
ATTI ACCADEMIA NAZIONALE DEI LINCEI
CLASSE SCIENZE FISICHE MATEMATICHE NATURALI

RENDICONTI

LEO PARDI, ANTONIO ERCOLINI, FRANCO FERRARA,
FELICITA SCAPINI, ALBERTO UGOLINI

Orientamento zonale solare e magnetico in Crostacei Anfipodi litorali di regioni equatoriali

*Atti della Accademia Nazionale dei Lincei. Classe di Scienze Fisiche,
Matematiche e Naturali. Rendiconti, Serie 8, Vol. 76 (1984), n.5, p. 312–320.*
Accademia Nazionale dei Lincei

[<http://www.bdim.eu/item?id=RLINA_1984_8_76_5_312_0>](http://www.bdim.eu/item?id=RLINA_1984_8_76_5_312_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/>

Etologia. — *Orientamento zonale solare e magnetico in Crostacei Anfipodi litorali di regioni equatoriali.* Nota di LEO PARDI, ANTONIO ERCOLINI, FRANCO FERRARA, FELICITA SCAPINI e ALBERTO UGOLINI, presentata (*) dal Socio L. PARDI (**).

SUMMARY. — Orientation experiments made on *Talorchestia martensii* Weber (Equatorial Talitrid) showed that in determining the ecologically correct escape direction these Amphipods use two different compasses: sun and magnetic. The two normally synergic systems can be made to conflict (with predictable results) by manipulating the clock mechanism of the sun compass or exposing the animals to an artificial magnetic field with the magnetic North opportunely deviated.

The ecological significance of coexisting solar and magnetic mechanisms in equatorial Amphipods is discussed.

In regioni equatoriali un orientamento solare cronometrico (bussola solare) comporta particolari difficoltà (cfr. Braemer 1960) dovute alle particolari condizioni astronomiche: moto solare apparente in senso orario e antiorario, passaggio del sole allo Zenith, forti differenze giornaliere e annuali nella forma della variazione del moto azimutale (cfr. Ercolini 1964a per il problema dell'orientamento zonale). Gli Anfipodi litorali dispongono, come è noto, di vari meccanismi di orientamento zonale, fra i quali appare dominante l'orientamento solare cronometrico dimostrato da Pardi e Papi nel 1952. Un orientamento di questo tipo è stato riconosciuto anche in Talitridi di area equatoriale (Ercolini, 1964b, Pardi e Ercolini, 1966), nonostante le particolari condizioni astronomiche locali.

Gli esperimenti qui riferiti indicano concordemente che i Talitridi equatoriali utilizzano due diversi sistemi di bussola nella determinazione della direzione di fuga ecologicamente corretta: la bussola solare e la bussola magnetica. I due sistemi, normalmente sinergici, possono essere posti in conflitto (con prevedibili risultati) o manipolando la bussola solare o sottoponendo gli animali ad un campo magnetico artificiale con il Nord magnetico (Nm) opportunamente deviato.

(*) Nella seduta del 12 maggio 1984.

(**) Ringraziamo i signori Riccardo Innocenti e Saulo Bambi dell'Istituto di Zoologia della Università di Firenze per la preziosa assistenza tecnica durante gli esperimenti.

MATERIALE E METODI

Sono stati utilizzati individui di *Talorchestia martensii* Weber, di una popolazione di una spiaggia in prossimità di Mogadiscio (Repubblica Democratica Somala) con Direzione Teorica di Fuga verso il mare = DTF m = 145°; DTF t (terra) = 325°⁽¹⁾. Il rilevamento del comportamento orientato è stato compiuto con il metodo iniziale di Pardi e Papi (1953): immissione di 7-8 o più animali contemporaneamente in una campana di vetro a fondo asciutto (a paesaggio schermato) e registrazione ripetuta o fotografia delle loro posizioni in 16 settori di 22,5° ciascuno (Settore 1 = N) per 6-20 minuti. Poiché gli esperimenti di sfasamento del fotoperiodo sono stati compiuti con questo metodo negli anni 1964 e 1968, non abbiamo ritenuto opportuno variare metodo negli esperimenti recenti (1983). Dalla distribuzione delle registrazioni di posizione cumulate di tutti gli animali, si calcola la posizione di una media direzione per ogni saggio, se la distribuzione è chiaramente unimodale. Poiché molte distribuzioni appaiono evidentemente bimodali, con due gruppi di registrazioni ben separate in quadranti diversi, in questi casi vengono calcolate due direzioni medie distinte per i due gruppi secondo una procedura standard⁽²⁾. Le distribuzioni di tutte le direzioni medie così ottenute nei diversi esperimenti possono essere valutate (analisi di secondo ordine) secondo le procedure standard della statistica circolare, essendo basate su dati indipendenti.

