

Hermafroditi, interseksi i plastičnost gonada kod kralješnjaka

Matić, Dora

Undergraduate thesis / Završni rad

2020

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **University of Zagreb, Faculty of Science / Sveučilište u Zagrebu, Prirodoslovno-matematički fakultet**

Permanent link / Trajna poveznica: <https://um.nsk.hr/um:nbn:hr:217:880222>

Rights / Prava: [In copyright](#)/[Zaštićeno autorskim pravom.](#)

Download date / Datum preuzimanja: **2024-12-29**



Repository / Repozitorij:

[Repository of the Faculty of Science - University of Zagreb](#)



SVEUČILIŠTE U ZAGREBU
PRIRODOSLOVNO-MATEMATIČKI FAKULTET
BIOLOŠKI ODSJEK

HERMAFRODITI, INTERSEKSI I
PLASTIČNOST GONADA KOD
KRALJEŠNJAKA

HERMAPHRODITES, INTERSEX AND
GONADAL PLASTICITY IN VERTEBRATES

SEMINARSKI RAD

Dora Matić

Preddiplomski studij molekularne biologije
(Undergraduate Study of Molecular Biology)

Mentorica: doc. dr. sc. Romana Gračan

Zagreb, 2020.

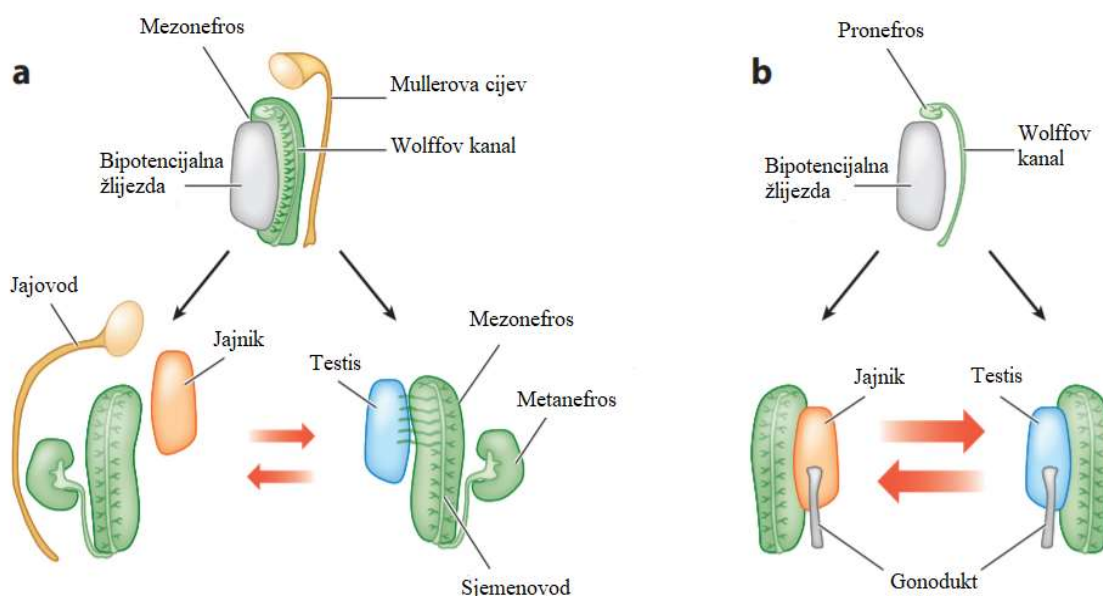
Sadržaj

1.Uvod	1
2. Podjela kralješnjaka u klade i njihove reproduktivne strategije	3
3. Cyclostomata	5
4. Chondrichthyes.....	5
5. Actinopterygii.....	6
5.1. Teleostei	6
6. Sarcopterygii	9
6.1. Amphibia.....	9
6.2. Amnioti.....	9
6.2.1.Reptilia	9
6.2.2. Aves.....	10
6.2.3. Mammalia.....	10
7.Zaključak	11
8.Literatura	12
9.Sažetak	13
10.Summary	13

1. Uvod

Hermafroditizam je česta pojava kod biljaka i beskralješnjaka, a označava prisutnost oba spola u jednoj jedinki. Hermafroditizam ili dvospolnost se može javiti u dva oblika: sinkroni ili serijski. Sinkroni hermafroditi proizvode funkcionalne muške i ženske gamete istovremeno. Serijski hermafroditi naizmjenično proizvode muške i ženske gamete, dakle jedan spol može zamijeniti drugi tijekom života jedinke. Unutar serijskog hermafroditizma razlikujemo protoginiju gdje jedinka iz ženke prelazi u mužjaka, protoandriju gdje jedinka prelazi iz mužjaka u ženku i dvosmjerni put gdje jedinka tijekom života može prelaziti iz jednog spola u drugi [1].

