluzione fisiologica, primiti e satelliti compiono indipendentemente i loro vari tipi di movimenti, più o meno modificando il loro profilo, ma la ventosa resta immutata. La fig. 4 rappresenta un primito ed un satellite di una stessa biassociazione di *G. dimorpha*, fissati dopo essere stati tenuti separati in soluzione fisiologica per circa mezz'ora.

Le modificazioni subite dall'estremità di contatto tra i trofozoiti dei due sessi vanno senza dubbio annoverate tra i più tipici c.s. mor-

fologici di livello organografico, nè si limitano alle sole specie ad associazione proipodesmica. Ne daremo ancora qualche esempio. Esiste un gruppo di Policistidee parassite di Crostacei che, molto opportunamente, GRASSÉ⁽³⁴⁾ ha riunito di recente in una nuova famiglia, *Uradiophoridae*. Lo sviluppo nelle specie di questa famiglia è estracellulare ed i trofozoiti epicitozoici una volta staccatisi dalle cellule dell'intestino dell'ospite mantengono l'epimerite. L'associazione è di tipo proipodesmico. Ecco come POISSON⁽³⁵⁾ descrive il comportamento del satellite in queste insolite biassociazioni. « L'épimérite du satellite pénètre dans le deutomérite du primitive par refoulement. De plus, dans les syzygies âgées, le protomérite du satellite se moule d'une façon assez prononcée sur le deutomérite du primitive tout en demeurant cependant bien distinct ». Per quanto riguarda le Gregarine con altre modalità di associazione basterà ricordare il caso di *Diplocystis clerici*, « dont les couples comprennent un individu déprimé en forme de calotte et débordant largement l'autre qui pénètre assez profondément »⁽³⁶⁾ o quello di *Grebniackiella gracilis* dove si ripete un fatto analogo⁽³⁷⁾.

E' stato osservato da qualche autore che la mole dei primiti supera quella dei satelliti. Ciò avviene, ad esempio, secondo LÉGER e DUBOSCQ⁽³⁸⁾; in alcuni *Cephaloidophoridae*. POISSON⁽³⁹⁾ ha notato lo stesso fatto in *Uradiophora mercieri*. Altrettanto avviene probabilmente in *Gregarina platydema* di cui si è già parlato. Nelle tre specie analizzate in questo studio il fenomeno può essere indagato con maggior approssimazione, servendoci dei dati relativi ai due raffronti dimensionali, *LP.WP* e *LD.WD*. In *P. marottai* i valori medi di tali raffronti nei primiti superano quelli dei satelliti. Le differenze sono in entrambi i casi significative e quindi la mole del primitive deve considerarsi maggiore a quella del satellite. In *G. dimorpha* la mole del deutomerite è statisticamente maggiore nel primitive; la mole del protomerite è maggiore nel satellite. Sommando però i valori medi relativi ai due raffronti si ottiene una mole totale più grande per il primitive. Infine in *G. larvarum*, sebbene i valori medi per ciascuno dei due raffronti siano più elevati nei primiti, le differenze non sono statisticamente significative. In altri termini, la tendenza nei gamonti femminili (primiti) ad avere una

⁽³⁴⁾ *Traité de Zoologie*, Tome 1, fasc. 2, Masson, Paris (1953), p. 638.

⁽³⁵⁾ *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 49, 238 (1924).

⁽³⁶⁾ LÉGER L. - *Arch. Protistenkde*, 3, 303 (1904).

⁽³⁷⁾ LÉGER L. e DUBOSCQ O. - *Arch. Protistenkde*, 17, 19 (1909).

⁽³⁸⁾ LÉGER L. e DUBOSCQ O. - *Arch. Zool. expér. gén.*, (4), 1, 147 (1903); *Arch. Protistenkde*, 17, 19 (1909).

⁽³⁹⁾ *C. R. Soc. Biol.*, 84, 73 (1924).

