

---

ATTI ACCADEMIA NAZIONALE DEI LINCEI  
CLASSE SCIENZE FISICHE MATEMATICHE NATURALI

# RENDICONTI

---

AGOSTINO PARISE

## Dinamica di popolazione di *Euchlanis dilatata* (Rotatoria) in laboratorio. - I. Influenza della temperatura

*Atti della Accademia Nazionale dei Lincei. Classe di Scienze Fisiche,  
Matematiche e Naturali. Rendiconti, Serie 8, Vol. 40 (1966), n.3, p. 502–508.*

Accademia Nazionale dei Lincei

<[http://www.bdim.eu/item?id=RLINA\\_1966\\_8\\_40\\_3\\_502\\_0](http://www.bdim.eu/item?id=RLINA_1966_8_40_3_502_0)>

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

---

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

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

**Biologia sperimentale.** — *Dinamica di popolazione di Euchlanis dilatata (Rotatoria) in laboratorio.* — I. *Influenza della temperatura* (\*). Nota di AGOSTINO PARISE (\*\*), presentata (\*\*\*) dal Socio G. MONTALENTI.

SUMMARY. — The influence of the temperature on population dynamics of the rotifer *Euchlanis dilatata* Ehrb, raised in laboratory has been studied. The length of a generation,  $T$ , the net reproduction rate,  $R_0$ , and the intrinsic rate of natural increase (capacity for increase),  $r_c$ , have been determined at the fixed temperatures of 14°, 18°, 22° and at room temperature variable between 18° and 28° C. The latter condition has proved to be the optimal one as to the parameters  $R_0$  and  $r_c$ .

In molti rotiferi la densità della popolazione ha una influenza determinante nell'induzione della fase anfigonica del ciclo sessuale. Tale influenza era prevedibile sulla base di numerose osservazioni in natura, puntualizzate da Wesenberg-Lund (1), secondo cui il periodo anfigonico segue in genere il « massimo » di densità delle popolazioni naturali di rotiferi. Per il genere *Euchlanis* l'effetto della densità sul ciclo sessuale è stato dimostrato sperimentalmente (2).

Una ricerca sui principali parametri della dinamica di popolazione di questi organismi è quindi di particolare interesse, non soltanto da un punto di vista ecologico ma anche per un contributo ai problemi del ciclo sessuale.

Le misure di popolazione che saranno riferite sono state eseguite per la specie *Euchlanis dilatata* Ehrb., della quale sono stati studiati la sopravvivenza, l'intervallo medio di generazione, il tasso netto di riproduzione e il tasso intrinseco di accrescimento naturale nelle seguenti condizioni ambientali: temperatura, pH, quantità di cibo e grado di affollamento. Nella presente Nota verranno prese in considerazione solo le misure relative alla temperatura.

#### SOPRAVVIVENZA.

*Euchlanis dilatata* depone le uova fissandole al substrato per mezzo di una tela anulare. Le uova non possono essere asportate senza pericolo di danneggiamento; inoltre se staccate ne resta compromessa la schiusura in quanto

(\*) Ricerche compiute alla University of Washington (Seattle Wash. U.S.A.) grazie ad una borsa di studio NATO. Ringrazio il prof. W. T. Edmondson del Department of Zoology dell'Università di Washington per i consigli e l'aiuto prestatomi.

(\*\*) Istituto di Zoologia, Anatomia Comparata e Genetica dell'Università di Padova.

(\*\*\*) Nella seduta del 12 marzo 1966.

(1) C. WESENBERG-LUND, *Contributions to the Biology of the Rotifera.* — II. *The periodicity and sexual periods*, «D. Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Skrifter, Naturvi. og Mathem.», 9, II, 230 (1930).

(2) A. PARISE, *Osservazioni sull'eterogonia sperimentale in Euchlanis (Rotatoria)*. «Acc. Naz. Lincei, Rend. Cl. Sc. fis. mat. e nat.», 35, 6, 609-615 (1963).

il giovane si libera dall'involucro facilmente se questo è saldato al substrato mentre può rimanervi intrappolato e morire se l'involucro non è ancorato dalla tela anulare. La segmentazione dell'uovo ha inizio, a temperatura ambiente, quindici minuti dopo la deposizione ed una fase corrispondente alla gastrulazione è raggiunta in circa 4 ore; la schiusura avviene in media a 21 ore di distanza.