Kod većine kralješnjaka hermafroditizam nije prirodno stanje, a pojava karakteristika oba spola u jednoj jedinki nije funkcionalno stanje i naziva se interseks. Umjesto hermafroditizma kao reproduktivne strategije, većina kralješnjaka prolazi gonadalnu diferencijaciju kojom se iz bipotencijalne spolne žlijezde formira muški ili ženski reproduktivni sustav. Kod mužjaka Wolffovi kanali se diferenciraju u epididimis, vas deferens i sjemeni mjehurić. U ženki amniota Wolffovi kanali degradiraju dok kod riba i vodozemaca oni obavljaju ekskretornu ulogu kod oba spola. Ženke razvijaju Mullerovu cijev koja se diferencira u razne strukture ovisno o načinu reprodukcije vrste [2].



Slika 1. Usporedba urogenitalnih struktura kralješnjaka. Pod a) se prikazuje gonadalna diferencijacija kod većine kralješnjaka gdje se kod ženki iz Mullerove cijevi razvija jajnik i

jajovod. Kod mužjaka iz Wolffovog kanala i mezanefrosa se formiraju testisi i sjemenovod. Male crvene strelice označavaju slabu mogućnost umjetno potaknute promjene spola koja je zabilježena kod vodozemaca. Pod b) se prikazuje gonadalna diferencijacija u Teleostei kod kojih zbog manjka Mullerove cijevi oba spola imaju isto podrijetlo gonodukta. (Preuzeto i prilagođeno iz Adolfi, i sur. 2019)

Sam mehanizam diferencijacije varira među vrstama što upućuje da su se mehanizmi razvili zasebno više puta među vrsta. Visoka varijacija u obliku determinacije spola među srodnim vrstama upućuje da je barijera prelaska iz jednog sistema u drugi niska [1].

Unutar velike varijacije mehanizama determinacije spola može se napraviti podjela na one uvjetovane genotipom i one uvjetovane okolišnim čimbenicima. Pri tom je najznačajniji okolišni čimbenik temperatura koja zbog globalnog zatopljenja raste i ugrožava skupine kao što su ribe, gmazovi i vodozemci čiji spol ovisi o ovom čimbeniku. Uz temperaturu važan faktor su i endokrini disruptori, spojevi koji utječu na hormonsko signaliziranje jedinke. Endokrini disruptori se mogu ponašati kao estrogene i kao takvi utjecati na stanice osjetljive na estrogen ili se vezati na estrogenske receptore. Kod vrsta gdje steroidi imaju ulogu u determinaciji spola endokrini disruptori remete omjere spolova i tako prijete reprodukciji tih vrsta. No utjecaj endokrinih disruptora nije ograničen na vrste s determinacijom spola uvjetovanom okolišem, zabilježeno je da i kod sisavaca utječu na muški reproduktivni sistem remeteći kvalitetu i količinu sperme. Istraživanje mehanizama determinacija spola je bitno za borbu protiv navedenih negativnih utjecaja koji prijete opstanku mnogih vrsta [3].

Ovaj seminar će proći evoluciju reproduktivnih sistema kralješnjaka da bi ukazao na varijabilnost i plastičnost reproduktivnih strategija kralješnjaka.

2. Podjela kralješnjaka u klade i njihove reproduktivne strategije

Za sagledati evoluciju determinacije spola, kralješnjaci su podijeljeni u skupine s obzirom na zajedničkog pretka (klade) i opisan je njihov način reprodukcije, uloga Mullerove cijevi i prisutnosti hermafroditizma. Podjela je prikazana u Tablici 1.

Načini reprodukcije se mogu podijeliti u tri osnovne skupine: ovipariju gdje jedinke liježu oplođena ili neoplođena jaja koja se razvijaju izvan tijela majke, vivipariju gdje se embrionalni razvitak događa unutar majke koja zatim rađa žive mlade i ovoviparnost gdje su prisutne karakteristike oviparije zbog razvoja embrija u jajetu i viviparije zbog zadržavanja jajeta u majci sve dok jedinka nije spremna izleći se. Viviparija se može dalje podijeliti na histotrofnu i hemotrofnu. Kod histotrofne viviparije majka omogućuje nutrijente embriju, no moguća je i oofagija gdje se embrij hrani neoplođenim jajima ili embriofagija gdje se najveći embrio hrani drugim embrijima. Kod hemotrofne viviparije embrio dobiva nutrijente iz posteljice ili strukture slične posteljici [4].

