ARMANDO SABBADIN

Istituto di Zoologia e Anatomia Comparata della Università di Padova e Stazione Idrobiologica di Chioggia, diretti dal Prof. U. D'Ancona

Effetti dell'estirpazione delle gemme sulla durata del ciclo vitale in *Botryllus Schlosseri* (Pallas).

Estratto dal «BOLLETTINO DI ZOOLOGIA» pubblicato dall'Unione Zoologica Italiana

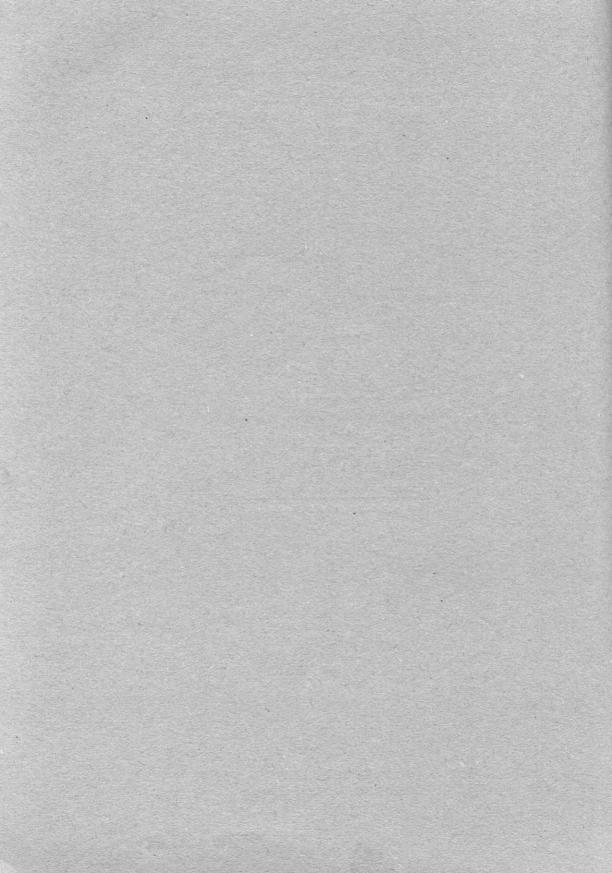
Vol. XXIII – fasc. II. (1956)

XXVIII Convegno dell' U. Z. I. Napoli-Salerno (Citobre 1956)



Casa Editrice Libraria ROSENBERG & SELLIER

TORINO — Via Andrea Doria N. 14



ARMANDO SABBADIN

Istituto di Zoologia e Anatomia Comparata della Università di Padova e Stazione Idrobiologica di Chioggia, diretti dal Prof. U. D'ANCONA

Effetti dell'estirpazione delle gemme sulla durata del ciclo vitale in Botryllus Schlosseri (Pallas). (*)

Nelle colonie dei Botrilli, gli stadi di sviluppo delle varie generazioni coesistenti, nate per blastogenesi, sono strettamente correlati fra loro, per cui la situazione della colonia nel suo insieme, ad ogni momento, può venire espressa con una formula. In condizioni normali si riscontrano abitualmente le seguenti formule: 9/7/1, 9/8/2-6 e 11/8-9/7/1, le quali indicano lo stadio di sviluppo delle diverse generazioni, dalla più vecchia alla più giovane (cfr. classificazione degli stadi di sviluppo in Berrill 1941, leggermente modificata da Sabbadin 1955) (4). Da esse appare che nella colonia coesistono in genere 3 generazioni, di cui solo la più adulta in condizioni di maturità funzionale (stadio 9). Soltanto per un breve tempo possono figurare 4 generazioni, di cui peraltro la 1^a, giunta alla fine del suo ciclo vitale, sta per essere riassorbita (stadio 11), mentre matura la 2^a (passaggio allo stadio 9) e la 3^a ne ha appena generata una 4^a (rispettivamente stadio 7 e 1).

Avviene talora, nelle colonie allevate in laboratorio, che gli zooidi della generazione adulta entrino in regressione con un certo anticipo, ancora prima di avere completato il loro accrescimento. In tali casi si osserva che la 2ª generazione anticipa a sua volta il raggiungimento della maturità funzionale. Si ripetono infatti non di rado situazioni esprimibili con le formule 9/3-5: nella colonia cioè sono rappresentate 2 sole generazioni, di cui la più giovane è ancora lontana dallo stadio 7, in corrispondenza del

^(*) Lavoro eseguito con contributi dell' Istituto Nazionale di Studi Talassografici e della "New York Zoological Society ".