Talvolta le uova deposte non si segmentano ed il tuorlo, inizialmente grigio chiaro, diventa dopo qualche tempo nerastro. Alla conclusione dello sviluppo embrionale non sempre segue la schiusura; talvolta l'embrione muore alla fine dell'organogenesi (indicata dalla presenza e attività del *mastax*) senza che appaiano segni di tentativi di rottura del guscio, altre volte il giovane arriva a rompere il guscio ma resta trattenuto dai margini della lacerazione.

In conteggi eseguiti in epoche diverse si osservano diverse percentuali di uova non segmentate o non schiuse, comprendenti i casi di rottura parziale del guscio.

In 11 conteggi per una media di 50 uova ciascuno, distribuiti lungo il periodo di 1 anno, si osserva che in media le uova non segmentate sono il 3,2 %, le uova segmentate ma non schiuse l'8,7 %. Quando l'individuo si è liberato dall'involucro la probabilità che sopravviva fino all'epoca riproduttiva è elevatissima, praticamente uguale ad uno come si rileverà dalle tavole di sopravvivenza; la mortalità giovanile è quindi limitata all'epoca precedente la schiusura dell'uovo ed è valutabile all'11,9 %. La sopravvivenza all'età iniziale riportata nelle tavole è quindi pari ad 88,1 %.

Per ogni esperimento sono stati scelti giovani schiusi entro poche ore, senza tenere conto della vitalità delle uova di provenienza. Indicando con  $l_0$  il numero d'uova di partenza e con  $l_a$  il numero di sopravvivenuti dopo la schiusura, la probabilità alla deposizione di sopravvivere fino alla schiusura sarà  $l_a/l_0 = 0,881$ , quindi  $l_0 = l_a/0,881 = 1,135 l_a$ .

#### TASSO NETTO DI RIPRODUZIONE.

È il rapporto tra le nascite femminili in una generazione e quelle della generazione precedente, ossia il tasso di moltiplicazione per generazione. È indicato generalmente con  $R_0$ . Indicando con  $m_x$  il numero di uova prodotto in media, nell'unità di tempo, da una femmina d'età  $x$  e con  $l_x$  la probabilità alla nascita di sopravvivere sino all'età  $x$ , il tasso netto di riproduzione può essere stimato con  $R_0 = \sum l_x m_x$ . La sua determinazione nel caso dei rotiferi risulta semplificata, in quanto nella fase partenogenetica del ciclo vengono prodotte solo uova che danno luogo a femmine. Nel caso particolare qui trattato, per quanto detto sopra circa la sopravvivenza alla schiusura, il tasso netto di riproduzione sarà dato dalla  $R_0 = \frac{0,881}{l_a} \sum l_x m_x$ .

## INTERVALLO DI GENERAZIONE.

L'intervallo minimo di generazione è stato misurato sperimentalmente alle temperature di 18° e 22° C con la approssimazione di un'ora (fig. 1). Esso è stato valutato allo scopo di ottenere una certa precisione nella determinazione dell'inizio del periodo riproduttivo.

A 18° l'intervallo tra la deposizione dell'uovo e la sua schiusura risulta in media di  $31,76 \pm 0,20$  ore, mentre intercorrono in media  $77,23 \pm 0,51$  ore, tra la deposizione dell'uovo e il raggiungimento dell'età riproduttiva.

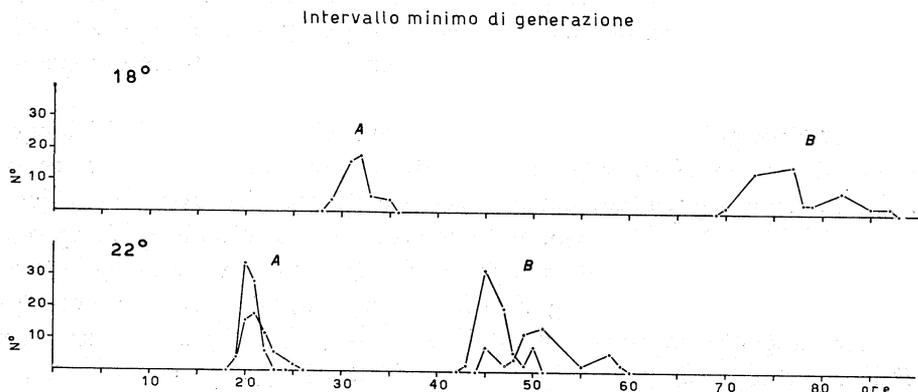


Fig. 1. - Intervallo minimo di generazione.