Tablica 1. Podjela kralješnjaka u klade u korelaciji s njihovim načinom reprodukcije i prisutnosti Mullerove cijevi. (Preuzeto i prilagođeno iz Adolphi, i sur. 2019)

Klade kralješnjaka		Način reprodukcije		Uloga Mullerove cijevi	Prisutnost hermafroditizma
Cyclostomata	Myxiniiformes	Oviparija		Nije prisutna; gamete se ispuštaju u tjelesnu šupljinu	Juvenilni interseks
	Petromyzontiformes	Oviparija		Nije prisutna; gamete se ispuštaju u tjelesnu šupljinu	Juvenilni interseks
Chondrichthyes		Oviparija		Proizvodi sluz za formaciju ljuske jajeta, skladišti spermu	Prirodni interseks kod vrste <i>Apristurus longicephalus</i>
		Viviparija	Ovoviparnost	Zadržava oplođeno jaje koje se hrani žumanjkom	Abnormalni interseks
			Histotrofija	Maternica zadržava embrio i proizvodi sluz ili protein kao zamjena jajetu	Abnormalni interseks
			Oofagija i embriofagija	Zadržava embrije u razvoju koji se hrane neoplođenim jajima i manjim embrijima	Abnormalni interseks
			Placentalno	Formira uteroplacentalni kompleks	Abnormalni interseks

Klade kralješnjaka		Način reprodukcije	Uloga Mullerove cijevi	Prisutnost hermafroditizma
Actinopterygii	Cladistia		Oviparija	Nije zabilježeno
	Chondrostei		Oviparija	Abnormalni interseks
	Holostei		Oviparija	Nije zabilježeno
	Teleostei		Oviparija	Juvenilni intesex, protoandrija, protoginija i sinkroni hermafroditi
			Oviparija i ovoviparija	Abnormalni interseks
Sarcopterygii	Actinistia		Ovoviparija	Nije zabilježeno
	Dipnoi		Oviparija	Nije zabilježeno
	Amphibia		Oviparija	Juvenilni interseks kod punoglavaca vrste <i>Rana temporaria</i>
	Reptilia		Viviparija	Abnormalni interseks
			Oviparija i ovoviparija	Abnormalni interseks
	Aves		Oviparija	Ginandromorfizam
	Mammalia	Monotremata	Oviparija	Nije zabilježeno

Klade kralješnjaka		Način reprodukcije	Uloga Mullerove cijevi	Prisutnost hermafroditizma
	Marsupialia	Viviparija	Oplodnja, skladištenje i transport sperme, proizvodnja ljuske, formacija privremene placente, razmjena nutrijenata između majke i fetusa	Abnormalni interseks
	Eutheria	Viviparija	Oplodnja, skladištenje i transport sperme, formiranje placente, razmjena nutrijenata između majke i fetusa	Abnormalni interseks

Mullerova cijev je uzeta kao točka usporedbe zbog njezine specijalizacije koja varira među vrstama. Mullerova cijev je prisutna kod ženki većine kralješnjaka dok kod mužjaka ona degenerira pod utjecajem anti-Mullerovog hormona (AMH) koji je kodiran genom *amh* [2].

3. Cyclostomata

Samo dvije vrste živućih riba predstavljaju ovu skupinu: Sljepulje (Myxiniiformes) i Petromyzoniiformes. Imaju Wolffov kanal čija je uloga isključivo ekskrecijska, dok Mullerova cijev uopće nije prisutna, što je sukladno s manjkom *amh* gena u ovoj skupini. Zbog manjka genitalnog kanala gamete se otpuštaju u tjelesnu šupljinu. Dvospolnost se javlja u obliku privremene juvenilne interseks faze u kojoj se jedinke ne mogu razmnožavati. Navedena faza se kod sljepulja javlja u jedinki dužih od 28 cm gdje se gonade nađu u intermedijarnoj fazi ovotestisa prije nego pređu u prave testise. Slično se događa kod Petromyzoniiformes u fazi ammocoete- slijepe ličinke koja se hrani mikroskopskim biljkama i nakon tri godine prolazi metamorfozu u odrasli oblik ribe [9]. Prvo se odvija oogeneza koja u ženki završava daljnjom maturacijom jajnika, dok kod mužjaka dolazi do degeneracije većine oocita. Spolne stanice koje ostanu formiraju primarne spermatogonije i jedinka prolazi metamorfozu u mužjaka tijekom koje se nalazi u intermedijarnoj interseks fazi [2].

