
ATTI ACCADEMIA NAZIONALE DEI LINCEI
CLASSE SCIENZE FISICHE MATEMATICHE NATURALI
RENDICONTI

GIANCARLO FAVA

**Effetti selettivi della temperatura in *Tisbe clodiensis*
(Copepoda Harpacticoida)**

*Atti della Accademia Nazionale dei Lincei. Classe di Scienze Fisiche,
Matematiche e Naturali. Rendiconti, Serie 8, Vol. 53 (1972), n.1-2, p.
186–191.*

Accademia Nazionale dei Lincei

<http://www.bdim.eu/item?id=RLINA_1972_8_53_1-2_186_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/>

Genetica. — *Effetti selettivi della temperatura in Tisbe clodiensis* (Copepoda Harpacticoida). Nota (*) di GIANCARLO FAVA, presentata dal Socio G. MONTALENTI.

SUMMARY. — Laboratory populations of *Tisbe clodiensis* have been studied to provide information on the action of temperature on the fitness of some genotypes.

All the populations were started with virgin females and males of the three genotypes (pp , pP , PP) at $f(p) = 0.2$ in agreement with Hardy-Weinberg distribution.

Three of them were maintained at 15° C. and sampled at intervals of about 30 days, during a period of 273 days. Other populations have been kept at 18° C. and sampled at shorter intervals.

The frequency of the allele p at 18° C. increased rapidly and after about 6 generations $f(p)$ reached the value 0.6. In the populations kept at 15° C. after the same number of generations $f(p)$ reached 0.4 only.

These data show that the fitness of the gene considered can be influenced by temperature: in particular the dominant allele appears to be favoured by the lower temperature.

Sono noti numerosi casi di polimorfismi adattativi nei confronti della temperatura; la maggior parte degli studi su tale argomento si riferiscono ad animali terrestri ed in particolare a diverse specie di *Drosophila* ed hanno posto in evidenza come la risposta di alcuni genotipi alle variazioni di tale parametro ambientale sia rilevabile tanto in laboratorio quanto in popolazioni naturali dove si verificano delle fluttuazioni correlabili con le diverse situazioni climatiche stagionali (Wright e Dobzhansky, 1946; Dobzhansky, 1948; Birch *et alii* 1963).

Questa tematica, relativamente all'ambiente marino, è stata affrontata per la prima volta nel Copepode *Tisbe reticulata*; con una serie di esperimenti condotti in laboratorio è stato dimostrato come il valore adattativo di alcuni dei geni che controllano il policromatismo di questa specie sia sensibile all'azione della temperatura (Battaglia, 1959; Lazzaretto, 1964).

Successivamente lo studio dell'andamento delle frequenze geniche in popolazioni naturali della laguna di Venezia, ha messo in evidenza il parallelismo tra il fenomeno analizzato in natura ed in laboratorio (Battaglia e Lazzaretto, 1967).

In seguito fu scoperta nella laguna di Venezia una seconda specie polimorfa, *T. clodiensis*: il polimorfismo, limitato al sesso femminile, consiste nella presenza od assenza di pigmento rosso violaceo in alcuni segmenti del secondo, terzo e quarto paio di piedi toracici: il carattere « presenza di pigmento », P , è dominante sul carattere « assenza », p .

Un primo tentativo di rilevare l'effetto della temperatura venne fatto studiando l'andamento delle frequenze geniche in popolazioni sperimentali,

(*) Pervenuta all'Accademia il 26 giugno 1972.

iniziate con frequenze note, alcune delle quali mantenute a 18°C, altre a 24°C; le differenze riscontrate tra i due gruppi non furono tali da giustificare l'accettazione dell'ipotesi che la temperatura, nell'intervallo saggiato, influenzasse la fitness dei genotipi impiegati (Battaglia e Fava, 1968).

Tuttavia, alcuni dati relativi all'andamento stagionale di popolamenti lagunari sembrano indicare che nella seconda parte dell'estate la frequenza di *T. clodiensis* nei campioni sia la più bassa, con valori minimi per il mese di agosto, e ciò induce a ritenere probabile l'ipotesi che le temperature prossime ai 24°C costituiscano un limite per la specie, o almeno per le popolazioni insediate in laguna, e che i tre genotipi che caratterizzano il polimorfismo vengano ugualmente danneggiati da tale situazione.