In certi casi si è ricorso ad una analisi di primo ordine sulle posizioni registrate di singoli individui, utilizzando una sola registrazione di ogni saggio (quella equidistante dall'inizio e dalla fine) e cumulando fra loro quelle di vari saggi in condizioni sperimentali eguali (Pardi, 1975; Scapini, 1979).

RISULTATI

1. Sfasamento del fotoperiodo. Agisce sulla bussola solare inducendo a prevedibili errori nella scelta direzionale. In quattro diversi esperimenti, il primo già pubblicato da Ercolini (1964b), gli altri tre del 1968 inediti e qui cumulati col primo, gli animali (adulti) di *controllo* (C) erano esposti in laboratorio ad un ritmo luce-buio artificiale 12 : 12 corrispondente a quello naturale. Gli *sperimentali* (S) (pure adulti) sono stati sottoposti in laboratorio ad un ritmo luce-buio anticipato di 3 ore (alba artificiale alle 3, tramonto alle 15). I saggi al sole sono stati compiuti a Giohar (Somalia) a circa cinquanta chilometri dal mare in linea d'aria, a partire dal 7° giorno fino al 17° giorno dall'inizio dello

(1) In spiagge con ampia escursione tidale gli animali (in pericolo di disseccamento) si orientano anche verso terra (cioè, in natura, verso le fasce alte e umide dei detriti spiaggiati).

(2) La intera distribuzione viene « tagliata » all'altezza della « sella » più alta fra le due mode e dalle frequenze di ogni settore si sottrae la frequenza del settore corrispondente alla sella prescelta. Si calcolano due direzioni medie diverse per i « picchi » di frequenza che emergono dal livello di « taglio ».

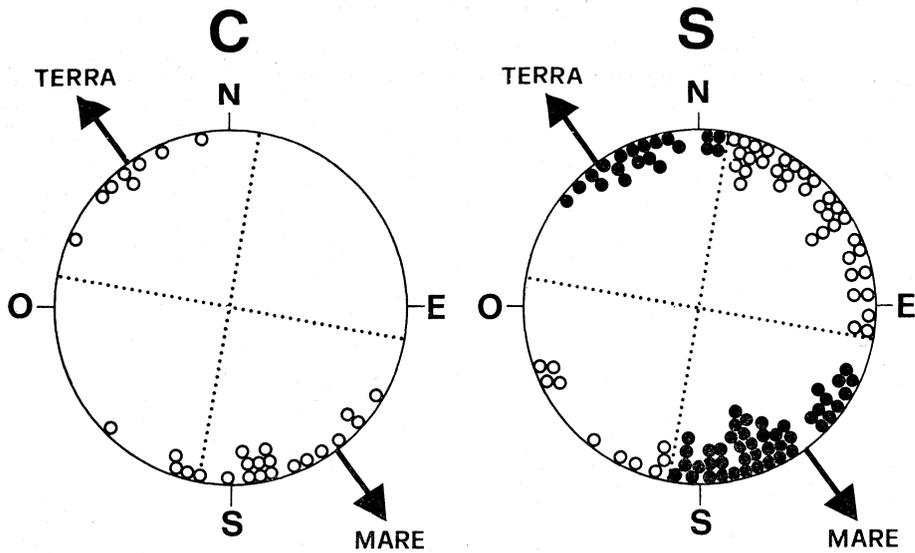


Fig. 1. - *Talorchestia martensii*. Esperimenti di sfasamento della bussola solare. C, controlli; S, sperimentali. Cerchi vuoti, direzioni medie di orientamento secondo l'informazione della bussola solare cronometrica; cerchi pieni, direzioni medie secondo una informazione non cronometrica.

sfasamento, con animali sempre nuovi. La fig. 1 mostra l'orientamento dei *controlli* a sinistra, quello degli *sperimentali* a destra.