Schiusura delle uova (A) e deposizione del primo uovo da parte degli individui schiusi (B). In ascissa il tempo in ore, in ordinata il numero degli individui.

A 22° la misura è stata eseguita in due epoche diverse; la schiusura risulta notevolmente corrispondente nelle due prove, la media complessiva è di  $21,00 \pm 0,10$  ore; meno corrispondente è l'intervallo dalla deposizione dell'uovo alla prima ovulazione: nelle due prove la media risulta rispettivamente di 46,45 e di 50,48 ore; la media complessiva è di  $48,63 \pm 0,30$  ore. Da 18° a 22° l'intervallo minimo di generazione si accorcia quindi di circa il 37%.

Come si può osservare, e come era da attendersi, vi è una certa variabilità individuale nell'intervallo di tempo intercorrente tra la deposizione dell'uovo e la prima ovulazione dell'individuo che ne è schiuso, anche nel caso dell'intervallo minimo di generazione quindi, si deve considerare una misura media di tale intervallo e ciò a prescindere dall'influenza della temperatura.

Di maggiore interesse è l'intervallo medio di generazione, misura però di significato controverso in letteratura. Dublin e Lotka <sup>(3)</sup> espongono una

(3) L. I. DUBLIN e A. J. LOTKA, *On the true rate of natural increase*, « J. Amer. Statist. Ass. », 20, 305-339 (1925).

interpretazione di questa grandezza come età media di una femmina rispetto alla distribuzione delle uova durante il periodo riproduttivo e su questa base propongono come valore approssimato di essa l'espressione:  $T = \frac{R_1}{R_0} = \frac{\sum x l_x m_x}{\sum l_x m_x}$ . Il prodotto  $l_x m_x$ , che rappresenta il numero medio di uova deposte all'età  $x$ , tenuto conto che all'età  $x$  sopravvive solo una frazione  $l_x/l_0$  delle femmine presenti all'età zero, rappresenta quindi una frequenza e la formula proposta non è che la consueta per il calcolo di una media aritmetica ponderata.

Birch <sup>(4)</sup> rileva pure che il significato dell'intervallo medio di generazione  $T$  si ricava, per una popolazione che si accresce esponenzialmente, dall'espressione  $N_T = N_0 e^{rT}$ . Dividendo per  $N_0$  si ottiene  $N_T/N_0 = e^{rT}$  e ricordando che per definizione il tasso netto di riproduzione è  $R_0 = N_T/N_0$ , risulta  $R_0 = e^{rT}$  ossia  $T = \frac{\ln R_0}{r}$ .

Oltre alla possibilità di essere posta in questa relazione con  $R_0$  ed  $r$  sembra a Slobodkin <sup>(5)</sup> che  $T$  non abbia molte altre possibilità di essere definita concettualmente. Laughlin <sup>(6)</sup> propone pertanto di sostituirla, per il calcolo in condizioni sperimentali, con  $T_c$ , definita come età media di gruppo di madri all'epoca riproduttiva, e calcolata con la media di distribuzione delle uova nella maniera già esposta sopra.

Considerata sotto a questo profilo, anche la  $T$ , come la  $R_0$ , non è definita che in relazione a determinate condizioni ambientali.

#### TASSO INTRINSECO DI ACCRESCIMENTO NATURALE.

L'esigenza di un indice che riassume il potenziale biotico di una popolazione, combinando il tasso di riproduzione con la sopravvivenza è stata più volte espressa da numerosi ecologi. La puntualizzazione di quest'indice è in generale dovuta all'opera di Birch che lo applicò e pubblicizzò traendolo dalla opera di Lotka <sup>(7, 8)</sup>; esso è stato denominato «tasso intrinseco di accrescimento naturale» ed è definito nel modo più diretto dalla costante  $r$  nell'equazione  $N_t = N_0 e^{rt}$ , che esprime la capacità di una popolazione, in ambiente illimitato, di accrescersi esponenzialmente.