⁽¹⁾ Nelle formule riferite, e nel seguito del lavoro, non si è tenuto conto dello stadio 10, stadio della maturità sessuale, la quale può non verificarsi. l'ertanto lo zooide adulto, in con lizioni di funzionalità, viene sempre considerato allo stadio 9.

quale si effettua la comparsa delle gemme della generazione successiva.

Questa semplificazione strutturale della colonia consente ad essa di superare le condizioni ambientali sfavorevoli.

In tali casi si osserva anche una notevole caduta del ritmo della blastogenesi. Come si sa, gli individui gemmano ai 2 lati; talora ciascuna delle 2 gemme, ma più facilmente la destra, si sdoppia in gemma anteriore e gemma posteriore. Ma raramente le gemme posteriori riescono a completare lo sviluppo e, nelle condizioni sfavorevoli suaccennate, anche la gemma anteriore sinistra non va oltre un determinato stadio. Fra le gemme si stabiliscono dei rapporti di competizione, e quelle comparse per ultime, cioè le posteriori ed eventualmente l'anteriore sinistra, soccombono. È come se il genitore fosse incapace di far fronte alle esigenze alimentari di tutte le sue gemme, e la sua anticipata regressione, con la quantità di materiale che mette a loro disposizione, sembra rappresentare il mezzo estremo con cui esso riesce ad assicurare la continuità della colonia.

La colonia appare cioè come un sistema chiuso capace di autoregolazione. Ampie variazioni nell'entità dell'accrescimento degli zooidi, nella durata del loro ciclo vitale e nell'intensità della blastogenesi, sono i meccanismi di tale autoregolazione, che si mettono in moto ad ogni rottura dell'equilibrio interno della colonia.

Una simile rottura può essere provocata sperimentalmente ad es. asportando una parte delle gemme di ciascun zooide. È questa una maniera ovvia di affrontare la questione dei rapporti fra le diverse generazioni della colonia, e fra gli individui della stessa generazione. Con questo proposito ho eseguito una serie di esperimenti, i cui risultati sono già stati in parte resi noti (SABBADIN 1956 a, b, c).

In tre esperimenti fu eseguita, su giovani colonie allevate in laboratorio, l'asportazione di una delle gemme anteriori della generazione più giovane, a partire dalla 2ª generazione blastogenetica fino alla 9ª-10ª generazione. All'inizio degli esperimenti le colonie erano costituite dall'oozooide, da un unico individuo della 1ª generazione blastogenetica allo stadio 8 e dalle sue gemme. L'operazione veniva eseguita nel 1º esperimento quando la gemma da asportare si trovava allo stadio 2, nel 2º e nel 3º quando aveva raggiunto tale stadio rispettivamente da 24 e da 72 ore e si trovava allo stadio 3 o rispettivamente allo stadio 5-6 e talora allo stadio 7. Le ope-

razioni così seriate dovevano consentire di studiare, nell'ambito della generazione operata e in condizioni diverse, i rapporti fra le gemme portate dallo stesso zooide. In tutti e tre gli esperimenti le eventuali gemme posteriori, sorelle della gemma asportata, venivano a loro volta estirpate quando raggiungevano lo stadio 7, per cui ad ogni generazione raggiungeva lo stadio 8 l'unica gemma anteriore superstite. Ad ogni generazione pertanto, l'unico blastozooide adulto presente nella colonia veniva posto in condizione di portare alla maturità un'unica gemma. Ciò ha consentito di portare lo studio sui rapporti fra le diverse generazioni delle colonie.

Sono state usate 12 colonie nel 1º esperimento, 10 nel 2º e 11 nel 3º. Il lotto di controllo era costituito da 14 colonie, cui in un secondo tempo se ne sono aggiunte altre 12.

Gli esperimenti hanno dimostrato molto chiaramente che nei blastozooidi, così alleggeriti del carico di gemme, venivano notevolmente esaltati i poteri blastogenetici: essi infatti producevano gemme posteriori in numero maggiore che nei controlli, e tali gemme presentavano maggiori capacità di sviluppo. Così avveniva che, dopo l'estirpazione di una delle gemme anteriori, riprendevano lo sviluppo le gemme eventualmente atrofizzate; la gemma anteriore dell'altro lato si sdoppiava in un numero di casi molto maggiore che nei controlli o, se già si era sdoppiata, poteva dividersi una seconda volta, onde si giungeva alla presenza di 3 gemme sullo stesso lato, ciò che non si è mai verificato nei controlli (Sabbadin 1956a).