Come si vede i controlli sono ben orientati nei due quadranti di mare e di terra: i quadranti ad essi ortogonali sono pressoché vuoti o solo marginalmente invasi dalle direzioni rilevate.

Per contro, nel diagramma di destra troviamo fortemente occupato da valori anche il quadrante attorno a NE e, in parte, anche quello di SO.

A prima vista si potrebbe interpretare il risultato soltanto come l'effetto di un specifico disorientamento dovuto all'intervento sulla bussola solare. Tuttavia la distribuzione degli sperimentali non è uniforme (Rao's Test, $U = 170,27$; $P < 0.01$), ma soprattutto lascia riconoscere quattro gruppi di valori separati da altrettante zone di rarefazione, con accumuli corrispondenti a direzioni biologicamente importanti e prevedibili: la direzione dell'asse mare-terra e quella ad essa ortogonale prevista per l'intervento sperimentale. La particolarità della distribuzione è dovuta a fatti concorrenti: in alcuni saggi - è la evenienza più rara - si hanno distribuzioni unimodali che cadono in uno dei quattro settori (con preferenza per SE e NE). In altri la distribuzione è bimodale e la bimodalità è sostenuta sia da individui orientati in direzioni diverse sia dal fatto che lo stesso individuo può alternare posizioni diverse, anche opposte.

La ipotesi più plausibile si è che gli animali posseggono due sistemi di informazione direzionale che normalmente indicano la medesima direzione cioè l'asse ecologico mare-terra, uno dei quali è dato dalla bussola solare cronome-

trica. L'anticipo del fotoperiodo fa ruotare di 90° circa ⁽³⁾ in senso antiorario la indicazione direzionale della bussola solare, mentre l'altro sistema di bussola suggerisce ancora la direzione ecologicamente corretta. Molti animali manife-