4. Chondrichthyes

Chondrichthyes ili hrskavičnjače pokazuju veliku raznolikost u načinima reprodukcije. S obzirom na embrionalni razvoj mogu se podijeliti na oviparne vrste kod kojih je razvoj mladih izvan majke i viviparne koje rađaju žive mlade. Kod viviparnih vrsta prisutnost Mullerove cijevi i njezino razvijanje u maternicu omogućilo je brigu o potomstvu prije rođenja. Dok kod

oviparnih vrsta Mullerova cijev se razvila za skladištenje sperme i izlučivanje sekreta koji obavija oplođeno jaje dok prolazi jajovodom da bi nastala njegova tercijarna stijenka. Mullerova cijev hrskavičnjača se formira anteriorno-posteriorno tijekom longitudinalne diobe Wolffovog kanala što se razlikuje od ostalih kralješnjaka kod kojih se formira iz mezotela potrbušnice paralelno s Wolffovim kanalom. Kod mužjaka formirani Mullerov kanal ne propada u potpunosti što rezultira rudimentarnim interseksom. Pojava Mullerove cijevi u hrskavičnjača je praćena pojavom *amh* gena u kralješnjaka, no zaostajanje Mullerove cijevi u mužjaka ukazuje da se uloga *amh* u degradaciji Mullerove cijevi javila tek kasnije u evoluciji kralješnjaka. Jedina trenutno opisana vrsta koja se može smatrati normalnim interseksom, a spada u skupinu hrskavičnjača je *Apristurus longicephalus*. No ni kod te vrste ne možemo govoriti o hermafroditizmu jer kod jedinki koje posjeduju oba genitalna aparata, jedan nije funkcionalan i nije moguća samooplodnja [2].