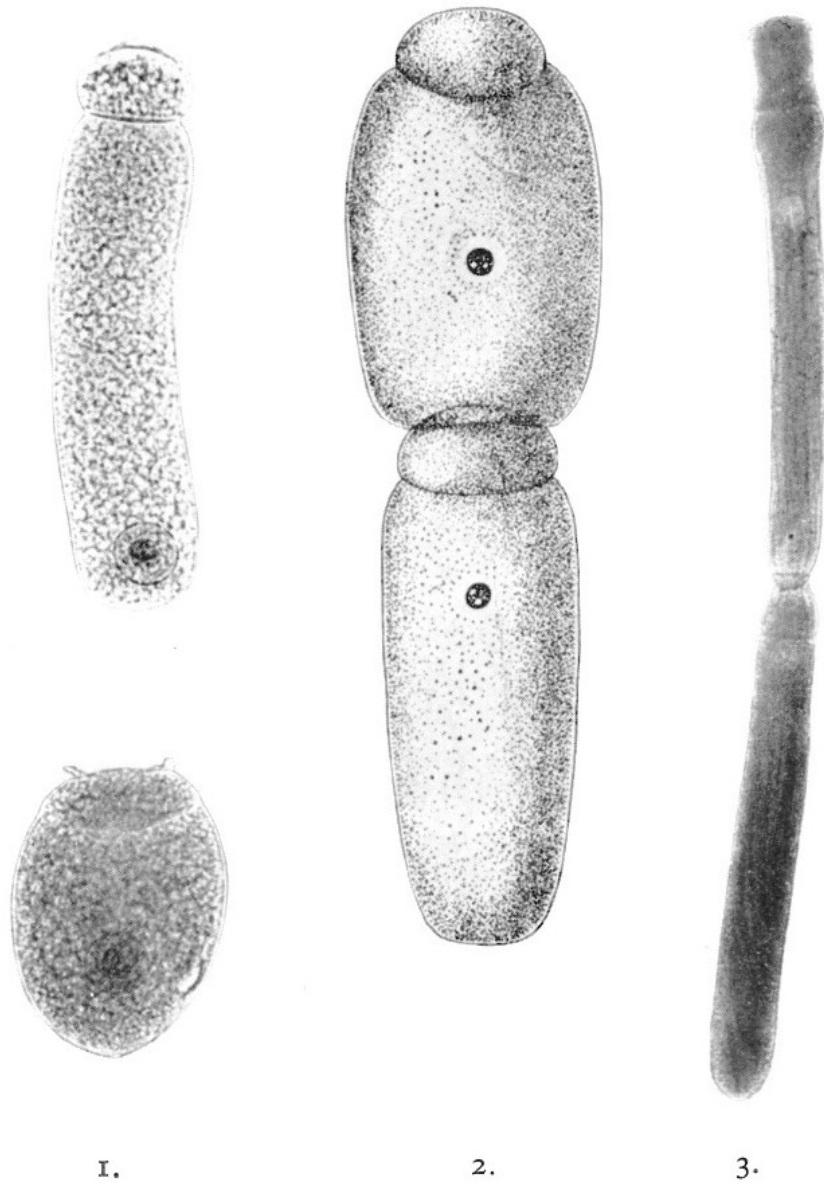


Fig. 1. - Primita e satellite di una stessa biassociazione di *Gregarina dimorpha*. Carminio acetico (205 \times). — *Fig. 2.* - Biassociazione di *Gregarina larvarum*. Formolo picrico (310 \times). — *Fig. 3.* - Biassociazione di *Protomagalhaensia marottai*. Carminio acetico (86 \times).

mole maggiore di quella dei gamonti maschili (satelliti) ammette vari gradi e non è da escludere che possano esistere specie in cui si manifesti una tendenza opposta.

Nelle specie della famiglia *Didymophyidae*, il satellite è privo di setto proto-deutomeritico, tanto che i primi osservatori scambiarono la biassociazione per un unico trofozoite con due deutomeriti. Nelle biassociazioni giovanili però il setto è ancora presente sia nel primito che nel satellite; e, se è vero che, in quest'ultimo, tende in seguito a scomparire, ciò peraltro non sempre avviene ⁽⁴⁰⁾. E' questo probabilmente il motivo per cui LÉGER stesso, favorevole alla tesi del d.s., non ritenne di chiamare in causa le specie di questa famiglia. Ma se si tien conto dei due criteri precedentemente illustrati, e cioè che la differenziazione si effettua progressivamente e che la sessualità dei caratteri è una questione quantitativa, non si può non condividere l'opinione di GRASSÉ ⁽⁴¹⁾ che, per quanto mi consta, è stato il primo a riferire questa caratteristica di *Didymophyidae*, notissima da tanto tempo, a un d.s..