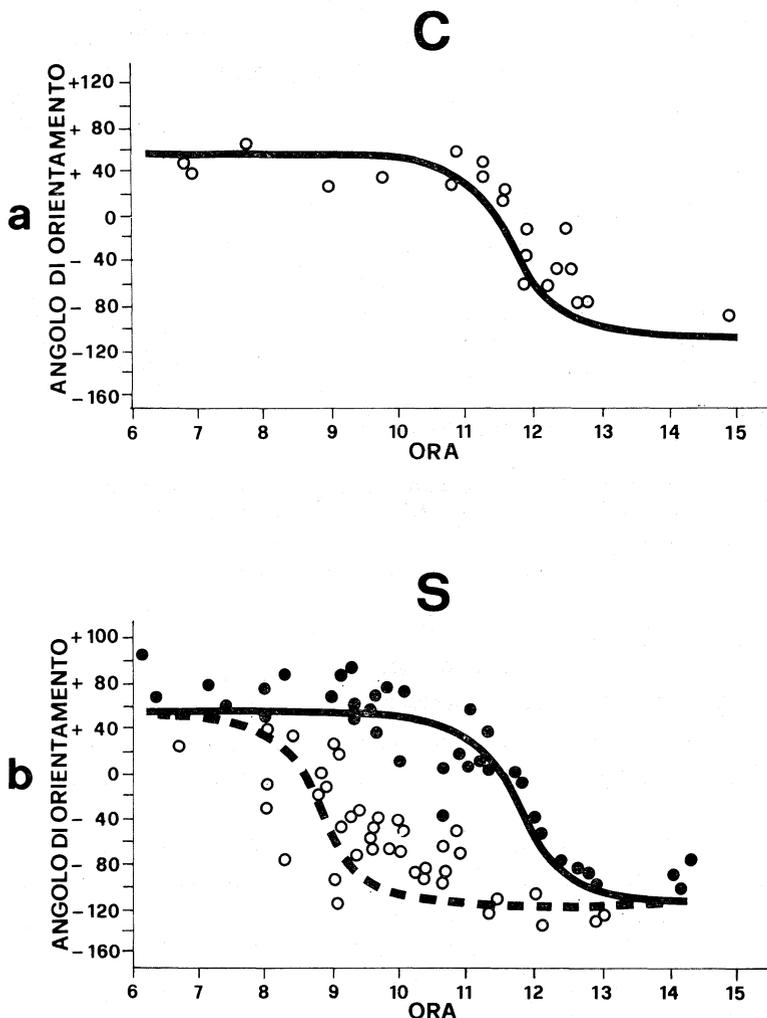


Fig. 2. - *Talorchestia martensii*. Esperimenti di sfasamento della bussola solare. Variazione nel tempo degli angoli di orientamento con il sole. C, controlli; S, sperimentali. Curva continua, angoli attesi per un perfetto orientamento verso mare; curva tratteggiata, angoli attesi dopo l'intervento sperimentale. Cerchi vuoti, angoli effettuati secondo l'informazione della bussola solare cronometrica; cerchi pieni, angoli effettuati secondo una informazione non cronometrica.

(3) Data la particolare forma della variazione dell'azimut è atteso un errore in senso antiorario diverso alle varie ore (vedi la fig. 2b), cioè nullo al mattino e nel primo pomeriggio e massimo attorno alle 10. L'errore medio calcolato tenendo conto del numero diverso di saggi alle varie ore dà una ruotazione in senso antiorario di 81° rispetto alla DTF, cioè l'asse conseguente allo sfasamento si porta in posizione pressoché ortogonale a quella dell'asse mare-terra.

stano addirittura una situazione di conflitto fra le due informazioni contrastanti. A tale convincimento si giunge anche esaminando la variazione nel tempo degli angoli di orientamento con il sole (fig. 2). In 2a vi è la variazione (curva continua) attesa per un perfetto orientamento verso mare ⁽⁴⁾ e i valori osservati per i *controlli*. Per gli *sperimentali* (anticipati di 3 h) (2b) una popolazione di valori angolari permane conforme alla curva 2a, una nuova popolazione di valori angolari si è formata attorno a quella attesa per un anticipo di 3 ore.

2. Deviazione del campo magnetico in camera oscura. Abbiamo eseguito a Mogadiscio (7-10 Aprile 1983) saggi con gruppi di 20-25 animali adulti nella consueta campana asciutta. Per ogni saggio (della durata di 10 min. circa dalla introduzione) vengono scattate 15 fotografie. Ventotto saggi riguardano individui esposti al campo magnetico terrestre (*controlli* = C), mentre in 16 saggi, collocando la campana entro una bobina di Helmholtz opportunamente orientata, gli animali (*sperimentali* = S) sono esposti ad un campo magnetico artificiale con Nord magnetico (Nm) deviato su Ovest di intensità totale maggiore per circa il 30% rispetto al campo normale ⁽⁵⁾.

Le distribuzioni delle registrazioni ripetute degli animali del gruppo sono assai irregolari e presentano una ampia dispersione. Si è preferito pertanto trattarle sempre come distribuzioni unimodali. Le direzioni medie ottenute sono riportate nella fig. 3.

Ambedue le distribuzioni sono statisticamente non casuali e diverse fra loro. Inoltre i limiti fiduciali dei due vettori medi calcolati comprendono, rispettivamente, la DTFm attesa per i *controlli* e una DTFm teoricamente deviata di 90° in senso antiorario per gli *sperimentali*. Fra i due vettori medi vi è una differenza di 89°, pari alla deviazione del Nord magnetico.

3. Deviazione del campo magnetico al Sole. Sono stati eseguiti a Mogadiscio 8 esperimenti con *controlli* (C) e 8, contemporanei, con *sperimentali* (S), dalle 8 alle 11 e dalle 14 alle 17 del 31 Marzo 1983, saggiando al sole gruppi di 10-12 animali e registrando le loro posizioni ripetutamente per 6 minuti. Gli *sperimentali* sono sottoposti ad un campo magnetico artificiale con Nm su Ovest. I *controlli* sono esposti al campo magnetico naturale ⁽⁶⁾.