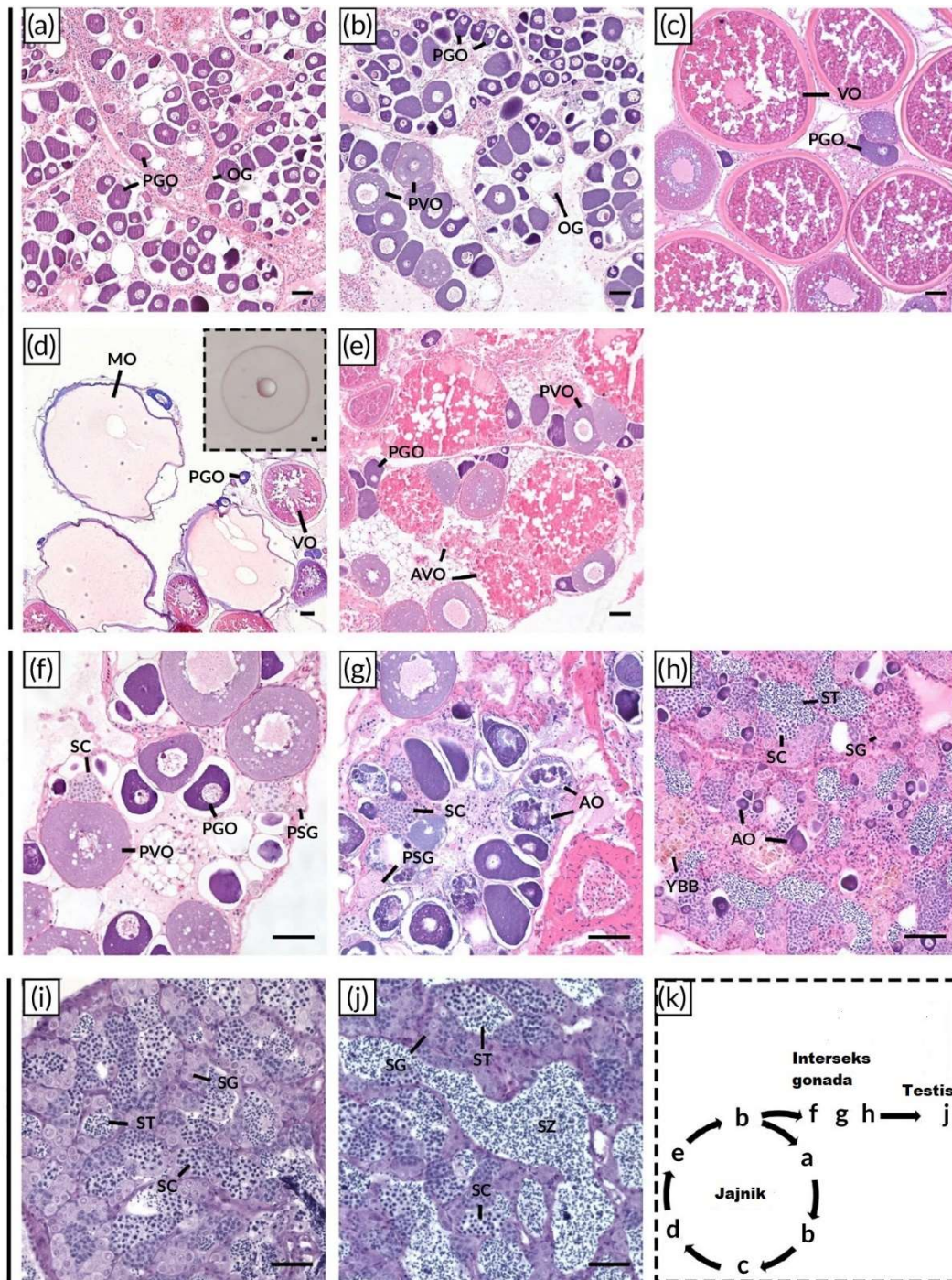
5. Actinopterygii

Actinopterygii ili zrakoperke se dijele na Teleostei i bazalne Actinopterygii: Cladistia, Chondrostei, Holostei. Dostupno je malo informacija o diferencijaciji spola bazalnih Actinopterygii, no zabilježena je prisutnost Mullerove cijevi koja se formira iz mezotela potrbušnice. Kod nekih porodica riba kao što su Acipenseridae Mullerov kanal zaostaje u mužjacima iako nema funkcionalnu ulogu. Interseks jedinke su zabilježene u prirodnim populacijama, no njihova prisutnost je povezana s endokrinim disruptorima u okolišu tih jedinki, stoga se može zaključiti da je interseks abnormalno stanje. Zanimljivo je da se sekvenca koja kodira za AMH bazalnih Actinopterygii razlikuje od one kod Chondrichthyes i Sarcopterygii što upućuje na divergenciju u načinu determinacije spola ove skupine [2].

5.1. Teleostei

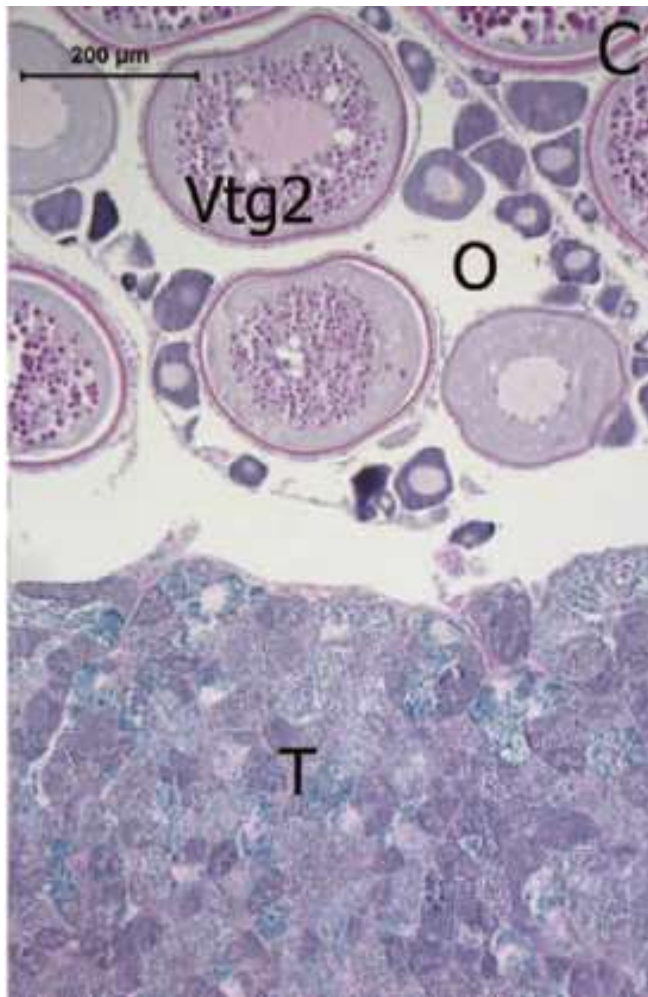
Teleostei ili prave koštunjače pokazuju još veću divergenciju od ostalih kralješnjaka. Zbog manjka Mullerove cijevi njihovi spolni kanali se nisu mogli razviti iz Mullerove cijevi kao kod ostalih kralješnjaka. Način formacije spolnih kanala varira ovisno o vrsti, a kod nekih mogu biti reducirani ili potpuno izostaju. Jos jedna bitna razlika od ostalih kralješnjaka je potpuna neovisnost ekskretornog i reproduktivnog sistema, što je povećalo mogućnost hermafroditizma i promjene spola u odraslih jedinki. Hermafroditizam u pravih koštunjača se razvio više puta neovisno ukazujući da ova skupina ima sve predispozicije za taj oblik reprodukcije. Hermafroditizam je zabilježen kod oviparnih vrsta dok viviparne zahtijevaju veću specijalizaciju spolnih kanala što otežava prijelaz iz jednog spola u drugi kod odraslih jedinki. Zabilježeni su sinkroni i serijski hermafroditi pri čemu je protoginija najčešći tip