Le dimensioni delle gemme e degli adulti aumentavano di generazione in generazione in misura notevolmente superiore che nella serie di controllo. Il fenomeno si rendeva evidente già nelle gemme allo stadio 7 e soprattutto nell'unica gemma superstite allo stadio 8 e nell'adulto da essa derivato (SABBADIN 1956b).

Il maggiore accrescimento era in parte dovuto ad una più lunga persistenza delle singole generazioni negli ultimi stadi di sviluppo. Essa ha determinato nelle colonie il verificarsi di situazioni del tutto nuove e imprevedibili.

Questa Nota illustra gli effetti dell'asportazione delle gemme sulla durata dei principali stadi di sviluppo e del ciclo vitale nel suo complesso, nelle varie generazioni.

Oltre ai tre esperimenti ricordati, un 4º esperimento ha fornito ottimi elementi di studio. Su una trentina di colonie, a partire dalla 2ª generazione blastogenetica, estirpate le eventuali gemme posteriori e una delle gemme anteriori 48 ore dopo che avevano super-

rato lo stadio 3, veniva asportata anche la rimanente gemma anteriore quando aveva raggiunto lo stadio 8. In tal modo si ottenevano colonie costituite dal solo blastozooide adulto, nelle quali, in
molti casi, una delle gemme atrofiche o un frammento di una delle
gemme asportate riprendeva a svilupparsi a partire dallo stadio 3.
L'esperimento era stato ideato allo scopo di studiare quali fossero
le possibilità massime di sopravvivenza dello zooide adulto quando
non era pressato dall'incalzare delle gemme delle generazioni successive.

Gli allevamenti sono stati eseguiti in stanza termostatica. Per un periodo di circa 3 mesi, quanti ne hanno richiesti i primi tre esperimenti, la temperatura misurata con termografo si è mantenuta costantemente sui 19°. I diagrammi dell'andamento termico indicano rapide oscillazioni dell'ampiezza di alcuni decimi di grado, delle quali è da ritenere non abbiano risentito le colonie immerse in vaschette contenenti 6 litri d'acqua. La costanza della temperatura è naturalmente un elemento essenziale per osservazioni sulla durata del ciclo vitale, che dalla temperatura è fortemente influenzata (cfr. Berrill e Sabbadin 1955). Il 4° esperimento, in cui il ricambio delle generazioni fu particolarmente lento, ha richiesto un tempo maggiore degli altri, per cui solo i risultati di poche generazioni sono comparabili.

Sono state compiute osservazioni giornaliere, seriate di 24 in 24 ore, che hanno consentito di valutare il passaggio da uno stadio di sviluppo al successivo con una approssimazione di mezza giornata. Il passaggio dallo stadio 8 al 9 è segnato dall'apertura dei sifoni; la fine dello stadio 9 dall'inizio della degenerazione degli zooidi. Convenzionalmente si è considerato chiuso il ciclo vitale quando gli individui in regressione presentano, come unica struttura superstite, il cuore a battiti rallentati. Tracce degli zooidi degenerati persistono ancora per qualche tempo, peraltro molto variabile.

Come appare dalla Fig. 1, tutti gli esperimenti hanno avuto un effetto molto evidente sulla durata dello stadio 8. Essa nei primi tre esperimenti risulta assai maggiore che nella serie di controllo e aumenta progressivamente con il passare delle generazioni, mentre risulta notevolmente minore nella 4ª serie sperimentale. La concordanza delle risposte dei primi tre esperimenti si comprende facilmente, considerando che in tutti e tre la condizione finale delle co-

lonie, dopo l'asportazione delle gemme, era la stessa: in tutte figurava un'unica gemma allo stadio 8.

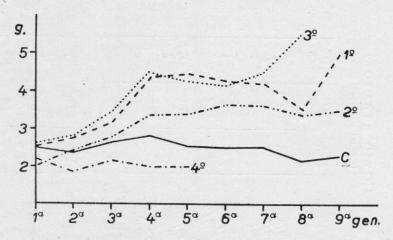


Fig. 1. — Durata media dello stadio 8 nelle colonie della serie di controllo (C) e delle serie sperimentali, (1°-4°), nelle varie generazioni.