Tenendo presente che *T. clodiensis* è presente anche nei mesi freddi, con temperature dell'acqua inferiori a 10°C, apparve di un certo interesse saggiare l'effetto delle temperature inferiori a quelle usate in precedenza, stabilendo, per un primo esperimento, di operare a 15°C.

L'eventuale effetto della temperatura sui valori adattativi dei diversi genotipi poteva essere rilevato allevando alcune popolazioni sperimentali, iniziate con frequenze geniche note, a 18°C, come controllo, ed altre a 15°C, confrontando successivamente le curve relative all'andamento delle frequenze geniche in funzione del tempo.

Gli animali utilizzati per le popolazioni a 15°C furono pescati nel 1967 in una stazione lagunare presso Chioggia: alcuni ceppi omozigoti, normalmente mantenuti a 18°C, furono acclimatati a 15°C per alcuni mesi in cella termostatica. Vennero quindi iniziate tre popolazioni: per ognuna furono posti in una capsula di vetro, contenente due litri di acqua di mare filtrata, 100 copepoditi di sesso maschile e 100 di sesso femminile così distribuiti nei tre genotipi:

$$4 \text{ } pp \quad 32 \text{ } pP \quad 64 \text{ } PP$$

e cioè in accordo con la legge di Hardy-Weinberg per $f(p) = 0,2$.

La salinità durante l'esperimento era compresa tra 34 e 37 ‰. Come alimento, per tutte le popolazioni cui si fa riferimento, si è somministrato del frumento bollito e qualche cc. di una sospensione di *Dunaliella* ad intervalli di cinque giorni.

Ogni trenta giorni, circa, venivano estratte le femmine adulte che, dopo il conteggio e la classificazione, erano reintrodotte nella popolazione; ad intervalli di circa sessanta giorni tutti gli adulti e la maggior parte degli stadi larvali di ciascuna popolazione venivano trasferiti in un nuovo cristallizzatore per evitare una eccessiva alterazione ambientale, causata dall'accumulo di prodotti catabolici e delle spoglie degli individui morti; il conteggio è stato limitato alle femmine in quanto il polimorfismo si manifesta solo in questo sesso.

Le tre popolazioni sono individuate dai numeri 18, 19 e 20 (Tab. I).

Fu successivamente iniziata una popolazione di controllo a 18°C, n. 27, con le stesse modalità delle precedenti ma con ceppi pescati in laguna nel 1970.

TABELLA I

Tempo trascorso dall'inizio dell'esperimento, frequenza dell'allele recessivo e numero di femmine nei successivi conteggi delle popolazioni a 15°C.

Popolazione n. 18			Popolazione n. 19			Popolazione n. 20		
giorni	$f(p)$	N	giorni	$f(p)$	N	giorni	$f(p)$	N
41	0,250	48	41	0,200	75	41	0,129	60
69	0,270	96	69	0,242	34	69	0,177	32
97	0,339	61	98	0,346	75	97	0,401	62
127	0,272	81	125	0,397	89	125	0,337	79
153	0,500	36	153	0,298	45	155	0,354	40
184	0,326	75	182	0,375	71	182	0,398	63
213	0,403	43	213	0,477	66	213	0,348	66
243	0,394	148	243	0,335	80	243	0,374	136
273	0,320	78	273	0,401	124	272	0,331	73

Altre popolazioni di riferimento, n. 6, 7 e 17, mantenute a 18°C erano state precedentemente iniziate con ceppi del 1967 seguendo una tecnica diversa: la frequenza iniziale era sempre di $f(p) = 0,2$ ma ogni popolazione era formata da cinque subpopolazioni secondo il metodo descritto da Battaglia (1960) (Tab. II).

TABELLA II

Tempo trascorso dall'inizio dell'esperimento, frequenza dell'allele recessivo e numero di femmine nei successivi conteggi delle popolazioni a 18°C.