Per la stessa ragione, non c'è alcun dubbio che le due forme, cilindrica e ovale nei primiti e nei satelliti di *Gregarina cis* osservate da FOERSTER ⁽⁴²⁾ rappresentino un altro caso classico di d.s. nelle Gregarine.

Nell'intestino di ninfe di una Efemeride, *Caenis* sp., ZWETKOW ⁽⁴³⁾ segnalò una gregarina, *Enterocystis ensis*, ad associazione proipodesmica, con riassorbimento del setto in entrambi i biassociati, in cui però il primito, a differenza del satellite, assumeva un profilo ensiforme per due caratteristiche espansioni laterali della sua porzione posteriore. La stessa particolarità fu ritrovata in altre specie, riferibili allo stesso genere, da CODREANU ⁽⁴⁴⁾ la quale inoltre poté osservare due fatti interessanti: 1) le espansioni erano presenti anche in alcuni trofozoiti enterozoici solitari, segno evidente che si trattava di un « détermisme intrinsèque, indépendant de l'association en syzygie »; 2) mentre in alcune specie (*E. racovitzai* e *E. jungoides*) il profilo ensiforme appariva nel primito, in altre (*E. palmata* e *E. rhithrogenae*) lo si ritrovava nel satellite. Accettando il parere di CODREANU ⁽⁴⁵⁾ e di GRASSÉ ⁽⁴⁶⁾ secondo i quali le differenze nel profilo di primiti e satelliti nelle specie del genere *Enterocystis* sono da considerarsi un carattere sessuale, due ipotesi sono formulabili: o il primito rappresenta in ogni caso il gamonte

⁽⁴⁰⁾ LÉGER L. - Tabl. Zool., 3, 1 (1892).

⁽⁴¹⁾ Traité de Zoologie, Tome 1, fasc. 2, Masson, Paris (1953), p. 576.

⁽⁴²⁾ Z. Parasitenkunde, 10, 157 (1938).

⁽⁴³⁾ Arch. russes Protistol., 3, 45 (1926).

⁽⁴⁴⁾ e ⁽⁴⁵⁾ Arch. Zool. expér. gén., 81, 113 (1940).

⁽⁴⁶⁾ Traité de Zoologie, Tome 1, fasc. 2, Masson, Paris (1953), p. 576.

femminile, ed allora c'è inversione nelle differenze del profilo; o il profilo ensiforme è sempre caratteristico dello stesso sesso, ed allora c'è inversione nel comportamento sessuale. In entrambi i casi ci troveremo di fronte ad una inversione nel senso delle differenze sessuali, in specie appartenenti allo stesso genere. Ciò dev'essere evidentemente provato; ma *a priori* non è da escludersi. Si è visto, nel paragrafo precedente, come una inversione nel senso delle differenze sessuali possa verificarsi a carico di vari caratteri biometricamente analizzabili.

Secondo MERCIER ⁽⁴⁷⁾ in *Uradiophora cuenoti*, gregarina parassita di un decapode d'acqua dolce, *Atyaëphyra Desmaresti*, « le satellite semble porter à son extrémité postérieure une sorte d'appendice caudal qui se présente avec un aspect flétri ». Il termine *Uradiophora*, creato da MERCIER, vuol appunto richiamare questa strana particolarità, la cui formazione sarebbe dovuta a « des causes morphogènes » e la cui funzione sarebbe duplice: « protéger le reste du corps d'éraflures possibles lors du passage dans le tube digestif de la Caridine de déchets alimentaires présentant une certaine consistance »; ed impedire che un nuovo individuo, aggacciandosi al satellite, venga a « troubler l'harmonie du couple ». Essa rappresenterebbe « la traduction morphologique d'une sexualisation précoce ». Sebbene un'appendice caudale, per la funzionalità da essa esplicata, potrebbe far comodo indistintamente a tutte le Gregarine intestinali, essa non è stata mai osservata da nessun altro autore per nessun'altra specie, comprese, si noti, tutte quelle successivamente descritte e riferite al genere *Uradiophora*. Quest'ultimo particolare dimostra senza dubbio che l'importanza tassonomica del carattere non era quella prevista da MERCIER, ma non invalida il reperto dell'autore. L'appendice caudale del satellite di *U. cuenoti* che MERCIER stesso non aveva notata nel suo primo studio su questa specie ⁽⁴⁸⁾, manca comunque nelle biassociazioni giovanili ed in un caso di triassociazione lineare visto dall'autore, è presente solo nell'ultimo trofozoite della catena. Anche questa situazione non compromette l'interpretazione di MERCIER, potendosi invocare la stessa giustificazione data per il caso di *Didymophyidae*. Ma i dubbi più gravi sorgono a proposito di alcuni particolari descrittivi, riferiti dall'autore. « On constate, sur les coupes, que de fines granulations endoplasmiques se disposent de façon à former une ébauche de cloison qui sépare à l'extrémité du corps un segment de 20 à 30 microns de longueur. D'autre part, au niveau de cette ligne granuleuse la cuticule et l'ectoplasme se contractent; cette