Le distribuzioni sono in ambedue i lotti molto più regolari che in camera oscura e assai spesso chiaramente bimodali soprattutto negli *sperimentali*.

I risultati sono riportati in fig. 4. Alle direzioni medie (cerchietti) abbiamo aggiunto il rispettivo « peso » rappresentato con un segmento radiale di

(4) Considerando la fuga verso terra si ottengono immagini identiche.

(5) Dati del campo magnetico terrestre a Mogadiscio relativi alla prima parte dell'1983: $H_t = 0,3445$; $H_x = 0,3298$; $H_z = 0,0992$. Campo magnetico risultante con Nm a Ovest: $H_t = 0,4622$; $H_y = -0,4564$; $H_z = -0,0733$.

(6) Anche la campana con i controlli è inserita entro una bobina di Helmholtz non funzionante in modo da avere il medesimo ingombro visuale.

lunghezza diversa: eguale al raggio se la distribuzione è unimodale, mentre se la distribuzione è bimodale esso è proporzionale al numero percentuale delle registrazioni dei due diversi gruppi. I punti sperimentali sono poco numerosi e non consentono una valutazione statistica rigorosa: tuttavia appare evidente

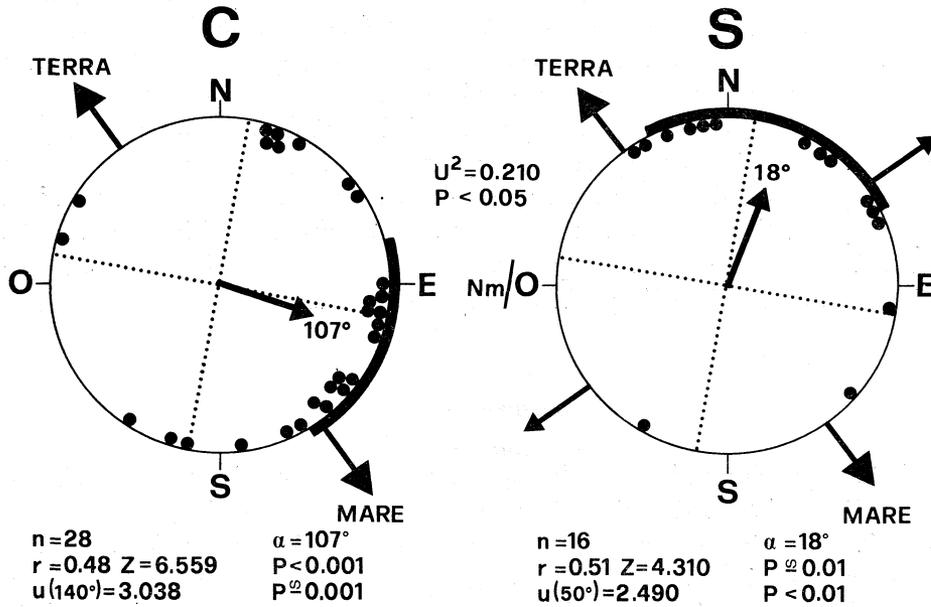


Fig. 3. - *Talorchestia martensii*. Esperimenti in camera oscura con campo magnetico terrestre (C, controlli) e con campo magnetico deviato (Nord magnetico deviato su Ovest: S, sperimentali). Sono indicate le direzioni medie dei singoli saggi e i vettori risultanti dalla analisi di secondo ordine.