Nella Tabella 1 sono indicate le condizioni delle colonie 24 ore prima della maturazione delle gemme della 2ª delle generazioni presenti (fine stadio 8) e al momento della loro maturazione (inizio stadio 9). Tale maturazione nella serie di controllo avviene normalmente quando le gemme della 3ª generazione stanno per giungere o sono appena giunte allo stadio 7 (colonie del gruppo B). In un certo numero di casi, e in condizioni che possono essere ritenute di sofferenza, il fenomeno avviene con un certo anticipo (colonie del gruppo A). Ciò comporta una minore durata dello stadio 8, che sta per terminare quando la 3ª generazione è ancora lontana dallo stadio 7. Nei primi 3 esperimenti tale fatto si verifica in una percentuale minore di casi. Ad essi d'altra parte si contrappongono casi non rari che denotano condizioni anormali nel senso opposto: si riscontrano colonie in cui, alla 2ª generazione che sta per passare alla maturità funzionale o vi è appena giunta, si affianca una 3ª generazione che, superato lo stadio 7, è giunta a sua volta allo stadio 8 (colonie del gruppo C). La coesistenza di 4 generazioni nella stessa colonia, che nella serie di controllo si verifica raramente ed è di brevissima durata, in queste serie sperimentali diviene in tal modo frequente e può durare così a lungo che alla 4ª generazione può aggiungersene una 5a.

TABELLA 1ª - Condizioni delle colonie al momento in cui una delle generazioni sta per raggiungere (fine stadio 8) o ha appena raggiunto (inizio st. 9) la maturità funzionale.

6 0	4° esp.	6 10 7	11	111111	24	
	3° esp.	140	38	01111	72	18.06 59.72 22.22
	2° esp.	494	1 42	∞ e3	29	20.90 64.18 14.92
ZIO STADI N. casi osservati	I° esp.	8 4 1	39	1 6 1	73	17.81 60.27 21.92
INIZIO STADIO N. casi osservati	Contr.	4 16 29	14 81	111111	144	34.03
	Situazione colonie	0-11/9/3 A 0-11/9/4 0/9/5-6	B 11/9/5-6 0-11/9/7/1	$\begin{array}{c} 0-11/9/8/2 \\ 0-11/9/8/3 \\ 0-11/9/8/4 \\ C \\ 9/9/8/5 \\ 11/11/9/7/1 \\ 11/11/9/8/2 \end{array}$	TOTALE	A % del totale B ,, ,, ,, C ,, ,, ,,
FINE STADIO 8 N. casi osservati	4° esp.	17 9 3	-	111111	30	
	3° esp.	1.63	12 9 25	9 2 1 1	92	18.42 60.53 21.05
	2° esp.	3 11 6	14 9 20	8 61 1 8 8	73	27.40 58.90 13.70
	lo esp.	10 2 2	21 12 16	I 8	. 62	17.72 62.03 20.25
	Contr.	28 23	41 59 12	111111	171	34.50
	Situzione colonie	A $\frac{11-9/8/2}{11-9/8/3}$	9/8/4-5 B 11/8/5-6 11-9/8/7/1	11-9/8/7/1+ 11-9/8/8/2 11-9/8/8/3 9/8/4 11/9/8/5	Тотаге	A % del totale B " " " C " " "

Nel 4º esperimento l'anticipo del passaggio alla maturità funzionale nella 2ª generazione diviene molto frequente. Di conseguenza lo stadio 8 ha una durata assai più breve che negli altri esperimenti e notevolmente minore che nella serie di controllo, come indica la Fig. 1. Ricordo che in tale esperimento le gemme erano già state asportate una prima volta allo stadio 8; le gemme atrofiche o i frammenti di gemme che, in seguito alla operazione, riprendevano lo sviluppo a partire dallo stadio 3, giungevano a loro volta allo stadio 8 quando il genitore generalmente era entrato da tempo in regressione.

Si ha dunque la conferma sperimentale che ad un anticipo della regressione di una data generazione, imputabile a condizioni di sofferenza o provocato artificialmente, corrisponde un anticipo della maturazione della generazione successiva, cioè una più breve permanenza allo stadio 8.

D'altra parte, i primi tre esperimenti indicano chiaramente che per tutto il periodo di tempo in cui la 1ª generazione della colonia permane in condizioni di funzionalità, la generazione successiva rimane bloccata allo stadio 8, anche quando sarebbe dovuta passare da tempo allo stadio 9. In un unico caso, e per brevissimo tempo, è stata riscontrata la contemporanea presenza di 2 generazioni sucsive entrambe funzionali, espressa dalla formula 9/9/8/5 (Tabella 1), che appare in certo qual modo paradossale.

Gli esperimenti ripropongono il problema dei rapporti fra le diverse generazioni della colonia anche in un altro senso, quello dell'influenza esercitata sulla generazione adulta dalle altre generazioni coesistenti.