⁽⁴⁷⁾ Arch. Zool. expér. gén. (3), 10, 177 (1912).

⁽⁴⁸⁾ C. R. Soc. Biol., 21, 31 (1911.)

contraction détermine l'apparition d'un étranglement annulaire ». Non ha, per caso l'autore scambiato un particolare stato di contrazione del deutomerite per una formazione morfologica stabile? Il sospetto si avvalorava pensando che contrazioni anulari del deutomerite sono frequentissime nelle Gregarine, non escluse quelle del genere *Uradiophora*, secondo quanto ci assicura POISSON⁽⁴⁹⁾; e che tali stati contrattivi, i quali cambiano piuttosto rapidamente quando si trasferiscono i parassiti in soluzione fisiologica (ed è quindi più facile individuarli), durano molto a lungo nell'ambiente naturale dell'ospite. Figure simili a quelle riprodotte da MERCIER nella Pl XIII, figg. 9 e 10 non è raro trovarle per altre Gregarine su sezioni di intestini infetti; ma, con specie di forma allungata, è possibile ottenere qualcosa di equivalente anche in preparati *in toto*, se si fissa rapidamente il contenuto intestinale dell'ospite senza passare in soluzione fisiologica. Può capitare infatti, in questo caso, che la porzione posteriore del deutomerite, di solito completamente ripiegata sull'altra parte, si drizzi, restando però la costrizione anulare del deutomerite. I reperti di MERCIER, dunque, non sono incriminabili; ma l'interpretazione datane dall'autore non è, a mio parere, la più attendibile, e richiede, comunque, una convalida.

Riferirò infine un ultimo caso che merita di essere discusso. TUZET e THÉODORIDÈS⁽⁵⁰⁾ hanno recentemente descritto in *Actinocephalus licini* due tipi di trofozoiti, « la forme lisse et la forma segmentée ». « Il y a peut-être là », commentano gli autori, « une différence sexuelle. Une Grégarine mâle par exemple qui serait segmentée, la femelle ne l'étant pas. L'ipothèse est plausible puisque dans les syzygies, nous avons toujours vu l'union d'une Grégarine lisse et d'une Grégarine segmentée ». Trofozoiti segmentati erano stati osservati dagli stessi autori⁽⁵¹⁾ anche in alcune specie di *Stylocephalidae*. « Pour nous », essi spiegano, « cette segmentation du deutomérite est superficielle; elle n'intéresse pas le protoplasme et est due à des plis circulaires d'une épaisse membrane ».

Ho potuto personalmente constatare lo stesso fenomeno in specie molto affini a quelle osservate dagli autori, e cioè sia in *Ancyrophora gracilis*, sia in numerose specie di *Stylocephalidae* (*S. mucronatus* ed altre specie non ancora descritte). Per rendersi conto di che cosa effettivamente si tratti, basta dissezionare intestini di ospiti infetti in acqua albuminata (ad esempio liquido di WASIELEWSKY) ed osservare pazientemente. Si vedrà allora, negli individui « segmentati », scomparire,

(49) Bull. Soc. Zool. Fr., 49, 238 (1924).

(50) Arch. Zool. expér. gén., 88, 106 (1931).