Popolazione n. 6			Popolazione n. 7			Popolazione n. 17			Popolazione n. 27		
giorni	$f(p)$	N	giorni	$f(p)$	N	giorni	$f(p)$	N	giorni	$f(p)$	N
26	0,416	52	27	0,452	88	26	0,313	123	26	0,396	70
49	0,387	100	49	0,522	99	48	0,492	62	51	0,480	169
71	0,537	111	71	0,469	91	70	0,519	78	75	0,549	83
93	0,462	108	94	0,583	50	93	0,577	78	102	0,600	175
114	0,577	96	116	0,447	90	115	0,573	70	128	0,653	68
136	0,571	92	139	0,472	112	138	0,655	77	153	0,609	108
159	0,637	96	162	0,582	62	161	0,642	102	178	0,620	39
182	0,618	110	185	0,567	171	184	0,621	122	—	—	—

Per tutte le popolazioni la frequenza genica è stata calcolata come radice quadrata della frequenza del genotipo omozigote recessivo, assumendo valida la distribuzione di Hardy-Weinberg, non essendo fenotipicamente distinguibili le femmine eterozigoti dalle omozigoti dominanti.

Un primo effetto dell'abbassamento della temperatura, del resto atteso, è il notevole allungamento del ciclo riproduttivo; l'intervallo medio di generazione che risulta di circa 24 giorni a 18°C (Lazzaretto-Colombera e Polo, 1969) è passato, a 15°C, a circa 34 giorni.

Le popolazioni 18, 19 e 20 sono caratterizzate da oscillazioni che, se si considera il basso numero di individui da cui ogni popolazione è costituita (Tab. I), sono imputabili a fenomeni di deriva.

Le tre repliche hanno un andamento molto simile ed appare lecito attribuire a variazioni casuali le differenze riscontrate nei conteggi.

La frequenza dell'allele recessivo raggiunge, dopo 126 giorni dall'inizio dell'esperimento, valori intorno a 0,36 e continua successivamente ad oscillare intorno a tale frequenza; solo nel quinto conteggio per la popolazione 18 e nel settimo per la 19 si sono riscontrate frequenze notevolmente superiori. È tuttavia probabile che tali scostamenti debbano essere imputati al caso.

Sembra quindi che alla temperatura di 15°C la frequenza di equilibrio per l'allele recessivo sia compresa tra 0,30 e 0,40.

In fig. 1 sono riportate le curve medie delle popolazioni 18, 19 e 20 e delle popolazioni 6, 7 e 17 e la curva relativa alla popolazione 27.

Dal confronto tra i due tipi di popolazioni a 18°C si rileva come queste abbiano un comportamento sostanzialmente simile nonostante si siano impiegate tecniche e ceppi differenti: questo risultato induce a ritenere che la fitness dei genotipi implicati sia, almeno in parte, legata alla temperatura.

L'ipotesi assume una maggiore consistenza confrontando l'andamento delle frequenze geniche nelle popolazioni a 18°C ed in quelle a 15°C; infatti nelle prime $f(p)$ subisce un incremento notevole già dopo una sola generazione tendendo successivamente ad aumentare costantemente fino a portarsi su valori superiori a 0,6.

Nelle seconde, invece, $f(p)$ aumenta lentamente e dopo un tempo, misurato in generazioni, circa uguale a quello impiegato dalle popolazioni a 18°C per superare la frequenza di 0,6, non raggiunge che valori compresi tra 0,30 e 0,40.

Malauguratamente un guasto all'apparecchiatura termostatica ha causato la perdita delle popolazioni a 15°C impedendo di verificare con esattezza i limiti entro cui può essere compresa la frequenza di equilibrio a 15°C.

Tuttavia, estrapolando l'andamento della curva, appare improbabile che possano essere superate di molto le frequenze osservate, e comunque un simile evento richiederebbe un tempo estremamente lungo, nettamente superiore a quello richiesto alla temperatura maggiore.