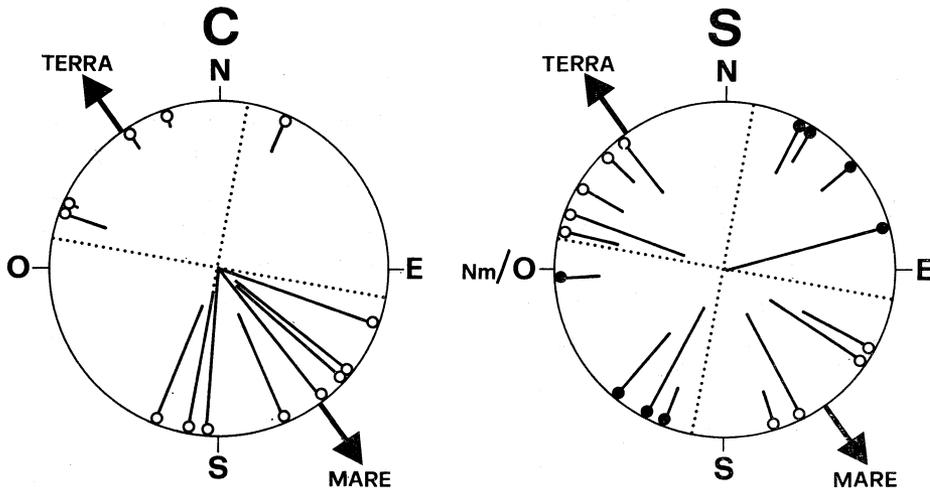


Fig. 4. - *Talorchestia martensii*. Esperimenti al sole con Nord magnetico deviato su Ovest. C, controlli; S, sperimentali. Cerchi vuoti, direzioni medie secondo l'informazione della bussola solare; cerchi pieni, direzioni medie secondo la informazione magnetica.

che le due distribuzioni sono diverse. In particolare i due quadranti ortogonali all'asse mare-terra sono vuoti o marginalmente occupati da scelte direzionali di scarso peso nei *controlli*. Negli *sperimentali*, al contrario di quanto è accaduto nella deviazione della bussola solare, è la indicazione magnetica che suggerisce scelte direzionali ortogonali all'asse mare-terra: e difatti compaiono nei settori previsti risultanti di peso rilevante (anche unimodali).

La fig. 5 riporta una analisi del tutto concordante basata sulle posizioni di singoli individui (analisi di primo ordine): essa è stata ottenuta cumulando per i *controlli* e gli *sperimentali* le registrazioni di posizione centrali di tutti gli 8 saggi. Confrontando le frequenze nei quattro quadranti (mare, terra e i due ortogonali) di C e di S si ottiene $\chi^2 = 14.21$, $P < 0.01$. Le due distribuzioni sono dunque statisticamente diverse con alta probabilità. Si noti inoltre la forma diversa dei due poligoni di frequenza: praticamente unimodale nei C, plurimodale con accumuli nelle posizioni attese per gli S.

DISCUSSIONE

I dati qui riportati concordemente dimostrano che, almeno nei Talitridi equatoriali, sussistono due sistemi di orientamento alla bussola (bussola solare e bussola magnetica) che normalmente indicano ambedue la direzione dell'asse mare-terra ecologicamente utile. I due sistemi possono essere posti in conflitto tra loro, deviando di circa 90° la bussola solare con lo sfasamento del fotoperiodo o quella magnetica (portando su Ovest il Nord magnetico).

Dobbiamo riconoscere che un orientamento non visuale era stato sostenuto per *Talitrus saltator* di spiagge europee da van den Bercken *et al.* (1967) e che Arendse (1978) e Arendse e Kruyswijk (1981) hanno identificato tale fattore