(51) Ann. Paras., 26, 394 (1931).

di tratto in tratto, con scatti repentini, alcune pliche, fino a diventare completamente lisci; mentre viceversa altri trofozoiti, usciti lisci dall'intestino, si contraggono, a scatti successivi, facendo assumere al manicotto sarcocito-epicitico una serie di pieghe ad organetto, che in alcuni casi hanno più precisamente un decorso elicoidale ⁽⁵²⁾. Questo tipo di contrazione sembra interessi il solo deutomerite. Mentre la formazione e la scomparsa delle singole pliche avviene con rapido scatto, il passaggio da una fase contrattiva con un certo numero di pliche ad un'altra con un numero maggiore o minore avviene ad intervalli irregolarissimi, a volte molto lunghi. La formazione delle pliche nei trofozoiti lisci inizia, in genere, dalla parte posteriore; le prime che scompaiono nei trofozoiti con deutomerite completamente anellato sono quelle anteriori. Questo spiega il possibile rinvenimento di tutti gli stadi intermedi tra le due « forme », segnalato anche dagli autori. Passando i trofozoiti in soluzione fisiologica isotonica, tutte le pliche finiscono per scomparire in tempo più o meno breve.

Stando così le cose, io non parlerei di « forme segmentate », termine questo estremamente equivoco, esistendo in effetti delle Gregarine plurisegmentate. Il fenomeno è di natura fisiologica, trattandosi (e in questo caso con certezza) di un particolare stato di contrazione che, del resto, LÉGER e DUBOSCQ ⁽⁵³⁾ avevano già segnalato in *Grebniackiella gracilis* (« la partie postérieure laquelle, dans la contraction, se plisse en accordéon »). Ma è ovvio che tra specie capaci di queste contrazioni e quelle che non lo sono, debbono esistere differenze nella disposizione dei mionemi: esso cioè potrebbe rivelarci un carattere morfologico di livello microscopico, a carico del quale potrebbero anche risultare differenze sessuali. In *G. gracilis* certamente non esistono, avendo LÉGER e DUBOSCQ ⁽⁵⁴⁾ osservato un identico stato di contrazione in entrambi i gamonti accoppiati. Posso escluderlo anche per le specie di *Stylocephalidae* da me osservate, avendo potuto cogliere coppie gamontiche con entrambi gli individui anellati, o con uno solo, o con nessuno dei due. In *A. licini* però potrebbe anche avvenire diversamente. Ma, per ammetterlo, bisogna prima provare che in questa specie solo uno dei sessi possiede la capacità di questo tipo di contrazioni, essendone l'altro privo.

⁽⁵²⁾ FILIPPONI A. - Rend. Ist. Sup. Sanità, 14, 247 (1951).

⁽⁵³⁾ e ⁽⁵⁴⁾ Arch. Protistenkunde, 17, 19 (1909).

⁽⁵⁵⁾ Practical invertebrate anatomy. - Macmillan, London (1951), p. 18.

DISCUSSIONE E CONCLUSIONI.

I risultati conseguiti in questo studio, per merito soprattutto dell'analisi quantitativa, mi sembrano chiari ed incontrovertibili. La domanda posta nell'introduzione ha una risposta affermativa. Non solo è lecito parlare nelle Gregarine, di un d.s. in *sensu proprio*, ma anche in *sensu stretto*. Esistono specie in cui i gamonti maschili e femminili assumono una *facies* così spiccatamente diversa, che potrebbero inserirsi, a buon diritto, tra gli esempi più classici di d.s. dell'intera scala zoologica. La generalizzazione di un isomorfismo a tutte le Gregarine, fatta da BULLOUGH⁽⁵⁵⁾ non trova dunque convalida nella prova dei fatti; e la concezione stessa di LÉGER⁽⁵⁶⁾ circa il d.s. nelle Gregarine, risulta approssimata per difetto.

L'aver rilevato un grado non trascurabile di d.s. nella specie stessa, *Gregarina larvarum*, che era stata scelta proprio in funzione del suo apparente isomorfismo, rende plausibile l'ipotesi che un isomorfismo perfetto non esista presso alcuna specie. E' assai verosimile, del resto, che differenze sessuali morfologiche di un certo grado esistano presso ogni organismo gonocorico, la possibilità di metterle in evidenza dipendendo esclusivamente dalla delicatezza dello strumento di indagine.