hermafroditizma [2]. Histološka analiza gonade sinkronog hermafrodita je prikazana na Slici 2, a serijskog protoginog hermafrodita na Slici 3.



Slika 2. Histološki presjek gonade protogine vrste *Epinephelus coioides*. Slike a-e prikazuju jajnik ženke, slike f-h gonadu u fazi prijelaza iz ženke u mužjaka gdje je prisutno tkivo jajnika i testisa, slike i,j pokazuju testis nakon prijezala iz ženke u mužjaka. Faze prijelaza su shematski prikazane na slici k. Značenje kratica: PGO- oocita u prvoj fazi rasta, GO- oocita u fazi rasta, PVO- previtelogena oocita, VO- vitelogena oocita, MO- zrela oocita, AVO- atrezija vitelogene

oocyte, AO- atrezija oocite, PSG- potencijalna spermatogonija, SC- spermatocita, ST- spermatida, SZ- spermij, YBB- žuto smeđe tijelo. (Preuzeto i prilagođeno iz Peng, i sur. 2020)



Slika 3. Histološki presjek gonade sinkronog hermafrodita *Serranus scriba*. Značenje kratica: Vtg2- sekundarna vitelogeno oocita, O,T – testikularno tkivo. (Preuzeto i prilagođeno iz Brown-Peterson, i sur. 2011)

S obzirom na to da nemaju Mullerovu cijev postavlja se pitanje uloge *amh* u Teleostei. Istraživanja su pokazala da *amh* u pravih koštunjača ima ulogu u reguliranju proliferacije spolnih prastanica i determinaciji kod oba spola. *Amh* održava spolne prastanice u mirujućem stanju i zato je bitan u očuvanju testikularnog tkiva od represije od strane ženskog puta diferencijacije tijekom promjene spola. Navedena karakteristika je bitna za hermafrodite koji moraju imati sposobnost razvoja jednog spola u isto vrijeme ili nakon što je već aktiviran molekularni put za diferencijaciju u drugi spol. Da si oba spola mogla biti prisutna u istoj gonadi pretpostavka je da rezidualne matične stanice ostaju nediferencirane i aktiviraju se tek u odrasloj jedinki da bi formirale gonadalne strukture suprotnog spola [2].

6. Sarcopterygii

Sarcopterygii ili Mesoperke uključuju Actinistia, Dipnoi i sve tetrapode (Amphibia, Reptilia, Aves i Mammalia).

Actinistia imaju Mullerovu cijev s odijeljenim dijelovima koja je omogućila razvoj embrija u majci i unutarnju oplodnju. Kod Dipnoi Mullerova cijev je prisutna i kod mužjaka, ali u reduciranom obliku, stoga nije poznata njezina uloga u muških jedinki. Hermafroditizam nije zabilježen u Actinistia ni u Dipnoi [2].

6.1. Amphibia

Vrste koje spadaju u razred Amphibia imaju sličnu urogenitalnu morfologiju. Mullerova cijev je zabilježena i kod muških jedinki, a njezino žljezdano tkivo i otvor u kloaki sugerira da ima ulogu u ekskreciji. Kod nekih vrsta kao što je *Bufo bufo* Mullerova cijev kod mužjaka omogućuje prijelaz iz mužjaka u ženku nakon što se jedinki uklone testisi. Slične promjene spola su zabilježene samo u laboratoriju, a ne u prirodi. Jedini prirodni slučaj koji nalikuje hermafroditizmu je juvenilni interseks zabilježen u vrsti *Rana temporaria*. Kod navedene vrste svi punoglavci su ženke sve do metamorfoze kada određene jedinke razviju ovotestise i zatim se pretvore u mužjake. Treba naglasiti da nije riječ o hermafroditizmu, nego o interseksu jer je period postojanja oba spola u jednoj jedinki prolazan. S obzirom na zaostajanje Mullerove cijevi kod mužjaka postavlja se pitanje uloge *amh*. Filogenetski analize gena *amh* u vodozemaca su pokazale divergenciju od ostalih Sarcopterygii što je najvjerojatnije razlog zaostajanja Mullerove cijevi u mužjaka. Pretpostavlja se da vrste ovog razreda imaju specifičnu modifikaciju nekog gena ili molekularnog puta koji uzorkuje navedenu divergenciju [2].