I dati concordano quindi con l'ipotesi che la fitness dei diversi genotipi sia legata alla temperatura e che pertanto il polimorfismo presente in *T. clodiensis* sia adattativo nei confronti di questo parametro fisico dell'ambiente.

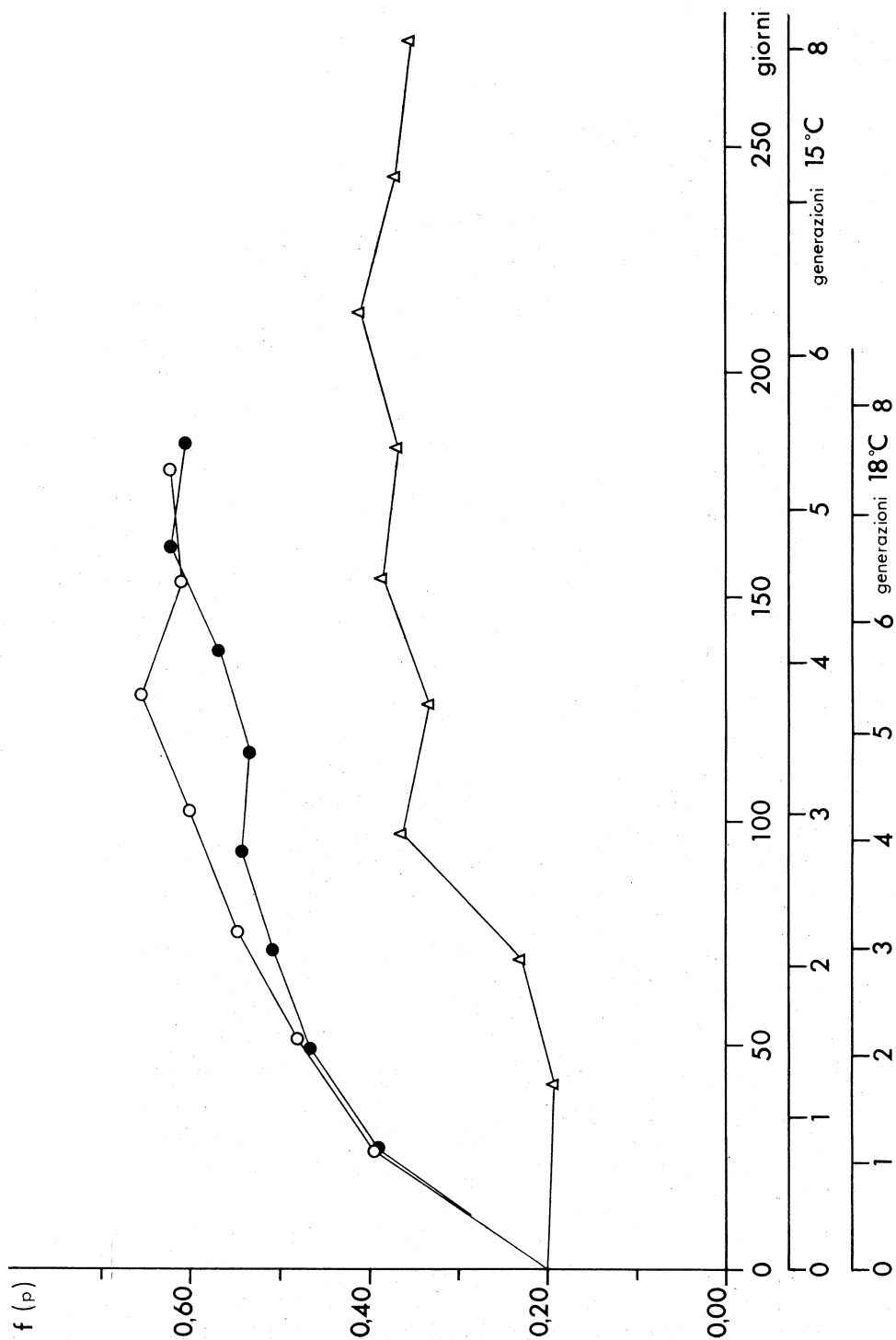


Fig. 1. - Confronto tra popolazioni a diversa temperatura: $\triangle$ — $\triangle$ valori medi delle popolazioni 18, 19, 20 a 15°C; $\bullet$ — $\bullet$ valori medi delle popolazioni 6, 7, 17 a 18°C; $\circ$ — $\circ$ valori della popolazione 27 a 18°C.