Per quanto è stato ricordato nell'introduzione, e per ciò che è stato dimostrato nel corso di questo lavoro, appare chiaro che i gamonti delle Gregarine, appartenenti ai due sessi, possano differenziarsi tra loro per tutti i tipi di caratteri individuabili in un organismo vivente, siano essi fisiologici o biochimici o morfologici, compresi quelli di livello organografico. Abbiamo chiamate queste differenze c.s.s. e cioè caratteri « not in them selves essentially sexual », secondo la definizione di CUNNINGHAM⁽⁵⁷⁾, essendo distinti ed in qualche modo contrapponibili ai c.s.p. propri degli elementi essenziali della sessualità, i gameti. Ma le circostanze in cui compaiono nelle Gregarine i c.s.s. sono così particolari ed interessanti che meritano di essere messe in evidenza.

La gametogenesi, nelle Gregarine, come si è detto, avviene alla fine del periodo trofico, dopo che i trofozoi dei due sessi si sono rinchiusi in un'unica cisti. La comparsa quindi dei c.s.s. precede la formazione dei gameti; anzi una parte di essi, ad esempio tutti i caratteri morfologici di livello organografico, scompaiono durante la formazione della gamontocisti.

Iniziate le divisioni progamiche, si individuano, in ciascun ga-

⁽⁵⁶⁾ Arch. Protistenkunde, 3, 303 (1904).

⁽⁵⁷⁾ Modern biology, London (1928), p. 149.

monte, due famiglie di nuclei con dimensioni, comportamento e destino diverso, i *nuclei germinali* ed i *nuclei somatici*. La dimostrazione fu data, per la prima volta, da LÉGER⁽⁵⁸⁾ in quelle sue mirabili ricerche su *Stylocephalus longicollis* e fu confermata per altre specie da autori diversi, come LÉGER e DUBOSQ⁽⁵⁹⁾, CHATTON⁽⁶⁰⁾, WESCHENFELDER⁽⁶¹⁾, POISSON⁽⁶²⁾, CRELL⁽⁶³⁾. Dopo il distacco dei gameti, il soma plurinucleato della Gregarina mantiene ancora, sempre per breve tempo, una propria individualità. Ad esempio, in *Gregarina cuneata* i due somi emettono pseudopodi che, con i loro movimenti ameboidi, contribuiscono al mescolamento dei gameti⁽⁶⁴⁾. In *Gregarina munieri* il soma dei due gamonti oltre ad emettere pseudopodi, compie dei moti di rotazione a direzione alternativamente inversa e per un tempo piuttosto lungo⁽⁶⁵⁾. In *Stylocephalus gigas*, secondo le mie osservazioni, il soma gregarinico, di dimensioni macroscopiche e contenente migliaia di nuclei somatici, elabora, contemporaneamente alla copulazione dei gameti, una spessa membrana periferica di colore marrone. Non mi pare, quindi affatto arbitrario ammettere con LÉGER⁽⁶⁶⁾, nelle Gregarine, una separazione tra soma e germe.

Orbene, partendo dalla formazione dello sporozoite, i fenomeni che qui ci interessano si succedono, in funzione della variabile tempo, secondo questo ordine: 1) differenziazione morfologica e comparsa dei c.s.s.; 2) inizio delle divisioni nucleari con formazione di nuclei somatici e nuclei germinali; 3) gametogenesi. Si realizza così nelle Gregarine il caso interessante di c.s.s. presenti in organismi, morfologicamente differenziati, prima di una separazione tra soma e germe. Dal che si dimostra che la comparsa di c.s.s. non implica necessariamente una contrapposizione in atto tra soma e germe, e che i c.s.s. non sono attributi esclusivi del soma. E' evidente inoltre che, nel nostro caso, non può trattarsi che di c.s. indipendenti, nel senso di LIPSCHÜTZ⁽⁶⁷⁾.

Qual'è il determinismo di questi c.s.s.? WESCHENFELDER⁽⁶⁸⁾ per *Actinocephalus parvus* ha avanzata l'ipotesi di una sessualità relativa tra gli isogameti di questa specie in cui la determinazione del sesso sarebbe fenotipica. I fatti accuratamente osservati dall'autore rendono

⁽⁵⁸⁾ Arch. Protistenkde, 3, 303 (1904).

⁽⁵⁹⁾ Arch. Protistenkde, 17, 19 (1909).

⁽⁶⁰⁾ C. R. Soc. Biol., 102, 34 (1929).