6.2. Amnioti

Skupine Reptilia, Aves i Mammalia spadaju u Amniote, evolucionarnu kladu u kojoj se embrij razvija unutar dodatnih ovojnica: amnion, korion i alantois [10]. Modifikacijom Mullerove cijevi da se oplodnja odvija unutar jajovoda ženke je omogućila nastajanje navedenih ovojnica, koje se smatraju ključnim adaptacijama za prijelazak kralježnjaka iz vode na kopno [2].

6.2.1. Reptilia

Reptilia pokazuju veliku raznolikost u načinima reprodukcije. Zbilježena je viviparija, oviparija i ovoviviparija. Ovisno o reproduktivnoj strategiji Mullerova cijev se diferencira za obavljanje mnoštva reproduktivnih uloga. Tako je za oviparne i ovoviviparne vrste karakteristična prilagodba Mullerove cijevi za oplodnju, skladištenje i transport sperme, stvaranje ljuske i transport jajeta dok je kod viviparnih vrsta prilagođena za oplodnju,

skladištenje i transport sperme, formiranje strukture slične placenti i razmjena nutirijenata od majke do fetusa. Hermafroditizam nije zabilježen, no zbog utjecaj temperature na determinaciju spola moguće je potaknuti interseks kod jedinki iako to stanje nije funkcionalno i dobivene jedinke su sterilne [2]. Uz temperaturnu osjetljivost zabilježena je i osjetljivost na kemikalije kao što su estrogeni. Kako navedeni faktori mogu dramatično utjecati na omjere spolova moguće je da se genska determinacija spola koju ćemo opisati kod ptica i sisavaca razvila kao zaštita od pretjeranog utjecaja nepredvidivih okolišnih faktora na determinaciju spola [7].

6.2.2. Aves

Ptice ili Aves imaju genski ZZ/ZW sistem determinacije spola pri čemu su ženke heterozigotni spol (ZW), a mužjaci homozigoti (ZZ). Usprkos činjenici da je riječ o genetskoj osnovi determinacije spola, vanjski faktori kao estrogen mogu poremetiti proces determinacije i ZZ muške embrije pretvoriti u ženke [7]. Osim navedene promjene spola ptice pokazuju ginandromorfizam, pojavu gdje se gonade i spolne karakteristike podijele bilateralno u žensku i mušku stranu tijela. Iako je slično hermafroditizmu ginandromorfizam se razlikuje jer jedinka ne može obavljati uloge oba spola ili mijenjati spol tijekom života. Navedeno stanje je posljedica oplodnja jajne stanice s dvije jezgre koje rezultira ZZ/ZW kimerom. Diobom embrija ZZ i ZW stanice se bilateralno raspodijele po jedinki i daju muški ili ženski fenotip [1].

Ptice su oviparne, a specijalizacije Mullerove cijevi ove skupine je slično specijalizaciji kod oviparnih gmazova gdje ona ima ulogu u oplodnji, skladištenju i transportu sperme, stvaranju ljuske i transportu jajeta. *Amh* igra važnu ulogu u regulaciji i preživljavanju spolnih stanica kao i održavanju gonada u nediferenciranom stanju [2].

6.2.3. Mammalia

Mammalia ili sisavci mogu se podijeliti na Monotremata, Tobolčare (Marsupialia) i placentalne sisavce (Eutheria). Monotremata dijele karakteristike s pticama i gmazovima po ulozi Mullerove cijevi i oviparnog načina razmnožavanja dok Marsupialia i Eutheria karakterizira viviparni način razmnožavanja [2]. Slično pticama, determinacija spola u sisavaca se odvija genski, no s XX/XY sustavom pri čemu su ženke homozigoti (XX), a mužjaci heterozigoti (XY). Kao i kod ptica, Monotremata i Marsupialia pokazuju osjetljivost na estrogen pri determinaciji spola dok Eutheria pokazuju potpunu neovisnost determinacije spola o vanjskim čimbenicima kao što je estrogen [7].

Nije zabilježen funkcionalni hermafroditizam vrstama koja spada u razred Mammalia, no zabilježeno je nekoliko oblika interseks jedinki u tobolčara i placentalnih sisavaca. Kao i

kod drugih Amniota ekspresija *amh* je zabilježena u oba spola kod ranog razvoja zbog njegove uloge u diferencijaciji spolnih prastanica. Očuvana i nepromijenjena uloga kroz više vrsta upućuje na konzerviranost uloge *amh* u reguliranju diferencijacije spolnih stanica [2].