In particolare l'allele P che risulta svantaggiato a 18°C appare avvantaggiato, o quanto meno con una pressione selettiva non molto diversa da quella dell'allele p , alla temperatura di 15°C.

Per quanto riguarda l'andamento stagionale delle frequenze geniche nelle popolazioni naturali, i dati attualmente disponibili non permettono di trarre conclusioni: nei mesi invernali il numero di individui del genere *Tisbe* presente nei campioni è molto basso e non si trovano più di una decina di *T. clodiensis*. In queste condizioni un confronto tra frequenze di diversi mesi è poco significativo. Si conta di raccogliere in futuro dei campioni di dimensioni maggiori per chiarire il problema.

Questa prima serie di esperimenti non fornisce alcuna informazione sul modo con cui la temperatura modifica la fitness dei diversi genotipi, permettendo solo di rilevare se tale parametro produce o meno qualche effetto. La selezione che agisce nelle popolazioni sperimentali, precedentemente analizzate per la temperatura di 18°C (Fava, 1972), è la risultante di diverse forze selettive che operano in differenti stadi del ciclo vitale, parzialmente individuate in una componente sessuale, nella eterosi bilanciata, nella interazione tra adulti e stadi larvali.

Sono in programma esperimenti i quali, attraverso una dettagliata analisi del comportamento delle singole componenti in funzione della temperatura, portino ad una migliore comprensione dei meccanismi di interazione tra questo fattore ambientale e la fitness dei diversi genotipi.

BIBLIOGRAFIA

- BATTAGLIA B. (1959) – *Il polimorfismo adattativo e i fattori della selezione nel Copepode Tisbe reticulata* Bocquet, «Archo Oceanogr. Limnol.», 11, 19–69.
- BATTAGLIA B. (1960) – *Ricerche sull'azione della selezione naturale in popolazioni sperimentali di un Copepode marino*, «Archo Oceanogr. Limnol.», 12, 145–162.
- BATTAGLIA B. e FAVA G. (1968) – *Prime osservazioni sulla genetica di popolazioni naturali e sperimentali di Tisbe clodiensis n.sp. (Copepoda Harpacticoida)*, «Riv. Biol.», 61, 3–19.
- BATTAGLIA B. e LAZZARETTO I. (1967) – *Effect of temperature on the selective value of genotypes of the Copepod Tisbe reticulata*, «Nature», 215, 999–1001.
- BIRCH L. C., DOBZHANSKY TH., ELLIOTT P. O. e LEWONTIN R. C. (1963) – *Relative fitness of geographic races of Drosophila serrata*, «Evolution», 17, 72–83.
- DOBZHANSKY TH. (1948) – *Genetics of natural populations. XVI. Altitudinal and seasonal changes produced by natural selection in certain populations of Drosophila pseudoobscura and Drosophila persimilis*, «Genetics», 33, 158–176.
- FAVA G. (1972) – *Struttura genetica di popolazioni sperimentali di Tisbe clodiensis e selezione naturale*, «Atti Ist. veneto Sci.», 130, 161–170.
- LAZZARETTO I. (1964) – *Influenza della temperatura sul valore adattativo di alcuni genotipi in popolazioni artificiali di Tisbe reticulata*, «Boll. Zool.», 31, 1125–1131.
- LAZZARETTO-COLOMBERA I. e POLO G. (1969) – *Polimorfismo e superiorità degli eterozigoti nel Copepode Harpacticoida Tisbe clodiensis*, «Atti Ist. veneto Sci.», 127, 383–392.
- WRIGHT S. e DOBZHANSKY TH. (1946) – *Genetics of natural populations. XII. Experimental reproduction of some of the changes caused by natural selection in certain populations of Drosophila pseudoobscura*, «Genetics», 31, 125–256.