⁽⁶¹⁾ Arch. Protistenkde, 91, 2 (1938).

⁽⁶²⁾ Bull. Biol. Fr. et Belg., 73, 275 (1939).

⁽⁶³⁾ Arch. Protistenkde, 94, 161 (1940).

⁽⁶⁴⁾ Arch. Protistenkde, 1, 375 (1902).

⁽⁶⁵⁾ e ⁽⁶⁶⁾ Arch. Protistenkde, 3, 303 (1904).

⁽⁶⁷⁾ The internal secretions of sex-glands, Cambridge (1924).

⁽⁶⁸⁾ Arch. Protistenkde, 91, 2 (1938).

alquanto verosimile, in questo caso particolare, sia l'una che l'altra ipotesi. Ma una sessualità relativa non esiste certamente presso tutte le altre specie, assai più numerose, anisogame o oogame. E' ammissibile per esse una determinazione fenotipica del sesso?

La comparsa dei c.s.s., in queste specie, non precede solo la formazione della gamontocisti, ma è già evidente prima che si effettui l'associazione stessa, sia essa tardiva o precoce. Ad esempio, le differenze nel potenziale di ossido-riduzione e nella distribuzione delle ossidasi, analizzate da GÖHRE (69) nelle Gregarine parassite di *Tenebrio molitor*, sono già evidenti in trofozoiti enterozoici solitari; altrettanto avviene delle espansioni laterali nei trofozoiti del genere *Enterocystis* e delle differenze morfologiche microscopiche rilevabili in *Grebneckiella gracilis*. La determinazione è dunque sicuramente precoce e se le stesse differenze sessuali non sono individuabili fin negli sporozoiti, ciò non esclude che preesistano in questi allo stato potenziale.

D'altro canto gli sporozoiti, liberatisi dalle oocisti, vanno incontro allo stesso destino, sviluppandosi nello stesso ambiente. Volendo escludere un determinismo intrinseco per tutte le differenze sessuali, segnalate nel corso di questo studio, ci troveremmo di fronte a fatti pressochè incomprensibili. Nell'intestino di *Chlaenius vestitus*, ad esempio, dovremmo ammettere uno strano gioco di fattori ambientali, capace di imprimere a tutti i primiti di *Gregarina dimorpha* un accrescimento differenziale così preciso da permettere, per ogni coppia di dimensioni, il calcolo di costanti di accrescimento (vedi tabella 10) e di determinare, nello stesso tempo, in tutti i satelliti, sottoposti alle stesse sollecitazioni ambientali, un accrescimento altrettanto preciso, ma con costanti nettamente diverse per ogni coppia di dimensioni esaminate. Nè è possibile pensare ad una influenza reciproca tra primiti e satelliti, per effetto di posizione, perchè in *P. marottai* (vedi tabella 11) che si trova in condizioni perfettamente analoghe, le costanti di accrescimento tra primiti e satelliti divergono solo in due confronti, e non nella stessa misura del caso precedente. Del pari misterioso apparirebbe il fatto, messo in evidenza in questo studio biometrico, di caratteri le cui differenze sessuali, da una specie all'altra, non solo variano di grado, ma invertono addirittura il senso. L'ipotesi di una determinazione fenotipica del sesso è dunque troppo poco attendibile, per cui non resta che ammettere una determinazione genotipica.

Le gregarine sono organismi aplonti con meiosi zigotica, l'unica fase diploide essendo rappresentata dallo zigote. Tutte le ricerche più

accurate ⁽⁷⁰⁾ ne hanno dato conferma; ed è molto probabile, come ritiene GRELL ⁽⁷¹⁾, che le segnalazioni in contrario debbano attribuirsi a falsa interpretazione. Nella maggior parte delle Gregarine, almeno, dovremmo quindi ammettere una determinazione aplogenotipica del sesso e la separazione dei determinanti sessuali avverrebbe durante la prima divisione metagamica che è riduzionale. Degli otto sporozoitii formati, nella stessa oocisti, quattro sarebbero di sesso maschile e quattro di sesso femminile. Non esiste, fino a questo momento la prova sperimentale di questo fatto; ma tra le ipotesi possibili è questa la più probabile. Ovviamente con la determinazione genotipica del sesso viene decisa, nelle Gregarine, lo sviluppo dei c.s.s. nello stesso senso dello stato sessuale.