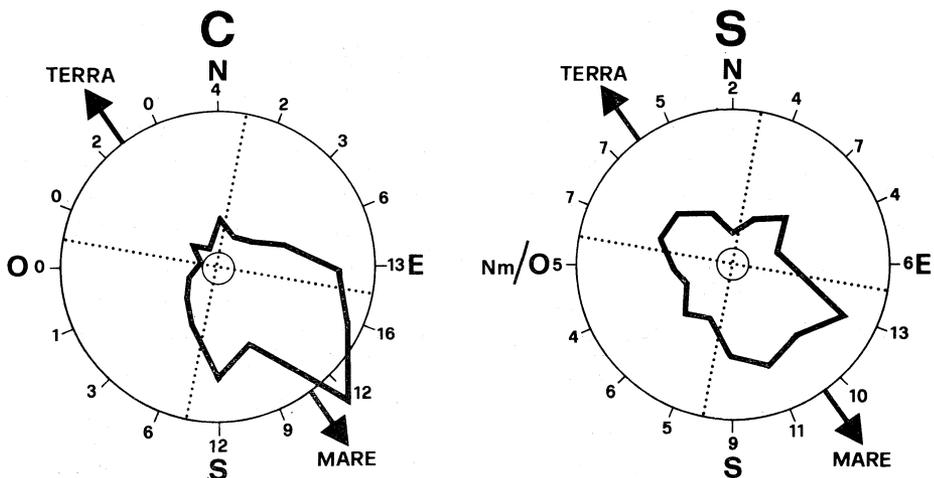


Fig. 5. - *Talorchestia martensii*. Esperimenti al sole con Nord magnetico deviato su Ovest. C, controlli; S, sperimentali. Cumulazione delle registrazioni di posizione a metà dei saggi. Sono indicate le frequenze rilevate nei 16 settori.

con il campo magnetico. Due di noi (Ercolini e Scapini) per la stessa specie di spiagge italiane (1972) e per piccoli nati in laboratorio di *Talorchestia mar-tensii* (1973) non avevano potuto riconoscere, con i mezzi statistici di allora a disposizione, l'esistenza di tale metodo di orientamento, pur senza negarne – ovviamente – la possibilità. La dimostrazione attuale, limitata per ora agli adulti della specie equatoriale, avvalora naturalmente anche le conclusioni di Arendse e Collaboratori per le specie europee, per le quali – tuttavia – riterremo auspicabile – soprattutto – una precisazione della rilevanza ecologica dell'orientamento magnetico. Essa è molto evidente nel caso dei Talitridi equatoriali.

La dimostrazione della bussola magnetica collegata alla bussola solare in Talitridi equatoriali può rendere assai più agevole la interpretazione della costanza di orientamento ecologicamente corretto, nonostante le particolari condizioni astronomiche di cui si è fatto cenno. Anche i risultati degli esperimenti « transequinoziali » (Ercolini, 1964a) e di un esperimento « transequatoriale » effettuato da due di noi (Pardi e Ercolini, 1966) possono essere reinterpretati tenendo conto del nuovo dato. Lo stesso orientamento lunare (Pardi e Ercolini, 1965), che presenta in area intertropicale difficoltà ancora maggiori di quello solare se basato unicamente sulla compensazione cronometrica del moto azimutale dell'astro, può essere certamente meglio compreso se si considera l'esistenza di un riferimento magnetico fisso. Naturalmente sorgono molti nuovi problemi.

Innanzitutto vi è il problema (specifico per i Talitridi equatoriali) del disorientamento quando il sole o la luna passano allo zenith: perché in tali condizioni non si manifesta l'orientamento magnetico?

Più in generale, come per altri gruppi animali (gli Uccelli), sorge ora il problema della apparente ridondanza di due sistemi di bussola, uno cronometrico e l'altro no. Inoltre, mentre per gli Uccelli (i Colombi) è dimostrato che l'orientamento solare è certamente secondario rispetto a quello magnetico e viene appreso (R. Wiltschko, 1983), nulla può dirsi attualmente di certo per i Talitridi equatoriali. Anche per questi è dimostrata (Ercolini, 1964a, Pardi, 1967) una tendenza direzionale innata (TDI), ma attualmente non è possibile decidere se essa si basi sulla indicazione dell'una o dell'altra delle due bussole o, eventualmente, su quella congiunta di ambedue.

Stando ai dati attuali, nei Talitridi mediterranei, la TDI dovrebbe basarsi sulla bussola solare, poiché Marchionni (1963), in *Talorchestia deshayesei* della Liguria, ha dimostrato con evidenza che i piccoli nati in laboratorio ed esposti ad un ciclo di luce-buio anticipato, posticipato ed inverso, compiono i previsti errori nella scelta direzionale.

