ATTI ACCADEMIA NAZIONALE DEI LINCEI

CLASSE SCIENZE FISICHE MATEMATICHE NATURALI

RENDICONTI

AGOSTINO PARISE

Osservazioni sull'eterogonia sperimentale in Euchlanis (Rotatoria)

Atti della Accademia Nazionale dei Lincei. Classe di Scienze Fisiche, Matematiche e Naturali. Rendiconti, Serie 8, Vol. **35** (1963), n.6, p. 609–615. Accademia Nazionale dei Lincei

<http://www.bdim.eu/item?id=RLINA_1963_8_35_6_609_0>

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



Biologia sperimentale. — Osservazioni sull'eterogonia sperimentale in Euchlanis (Rotatoria) (*). Nota di Agostino Parise, presentata (**) dal Socio U. D'Ancona.

Il genere *Euchlanis* è rappresentato da popolazioni che vivono in corrispondenza della vegetazione acquatica sia di laghi che di piccole pozze d'acqua. La specie tipo del Genere è *Euchlanis dilatata* descritta da Ehrenberg nel 1832. Oltre a questa, Ehrenberg e successivamente numerosi altri Autori descrissero altre specie, parte delle quali però oggi non sono più prese in considerazione perché insufficientemente caratterizzate.

Myers (1) in una revisione del gruppo elenca 16 specie, cinque delle quali nuove, distribuite tra il Gen. *Euchlanis* ed i sottogeneri *Dapidia*, *Dipleuchlanis* e *Tripleuchlanis*.

Voigt (2) considera generi distinti *Dipleuchlanis* e *Tripleuchlanis* ed elimina il nome *Dapidia* raccogliendone le specie sotto il Genere *Euchlanis*. Alle specie di Myers, ridotte così a tredici, egli ne aggiunge altre cinque descritte successivamente, portando a 18 il numero delle specie accertate.

Carlin $^{(3)}$ osserva che *Euchlanis triquetra* Ehrenberg non corrisponde alla forma chiamata con lo stesso nome da Myers e da Hudson e Gosse $^{(4)}$, e propone per quest'ultima il nome di E. *incisa*.

Hudson & Gosse e Myers, a mio avviso, si riferiscono a loro volta a due forme diverse. Ritengo che *E. incisa* Carlin corrisponda solo a *E. triquetra* Myers. *E. triquetra* Hudson e Gosse, che corrisponde in letteratura alle *triquetra* di Sachse (5) e Weber e Montet (6), dovrebbe a sua volta essere indicata con un nuovo nome.

Nel corso delle presenti ricerche è stato possibile allevare la forma di Myers, che sarà indicata nelle pagine seguenti, secondo la proposta di Carlin,

- (*) Ricerche compiute in parte alla University of Washington (Seattle, Wash. USA) grazie ad una borsa di studio NATO ed in parte all'Istituto di Zoologia, Anatomia comparata e Genetica dell'Università di Padova. Ringrazio il prof. W. T. Edmondson del Department of Zoology di Seattle per l'aiuto datomi.
 - (**) Nella seduta del 14 dicembre 1963.
- (1) F. J. MYERS, The Rotifers Fauna of Wisconsin. V. The Genera Euchlanis and Monommata, «Trans. Wisc. Acad. Sci.», vol. 25 (1930).
 - (2) M. VOIGT, Rotatoria. Die Rädertiere Mitteleuropas, Berlin (1957).
- (3) B. CARLIN, Über die Rotarien einiger Seen bei Aneboda, «Medd. Lunds Univ. Limnol Ist.», N. 2 (1939).
 - (4) C. T. Hudson & P. H. Gosse, The Rotifera or Wheel-animalcules, London (1889).
- (5) R. SACHSE, Rotatoria und Gastrotricha. Die Süsswasserfauna Deutschland, Heft 14. Jena (1912).
- (6) E. F. Weber, & G. Montet, Catalogue des invertébrés de la Suisse. Fasc. II. Rotateurs. Mus. Hist. Nat. Gèneve (1918).

come *E. incisa*. Della forma di Hudson e Gosse non è stato possibile continuare l'allevamento perché sono state trovate solo femmine mittiche. Le condizioni di ritrovamento di quest'ultima forma corrispondono singolarmente alla descrizione di Wesenberg–Lund ⁽⁷⁾. Le sue dimensioni sono circa doppie di quelle di *E. incisa*, i maschi sono più grandi delle femmine di questa specie.