7. Zaključak

Kralješnjaci pokazuju veliku raznolikost reproduktivnih strategija koje su se razvile nezavisno u više navrata. Proučavanjem filogenetskog stabla kralješnjaka mogu se uočiti trendovi kao što su gubitak juvenilnog interseksa i pojava viviparije. Plastičnost gonada kralješnjaka je omogućila prilagodbu načina razmnožavanja okolišu. Tako je specijalizacija Mullerove cijevi zajedno s evolucijom *Amh* uvjetovala razvoj viviparije u amniota i pomogla im u osvajanju kopna. Posljedica ove visoke specijalizacije reproduktivnog sustava je gubitak juvenilnog interseksa i mogućnosti hermafroditizma. Kao iznimku visoke specijalizacije javljaju se Teleostei koji su izgubili Mullerovu cijev i čije oviparne vrste imaju funkcionalni hermafroditizam. Ta mogućnost je posljedica slabih anatomskih razlika između spolova što olakšava prijelaz jedinke iz jednog spola u drugi.

8. Literatura

1. Capel, B. (2017). Vertebrate sex determination: evolutionary plasticity of a fundamental switch. *Nature Reviews Genetics*, 18(11), 675.
2. Adolphi, M. C., Nakajima, R. T., Nóbrega, R. H., i Scharl, M. (2019). Intersex, Hermaphroditism, and gonadal plasticity in vertebrates: evolution of the müllerian duct and Amh/Amhr2 signaling. *Annual review of animal biosciences*, 7, 149-172.
3. Mizoguchi, B. A., i Valenzuela, N. (2016). Ecotoxicological perspectives of sex determination. *Sexual Development*, 10(1), 45-57.
4. Lodé, T. (2012). Oviparity or viviparity? That is the question.... *Reproductive biology*, 12(3), 259-264.
5. Peng, C., Wang, Q., Shi, H., Chen, J., Li, S., Zhao, H., ... i Zhang, Y. (2020) Natural sex change in mature protogynous orange-spotted grouper (*Epinephelus coioides*): gonadal restructuring, sex hormone shifts and gene profiles. *Journal of Fish Biology*, <https://doi.org/10.1111/jbf.14434>
6. Brown-Peterson, N. J., Wyanski, D. M., Saborido-Rey, F., Macewicz, B. J., i Lowerre-Barbieri, S. K. (2011). A standardized terminology for describing reproductive development in fishes. *Marine and Coastal Fisheries*, 3(1), 52-70.
7. Trukhina, A. V., Lukina, N. A., Wackerow-Kouzova, N. D., i Smirnov, A. F. (2013). The variety of vertebrate mechanisms of sex determination. *BioMed Research International*, <https://doi.org/10.1155/2013/587460>
8. www.britannica.com/animal/agnathan, Pristupljeno dana: 12.09.2020.
9. www.britannica.com/animal/Amniota, Pristupljeno dana: 12.9.2020.

9. Sažetak

Hermafroditizam je pojava funkcionalnih reproduktivnih sistema oba spola u jednoj jedinki. Hermafroditi su česti među beskralježnjacima, ali ne među kralješnjacima kod kojih pojava oba spola u jednoj jedinki nije funkcionalna i naziva se interseks. Iznimka su neke vrste riba koje su prirodno hermafroditi.

Ovaj seminar prolazi evoluciju reproduktivnih sistema kralješnjaka kako bi ukazao na varijabilnost i plastičnost reproduktivnih strategija kralješnjaka. Usporedbom filogenetskih skupina kralješnjaka može se primijetiti da gubitak hermafroditizma i juvenilnog interseksa prati pojava viviparije kao reproduktivne strategije. Viviparnost je posljedica specijalizacije Mullerove cijevi što navodi na zaključak da veća specijalizacija reproduktivnog sustava sprječava pojavu hermafroditizma i prelaska iz jednog spola u drugi.

10. Summary

Hermaphroditism is the presence of both sexes in one individual. Hermaphrodites are rare among vertebrates and the state in which more than one sex is present in one individual is not functional and is called intersex.

This paper covers the evolution of reproductive modes in vertebrates to show the variability and plasticity of vertebrate reproductive strategies. By comparing phylogenetic groups of vertebrates it is apparent that the loss of hermaphroditism and juvenile intersex is followed by the emergence of vivipary as a mode of reproduction. Since vivipary is enabled by the specialization of the Mullerian duct we can conclude that with the greater specialization of the reproductive system, it is less likely that hermaphroditism will occur as a reproductive strategy.