(4) L. C. BIRCH, *The intrinsic rate of natural increase of an insect population*, «J. Anim. Ecol.», 17 (1), 15-26 (1948).

(5) L. B. SLOBODKIN, *Growth and regulation of animal populations*, New York pp. 184 (1962).

(6) R. LAUGHLIN, *Capacity for increase: a useful population statistic*, «J. Anim. Ecol.», 77-91 (1965).

(7) LOTKA A. J., *Théorie analytique des associations biologiques*. - II. *Analyse démographique avec application particulière à l'espèce humaine*, «Exp. Biom. et Stat. Biol.», 12, 149 (1939).

(8) A. J. LOTKA, *Elements of mathematical biology*, New York, pp. 465 (1925). Ed. 1956.

Birch <sup>(9)</sup> distingue il tasso d'accrescimento effettivamente osservato in natura  $r$  dal tasso intrinseco d'accrescimento naturale misurabile in laboratorio, su una popolazione di stabile distribuzione di età,  $r_m$ .

Il problema della sua determinazione è complicato dal fatto che ogni nuovo individuo è collegato con i genitori da differenti intervalli di tempo secondo il suo ordine di generazione, cioè nella progenie  $N_t$  ciascun componente dista dal genitore  $N_0$  di differenti valori di  $t$ . Se l'equazione è però riscritta, dividendo ambo i membri per  $e^{rt}$ , nella forma  $N_t e^{-rt} = N_0$ , ponendo  $N_0 = 1$  si può tenere conto della composizione di  $N_t$  con la  $\sum l_t m_t e^{-rt} = 1$  nella quale è possibile calcolare la  $r$  per tentativi.

Se si assume come unità di tempo l'intervallo medio di generazione  $T$ , l'espressione dell'accrescimento esponenziale diverrà  $N_T = N_0 e^{rT}$  oppure  $N_T/N_0 = e^{rT}$ ; essendo  $N_T/N_0 = R_0$  si potrà scrivere  $R_0 = e^{rT}$  e risolvendo rispetto ad  $r$  risulterà  $r = \frac{\ln R_0}{T}$ . Questo secondo modo di valutare la  $r$  è però impreciso, in quanto il calcolo della  $T$  sopra esposto è solo approssimato; un modo più rigoroso di calcolare la  $T$  tenendo conto anche del secondo momento della distribuzione delle uova è dato dalla  $T = \frac{R_1}{R_0} + \frac{r}{2} \left( \frac{R_1^2}{R_0^2} - \frac{R_2}{R_0} \right)$  dove però è richiesta la conoscenza della  $r$ .

Secondo Laughlin <sup>(6)</sup> il valore di  $r$  che si ottiene con questo calcolo non è solo una approssimazione di quello ottenibile con la relazione  $\sum l_x m_x e^{-rx} = 1$ , ma una quantità di significato ben determinato che egli indica con  $r_c$  e chiama « capacità di accrescimento ». Essa corrisponde al tasso di accrescimento di organismi le cui generazioni successive non si sovrappongono e per gli organismi a riproduzione continua essa è una stima esatta dell' $r$  nelle prime generazioni derivate da una coorte di individui della stessa età, quando si assuma al posto di  $T$  il valore di  $T_c$ , cioè l'età media delle madri della coorte alla nascita delle loro figlie. In definitiva  $\sum l_x m_x e^{-r_c x} = 1$  ed  $r_c = \frac{\ln R_0}{T}$ .

Nel presente lavoro, visto lo scopo comparativo delle misure eseguite, è stata ritenuta sufficiente per il calcolo della  $r$  la seconda espressione.

#### VALORI DI $T$ , $R_0$ ED $r_c$ E CONDIZIONI AMBIENTALI.

L'effetto della temperatura sui tre caratteri di popolazione in esame è stato misurato due volte. La prima volta alle temperature fisse di 14°, 18° e 22° C; la seconda volta, oltre a queste, è stata presa in considerazione anche la temperatura ambiente, variabile, nell'intero periodo d'esperimento, tra il minimo di 18° ed il massimo di 28° C con escursione media giornaliera di 6° circa. I risultati sono riassunti nella tabella seguente:

(9) H. G. ANDREWARTA e L. C. BIRCH, *The distribution and abundance of animals*, Chicago, pp. 782 (1954).