BIBLIOGRAFIA

- ARENDESE M.C. (1978) - *Magnetic field detection is distinct from light detection in the invertebrates Tenebrio and Talitrus*, « Nature », 274, 358-362.
- ARENDESE M.C. e KRUYSWIJK C.J. (1981) - *Orientation of Talitrus saltator to magnetic field*, « Neth. J. Sea Res. », 15 (1), 23-32.
- BERCKEN VAN DEN J., BROEKHUIZEN S., RINGELBERG J. e VELTHUIS H.H.W. (1967) - *Non visual orientation in Talitrus saltator*, « Experientia », 23, 44-45.
- BRAEMER W. (1960) - *A Critical Review of the Sun-Azimuth Hypothesis*, « Cold Spring Harb. Symp. on Quant. Biol. », 25, 413-427.
- ERCOLINI A. (1964a) - *Ricerche sull'orientamento astronomico di Anfipodi litorali della zona equatoriale. I. L'orientamento solare in una popolazione somala di Talorchestia martensii Weber*, « Z. vergl. Physiol. », 49, 138-171.
- ERCOLINI A. (1964b) - *Ricerche sull'orientamento astronomico di Anfipodi litorali della zona equatoriale. IV. Compensazione differenziale giornaliera del moto azimutale del sole in una popolazione somala di Talorchestia martensii Weber*, « Redia », 49, 119-128.
- ERCOLINI A. e F. SCAPINI (1972) - *On the non-visual orientation of littoral Amphipods*, « Monitore zool. ital. », (N.S.) 6, 75-84.
- MARCHIONNI V. (1963) - *Modificazione sperimentale della direzione innata di fuga in Talorchestia deshayesei Aud. (Crustacea Amphipoda)*, « Boll. Ist. Mus. zool. Univ. Torino », 6 (3), 29-39.
- PARDI L. (1967) - *Studi sull'orientamento astronomico dei Crostacei Anfipodi in regioni equatoriali*, « Atti Accad. Naz. Ital. Entom. Rendiconti », 14, 44-65.
- PARDI L. (1975) - *Some observations on orientation in Talorchestia fritzi Stebbing, Grapsus grapsus L. and Amblyrhynchus cristatus Bell from the Galapagos Islands*, in « Galápagos Studi e Ricerche - Spedizione L. Mares-G.R.S.T.S. », Firenze, 19 pp.
- PARDI L. e ERCOLINI A. (1965) - *Ricerche sull'orientamento astronomico di Anfipodi litorali della zona equatoriale. II. L'orientamento lunare in una popolazione somala di Talorchestia martensii Weber*, « Z. vergl. Physiol. », 50, 225-249.
- PARDI L. e ERCOLINI A. (1966) - *Ricerche sull'orientamento astronomico di Anfipodi litorali della zona equatoriale. III. L'orientamento solare in una popolazione di Talorchestia martensii Weber a Sud dell'Equatore (4° Lat. S.)*, « Monitore zool. ital. », 74, Suppl., 80-101.
- PARDI L. e PAPI F. (1952) - *Die Sonne als Kompass bei Talitrus saltator Montagu (Amphipoda-Talitridae)*, « Naturwiss. », 39, 262-263.
- PARDI L. e PAPI F. (1953) - *Ricerche sull'orientamento di Talitrus saltator Montagu (Crustacea Amphipoda). I. L'orientamento durante il giorno in una popolazione del litorale tirrenico*, « Z. vergl. Physiol. », 35, 459-489.
- SCAPINI F. (1979) - *Orientation of Talitrus saltator Montagu (Crustacea Amphipoda) in fresh, sea and diluted sea water*, « Monitore zool. ital. », (N.S.) 13, 71-76.
- SCAPINI F. e A. ERCOLINI (1973) - *Research on the non-visual orientation of littoral Amphipods: experiments with young born in captivity and adults from a somalian population of Talorchestia martensii Weber (Crustacea Amphipoda)*, « Monitore zool. ital. » (N.S.) Suppl. 5, 23-30.
- WILTSCHKO R. (1983) - *The ontogeny of orientation in young pigeons*, « Comp. Biochem. Physiol. », 76A (4), 701-708.