Carlin (8) ritiene che la specie descritta da Hauer (9) come *E. luksiana* sia solo un ecotipo della specie *E. dilatata*. Una delle specie allevate per la presente ricerca corrisponde perfettamente alla descrizione di Hauer e si comporta in coltura molto diversamente da *dilatata*. Per il momento quindi, in attesa di ulteriori dati sul complesso problema della differenziazione specifica di queste popolazioni, preferisco riferirmi a questa forma con il nome di *E. lucksiana*.

In un campione di plancton della riva del lago di Washington ho trovato una forma di Euchlanis a mio parere non ancora descritta. I caratteri distintivi più salienti sono il corpo piccolo e relativamente compresso, il piede lungo, le dita corte e grosse munite di ghiandole ventrali assai efficienti. La forma ricorda E. proxima ed E. meneta Myers, dalle quali differisce per l'assenza del processo a scudo, il corpo relativamente più alto, il mastax che presenta 5 denti funzionali (il quarto e quinto sono saldati per un breve tratto in prossimità della base) ed un dente accessorio anteriore ben sviluppato. Le dita sono assai corte e grosse, a forma conica e sempre piegate verso il basso e l'avanti, sia negli animali vivi che fissati, per la conformazione arcuata del piede che è lungo quanto le dita e triarticolato. Quest'ultimo particolare, assieme all'efficienza delle ghiandole pedali per cui gli animali sono difficilmente staccabili dal fondo se non a digiuno, costituisce un ottimo carattere diagnostico (nelle altre specie, in seguito alla fissazione, le dita vengono generalmente retratte più o meno fortemente dentro il corpo) e va messo in relazione con l'habitat estremamente costiero di questa forma. Essa in coltura raramente si stacca dal fondo, a differenza delle altre specie, e sembra incapace di piegare all'indietro le dita. Si dimostra inoltre assai più resistente ai digiuni prolungati. Le misure sono: lorica dorsale 185 μ, l. ventrale 110, altezza 103, dita 45, uova 120. Il nome proposto è Euchlanis hyphidactyla.

Oltre a questa specie le presenti osservazioni si riferiscono ad E. incisa Carlin, E. lucksiana Hauer, E. dilatata Ehrbg. E. incisa è caratterizzata dalla lorica dorsale che si solleva medialmente a formare un'alta ed affilata carena longitudinale. Lunghezza della lorica 270 μ , uova 135 \times 85. E. lucksiana differisce da dilatata per le maggiori dimensioni ed il corpo più alto. Una distinzione più facile è data negli allevamenti dalle uova, più grosse e scure,

⁽⁷⁾ C. WESENBERG-LUND, Contributions to the biology of the Rotifera. – II. The periodicity and sexual periods, « Kgl. Dan. Vidensk. Selsk. Skrif. Nat. Math. Afd. », ser. 8a, Band IV, 3 (1930).

⁽⁸⁾ B. CARLIN, *Die Planktonrotatorien des Motalaström*. Medd. Lunds Univ. Limnol. Ist. N. 2 (1943).

⁽⁹⁾ J. HAUER, Zur Rotatorienfauna Deutschland (I), «Zool. Anz.», Bd. 92 (1931).

e dai giovani che sono più grandi e squadrati che in dilatata. Lunghezza 310 μ , uova 140 \times 95. La popolazione di dilatata da me allevata corrisponde alle figure 1, 2, 5, 6 Tav. 11 di Myers, non a quelle della tavola 10. Proviene dal lago Angle (dintorni di Seattle). Le uova sono chiare ed ovoidali, presentano misure più variabili delle altre specie riferite. Lunghezza 270 μ , uova 115–130 \times 68–90.