L'attributo « secondari » esteso a tutti i caratteri sessuali dei gamonti, di qualunque natura essi siano, non qualifica il ruolo funzionale, esplicito da ciascuno di essi, in rapporto alla riproduzione. E' verosimile, ad esempio, che alcune differenze biochimiche entrino direttamente in gioco nel meccanismo di realizzazione di altri caratteri sessuali, mentre alcune differenze morfologiche, come quelle il cui senso può invertirsi da una specie all'altra non abbiano alcuna importanza funzionale in rapporto al sesso. Ma non so quanto sia stato nel giusto JOYET-LAVERGNE ⁽⁷⁹⁾ quando attribuiva alle differenze sessuali citoplasmatiche il ruolo di « différences véritablement primitives et fondamentales, capables de diriger l'évolution nucléaire », mentre i caratteri nucleari non sarebbero che delle « manifestations secondaires de la sexualité ». E' ben vero quanto affermava l'autore che « nous pouvons distinguer une Grégarine mâle d'une Grégarine femelle aux qualités du cytoplasma, alors qu'aucune différence ne se manifeste encore entre les noyaux des deux sexes »; ma ciò non prova il suo asserto. Tralasciando altre possibili considerazioni, basterà infatti ricordare che i trofozoiti in cui ciò si verifica derivano, per sviluppo diretto (nel caso di Eugregarine alle quali l'autore si riferiva), dagli sporozoitii e che, durante le tre divisioni metagamiche che preparano la formazione di questi, all'interno della oocisti, mentre la massa citoplasmatica dello zigote appare inerte e indifferenziata, le uniche entità differenziate sono proprio i cromosomi. Questi si appaiono e si dividono, dando origine in definitiva a otto nuclei, sparsi nell'unica

⁽⁶⁹⁾ Arch. Protistenkde, 96, 295 (1943).

⁽⁷⁰⁾ DOBELL C. e JAMESON P. - Proc. Roy Soc. London (B), 89, 83 (1945); JAMESON A. P. - Quart. Journ. Micr. Sc., 64, 207 (1920); DOBELL C. - Paras., 17, 1 (1923); VALCANOV A. - Z. Parasitenkde, 7, 517 (1935); WESCHENFELDER R. - Arch. Protistenkde, 91, 2 (1938); GRELL K. G. - Arch. Protistenkde, 94, 161 (1940); PHILLIPS N. E. e MACKINNON D. L. - Paras., 37, 65 (1946).

⁽⁷¹⁾ Arch. Protistenkde, 94, 161 (1940).

⁽⁷²⁾ La théorie physico-chimique de la sexualité. - Doin, Paris (1932), p. 35, 44, 101.

massa citoplasmatica, di cui successivamente ciascun nucleo si associerà una porzione, originandosi così gli otto sporozoiti. Insomma, contrariamente al parere dell'autore, nel comportamento citologico delle Gregarine non appare alcun fatto che militi contro una teoria cromosomica della sessualità.

Si è visto come, sia per i c.s.p. che per i c.s.s. esista nelle Gregarine tutta una gamma nel grado delle differenze. E' interessante da ultimo segnalare che tra il grado di sessualità dei c.s.p. e quello dei c.s.s. non si manifesta alcuna correlazione. Il fatto era già stato notato da LÉGER ⁽⁷³⁾ il quale pur avendo dimostrato in *Stylocephalus longicollis* differenze accentuatissime tra i gameti, non riuscì ad individuare tra i gamonti di una stessa coppia alcuna differenza sessuale. Nessuna correlazione sembra esistere anche tra il grado di sessualità di un certo tipo di c.s.s. e quello di un altro tipo; nè infine tra il grado di sessualità in c.s.s. dello stesso tipo. Se così non fosse, nelle tabelle 5, 7, 9 avremmo dovuto vedere gli undici caratteri susseguirsi nello stesso ordine e con valori proporzionali di I_{ps} . Ciò fa supporre che, in ogni specie la sessualità di ciascun carattere abbia subito una propria evoluzione, indipendentemente da quella degli altri.

Roma — Istituto Superiore di Sanità. - Laboratorio di parassitologia.

⁽⁷³⁾ Arch. Protistenkde, 3, 303 (1904).