	1 <sup>a</sup> PROVA			2 <sup>a</sup> PROVA			
	14°	18°	22°	14°	18°	22°	t° var.
$T_c$ . . . . .	7,45	4,79	3,97	6,00	4,72	3,97	4,27
$R_0$ . . . . .	1,93	7,84	11,18	1,90	8,07	10,79	15,858
$r_c$ . . . . .	0,088	0,429	0,608	0,107	0,442	0,599	0,647

Per l'intervallo medio di generazione la corrispondenza delle due prove è soddisfacente a 18° ed a 22°; a 14° si osserva tra la prima e la seconda prova uno scarto di circa un giorno e mezzo. Questo fatto non è di facile interpretazione; è possibile, dato l'intervallo di qualche mese intercorso tra le prove, che siano intervenuti fenomeni di adattamento nella popolazione mantenuta a bassa temperatura. L'intervallo medio di generazione, comunque, diminuisce al crescere della temperatura; la relazione tra le due grandezze non è lineare e neppure esponenziale.

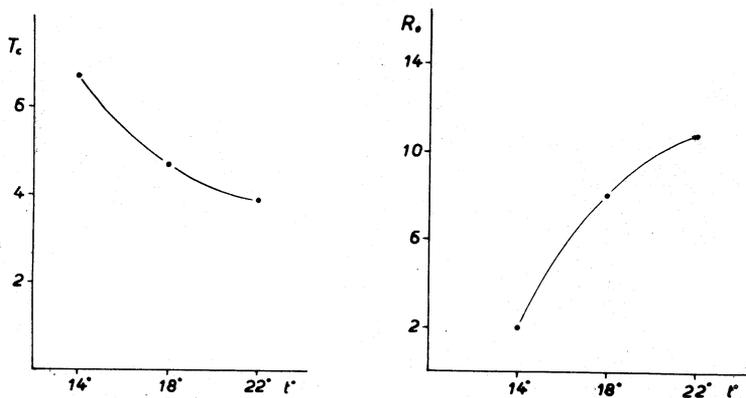


Fig. 2. - Intervallo medio di generazione  $T_c$  e tasso netto di riproduzione  $R_0$  in relazione alla temperatura.

In ordinata rispettivamente il tempo in giorni ed il numero di uova per femmina.

La misura del tasso netto di riproduzione  $R_0$  invece, corrisponde in maniera soddisfacente, nelle due prove, a tutte e tre le temperature considerate.  $R_0$  cresce al crescere della temperatura; anche in questo caso la relazione tra le due grandezze non è lineare e neppure esponenziale. La condizione ottimale è evidentemente a temperatura variabile dove  $R_0$  raggiunge 15,858 uova per femmina.

Anche la capacità di accrescimento  $r_c$  cresce al crescere della temperatura. Nelle due prove le misure di  $r_c$  corrispondono in maniera soddisfacente alle temperature di 18° e 22°, a 14° invece la  $r_c$  risente dello scarto dell'intervallo medio di generazione sopra accennato.

La valutazione delle curve descritte da  $R_0$  e da  $T$  in funzione della temperatura (fig. 2) è complicata dal fatto che fuori dell'ambito considerato non è facile prevedere il comportamento dei due parametri; ciò non solo per le temperature estreme, ma anche per temperature prossime a quelle prese in considerazione. Al di sotto di  $14^\circ$  è possibile tanto una graduale ulteriore riduzione dell'ovulazione quanto, come è suggerito dall'andamento della curva, una rapida interruzione dell'ovulazione stessa. A temperatura variabile il valore di  $T$  indica una velocità di sviluppo inferiore a quella della temperatura di  $22^\circ$ ; infatti, interpolando, esso corrisponde all'intervallo medio di generazione che si avrebbe a temperatura fissa di  $19^\circ$ . Il valore di  $R_0$  a temperatura variabile invece è molto superiore a quello registrato a  $22^\circ$ . Ciò sta ad indicare che la relazione corrente tra il tasso netto di riproduzione e la temperatura non è analoga alla relazione che lega temperatura e intervallo medio di generazione.