Nelle pagine seguenti si fa riferimento a due serie di allevamenti, non tanto perché questi siano stati interrotti quanto per concisione espositiva nel riferire le vicende delle colture. La prima serie è relativa agli anni 1960–61, ed è stata eseguita all'Università di Washington (Seattle, Wash.), la seconda serie è relativa agli allevamenti continuati nell'Istituto di Zoologia di Padova negli anni 1962–63.

* * *

In una prima serie di allevamenti si è osservato che queste popolazioni si riproducono sempre per partenogenesi se gli individui sono tenuti isolati o in non più di una decina di esemplari per capsula contenente 1 ml di liquido.

Variazioni di temperatura da 14° a 22°C, di pH da 5 a 9, di quantità o qualità di cibo e di composizione del mezzo ambiente possono avere effetto sulla durata della vita ed il numero di uova deposte (10), ma non hanno nessun effetto sulla determinazione del periodo sessuale. In particolare la temperatura più alta abbrevia la durata della vita e diminuisce il numero delle uova di dilatata ed incisa, mentre abbrevia la durata della vita ma non influenza il numero delle uova di hyphidactyla e lucksiana. Una riduzione drastica sia del numero delle uova che della durata della vita per tutte e quattro le forme ha il pH inferiore a 6 o superiore a 8, con solo qualche esemplare sopravvivente e deposizione al più di un uovo senza però che la nuova generazione raggiunga la maturità. Effetto analogo ha il cambiamento di cibo da alghe verdi (Chlorella, Chlamydomonas) a lievito ed infuso di grano, sebbene in questo caso si possa avere quasi un adattamento al nuovo cibo con produzione di numerose generazioni successive; la durata della vita ed il numero delle uova sono però fortemente ridotte. Come mezzo di coltura il liquido di Knop si è rivelato il più adatto; la riduzione della concentrazione consueta (0,04 %) alla metà non ha alcun effetto, mentre una piccola flessione sulla durata della vita e del numero delle uova si osserva passando ad acqua di lago filtrata e pastorizzata o a soluzioni nutritive per l'allevamento di alghe (forse a causa del pH più elevato). In nessun caso però le variazioni accennate hanno provocato la comparsa di maschi.

In tutte e quattro le specie i maschi compaiono se si lasciano affollare le colture a circa una cinquantina di individui per capsula. I maschi di dilatata

⁽¹⁰⁾ Tutti i dati relativi alla dinamica delle popolazioni nelle diverse condizioni ambientali, solo accennati in questa ed in altre pagine, saranno esposti nei dettagli quantitativi in un altro lavoro.

sono noti, così pure quelli di *lucksiana* che sono solo un poco più grandi dei precedenti. I maschi di *incisa* (non ancora osservati secondo Rudescu ⁽¹¹⁾) presentano una carena alta ed affilata ed il profilo della lorica rotondeggiante come nelle femmine, quelli di *hyphidactyla* sono molto piccoli e con dita corte e grosse anche qui simili a quelle delle femmine.

Se non si provvede all'isolamento delle colture affollate, dopo qualche tempo si osserva la produzione di uova durature. Questo però non avviene nella specie *hyphidactyla*, nella quale, malgrado la presenza prolungata di maschi, questo tipo di uova non è mai comparso.

Se si provvede all'isolamento immediatamente dopo la comparsa dei primi maschi, si osservano tre tipi di femmine: femmine che producono maschi, femmine che producono altre femmine parte delle quali produrranno maschi, femmine che avranno una discendenza di sole femmine anche nelle generazioni successive. A questi tre gruppi, se l'isolamento è intervenuto tardivamente, si aggiunge un ulteriore tipo di femmine che produce uova durature, ad eccezione naturalmente della specie hyphidactyla.

Non è stato possibile fare calcoli rigorosi sulla proporzione dei vari tipi di femmine, dipendendo essa dalla tempestività dell'isolamento; le femmine del primo e del secondo tipo aumentano a mano che l'isolamento viene fatto più tardivamente. Le femmine del terzo tipo sono però presenti anche molto tardi nelle colture, quando dopo la deposizione delle uova durature i maschi e le femmine mittiche vanno scomparendo, sempre però rappresentate solo da qualche individuo ed in molti casi da nessuno. Le uova durature schiudono, solo se trattate con infuso di lattuga, in percentuale estremamente bassa (1 % circa); pertanto la continuazione dell'allevamento resta affidato alle femmine del terzo tipo. Con queste tuttavia, dato l'alto tasso riproduttivo ed il breve intervallo di generazione, si può avere dopo breve tempo e ripetutamente l'affollamento ed osservare la comparsa di maschi.

Sembra pertanto che, anche lasciando a lungo la coltura in condizioni di affollamento, alcune femmine sfuggano all'influenza di queste condizioni. Da esse però si ottengono nuovi ceppi che ripetono le caratteristiche dei precedenti.

Mettendo nella stessa capsula individui delle quattro specie all'inizio del periodo sessuale, dopo qualche giorno si osservano, insieme ad esemplari tipici per ogni specie, numerosi individui abnormi che presentano caratteri intermedi. In particolare dalle forme più diverse come *incisa* ed *Hyphidactyla*, ben caratterizzate per la sezione trasversale triangolare e la carena affilata la prima, e per il corpo compresso, le dita corte e grosse e le piccole dimensioni la seconda, fino alla normale *dilatata*, si osservano carene più o meno acute, dita di varie forme e misure, dimensioni del corpo intermedie. Oltre a questi individui se ne osservano numerosi altri con anomalie, quali l'assenza di un

⁽¹¹⁾ L. RUDESCU, Fauna Republicii Populare Romîna. - Vol. II: Trochelmintes. - Fasc. II: Rotatoria, Acad. Rep. Pop. Romîne (1960).

dito o di ambedue (il piede appare in questo caso come un piccolo tubercolo); inoltre sono state deposte numerose uova non vitali ed è stata constatata una notevole morìa di giovani appena schiusi, molti dei quali con gli organi interni atrofici. Queste osservazioni non trovano facile spiegazione in quanto gli individui abnormi non provengono ovviamente da uova anfigoniche ma da uova partenogenetiche.

Esemplari senza un dito o senza ambedue, sono stati isolati per vederne la discendenza. Essi si sono in gran parte rivelati sterili, nel senso che sono morti prima di raggiungere la maturità; in molti esemplari è stato possibile osservare all'interno del corpo il primo uovo in formazione al momento della morte. Solo per alcuni individui si è ottenuta una discendenza, costituita però da individui normali.

In una seconda serie di allevamenti si è osservato che tenendo isolati, uno per capsula, gli individui di generazioni successive, la linea partenogenetica si estingue dopo 7–8 generazioni. Le ultime generazioni presentano esemplari poco vitali e poco prolifici, fino ad individui con organi interni regrediti (stomaco rudimentale, vitellario atrofico, incapacità di nutrirsi) che non si riproducono.

È possibile invece mantenere i ceppi indefinitamente lasciando assieme un certo numero di individui. A questo proposito già nella precedente serie di allevamenti erano state fatte prove per vedere il tasso di riproduzione di individui singoli ed a gruppi, ottenendo come risultato una maggiore prolificità per piccoli gruppi rispetto agli individui isolati.

A differenza della prima serie di allevamenti, l'affollamento anche assai spinto e prolungato nelle capsule non provoca più la comparsa dei maschi. Nella lunga serie di generazioni in laboratorio, per un periodo di circa due anni, sembra che siano state selezionate linee che non sono più in grado di produrre maschi.

* *

Nelle specie del genere *Euchlanis* qui considerate, sembra che variazioni generiche dell'ambiente, quali temperatura, pH, densità del mezzo, qualità e quantità di cibo, non abbiano alcun effetto nel meccanismo del passaggio dalla riproduzione partenogenetica a quella anfigonica. La comparsa delle femmine mittiche appare dovuta ad un agente più specifico, che può essere prodotto anche dall'affollamento. Questa circostanza suggerisce ovviamente di indirizzare la ricerca verso sostanze prodotte dagli animali stessi, ad esempio verso i prodotti catabolici, il cui accumularsi appare il fatto più rilevante di queste condizioni.

Anche altri Autori hanno accertato l'inefficacia di modificazioni generiche dell'ambiente sulla proporzione delle femmine mittiche ed hanno rivolto la loro attenzione ai prodotti catabolici. Così Shull (12) ha cercato di modi-

⁽¹²⁾ A. F. SHULL, Relative effectiveness of food, oxygen and other substances in causing or preventing male production in Hydatina, «J. Exp. Zool.», vol. 26 (1918).

ficare il rapporto mittiche/amittiche in *Epiphanes senta* con urea, ammoniaca, sali di ammonio, creatina, infuso di sterco di cavallo ecc., ottenendo un abbassamento della percentuale di mittiche. Tenendo conto che la biologia di *Epiphanes* è diversa da quella di *Euchlanis*, in quanto nella prima le femmine mittiche sono sempre presenti, il fatto che gli esperimenti di Shull non appaiano molto probanti potrebbe essere in relazione con il tipo di sostanze usate.

La mia opinione infatti è che la comparsa delle mittiche nel caso di Euchlanis sia dovuta ad una sostanza, sia pure a carattere catabolico, più specifica. Già de Beauchamp (13) ha osservato l'effetto di sostanze di escrezione a proposito della comparsa delle spine posteriori in una specie del genere Brachionus. Il fatto che specie affini come quelle qui considerate, abbiano reagito ad un mescolamento delle culture in cui stava avvenendo un periodo sessuale, nella maniera sopra esposta, suggerisce a mio avviso due ipotesi: 1º la sostanza attiva nel determinare la fase anfigonica del ciclo eterogonico è caratteristica per ogni specie; 2º per specie affini ha una struttura chimica simile. Essa infatti normalmente influenza la gametogenesi determinando una meiosi normale nei cloni a sufficiente omogeneità genetica; in cloni invece di specie diversa ma geneticamente vicini essa interferisce più grossolanamente anche su altri meccanismi, ad esempio i processi morfogenetici (individui abnormi, giovani ad organi atrofici, uova non schiuse), e sulla gametogenesi (morti alla produzione del primo uovo). Questo spiegherebbe l'influenza del mezzo in individui provenienti da uova partenogenetiche.

Dalle osservazioni della seconda serie di allevamenti sembra di poter concludere che nella stessa popolazione vi siano delle linee cloniche che possono produrre maschi assieme a linee che non sono in grado di produrli. Potrebbe perciò trattarsi di un carattere genetico che può essere selezionato in allevamento.

Il modo di trasmissione di questo carattere non appare però molto semplice. Si è osservato sopra che in colture affollate della prima serie di allevamento un certo numero di femmine sfugge agli effetti dell'affollamento. Queste femmine però danno una discendenza ancora in grado di produrre maschi. La selezione di ceppi senza maschi non è dunque rapida, ma si può avere dopo un lungo periodo di coltura in laboratorio. Un calcolo approssimato permette di valutare a circa 300 le generazioni tra la prima e la seconda serie di allevamenti. Un accenno alla trasmissione ereditaria di questo carattere può essere intravisto nelle femmine del secondo tipo, in quanto parte della loro discendenza, è costituita da femmine mittiche e parte da femmine amittiche.

Un'altra osservazione è che i ceppi senza maschi così selezionati producono individui assai sensibili alla presenza di altri individui. I ceppi capaci di produrre maschi sono in grado di vivere per molte generazioni anche se tenuti in colture ad individui isolati (un esemplare per capsula), mentre i ceppi

⁽¹³⁾ P. BEAUCHAMP, (DE) Un facteur de la variabilité chez les Rotiferes du Gen. Brachionus, «C. R. Acad. Sci.», T. 234 (1952).

non producenti maschi si estinguono, se tenuti allo stesso modo, dopo 7–8 generazioni.

Sembra in definitiva che attraverso l'ambiente si stabilisca tra gli individui una relazione che influenza le loro condizioni fisiologiche. Per individui appartenenti allo stesso ceppo questa influenza è vantaggiosa per la sopravvivenza dei cloni, mentre per ceppi geneticamente diversi tale influenza può anche essere letale (uova non schiuse, moria giovanile).

Che questa azione sia esercitata attraverso sostanze liberate dagli animali nell'ambiente è possibile supporlo, una sicura dimostrazione si potrà avere solo attraverso indagini biochimiche.