La Tabella 2 riporta le condizioni delle colonie dei vari lotti al momento in cui la 1^a generazione sta per scomparire. Nella serie di controllo il fatto si verifica in un certo numero di casi (colonie del Gruppo A) con qualche anticipo rispetto a quella che può ritenersi la situazione normale (colonie del gruppo B). Il fenomeno si ripete naturalmente con una frequenza ancora maggiore nel 4^o esperimento, in cui la 2^a generazione si è dovuta ricostituire dapprincipio dopo che le gemme erano state asportate allo stadio 8. Nei primi tre esperimenti si verifica meno frequentemente che nei controlli, e non di rado la regressione avviene anzi con un notevole ritardo (colonie del Gruppo C).

TABELLA 2^a - Condizioni delle colonie al momento in cui la prima delle generazioni coesistenti sta per scomparire (fine stadio 11).

	N.º ca	si osser	vati			
	Situazione colonie	Contr.	1º esp.	2° esp.	3° esp.	4º esp
	11 / 3 - 6	_	_			15
A	11/7/1	_	_	_	_	4
A	11 / 8 / 2	2	2	4	_ 	2
	11 / 8 - 9 / 3 - 4	56	12	15	15	6
В	11/8-9/5-6	77	16	12	12	1
	11/8-9/7/1	34	34	32	. 30	-
	11/8/7/1+	_	3	6	1	
C	11/9/8/2-6		10	4	15	_
	11/9/8/7/1	_	2	-	2	_
	TOTALE	169	79	73	75	28
A °/o del totale		34.32	17.72	26.03	20.00	
В	" " "	65.68	63.29	60.27	56.00	
C	" "	_	18.99	13.70	24.00	

Il grafico della Fig. 2, che dà la durata media dello stadio 9 nelle varie generazioni, e nel quale i dati riguardanti i primi tre esperimenti sono stati sommati data la concordanza, indica che nella serie sperimentale la durata dello stadio 9 è molto maggiore che nella 4ª serie di controllo. Cioè il blastozooide adulto, non più pressato dalle generazioni successive, è in grado di sopravvivere per un tempo assai maggiore. Nelle altre 3 serie sperimentali in cui esso è pure stato alleggerito di una parte delle gemme, presenta una sopravvivenza di durata non inferiore o anzi leggermente superiore a quella dei controlli, non ostante che dietro ad esso urgano spesso 3, e talora 4, generazioni.

Complessivamente nelle prime tre serie sperimentali la durata del ciclo vitale di ciascuna generazione appare notevolmente e progressivamente maggiore di quanto si verifica nella serie di controllo, come si osserva nella Fig. 3. Ancora maggiore, ma non comparabile date le modalità dell'esperimento, è la durata del ciclo vitale nella 4^a serie sperimentale.

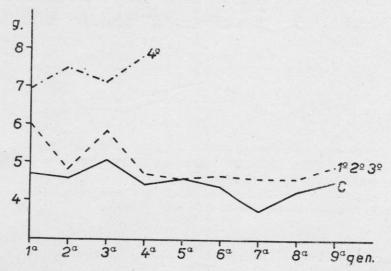


Fig. 2. — Durata media dello stadio 9 nelle colonie della serie di controllo (C) e delle serie sperimentali (1°-4°) nelle varie generazioni.

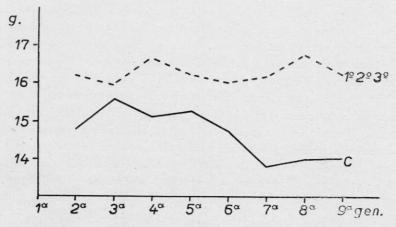


Fig. 3. — Durata media del ciclo vitale degli zooidi nelle colonie della serie di controllo (C) e delle serie sperimentali (1°-3°) nelle varie generazioni.

Per una più dettagliata analisi di questo fatto, viene indicata nella Fig. 4 la durata media complessiva dei primi stadi di sviluppo delle gemme, dal 1° all'8°, nella serie di controllo e nei primi tre esperimenti. In questi ultimi la durata risulta notevolmente maggiore nella 2ª generazione, perchè al suo livello, specialmente nel

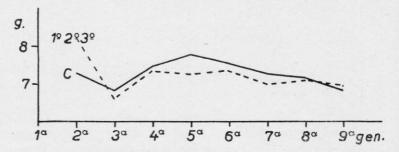


Fig. 4. — Durata media degli stadi dal 1º all'8º nelle colonie della serie di controllo e delle serie sperimentali, nelle varie generazioni.

3º esperimento, dopo l'asportazione di una gemma, l'altra ha dovuto spesso riprendere lo sviluppo da condizioni di atrofia ed ha impiegato così un tempo maggiore del normale per raggiungere lo stadio 8. Non ostante che questo fatto si sia ripetuto in qualche colonia anche nelle altre generazioni, la durata media degli stadi dal 1º all'8º risulta non superiore o anzi leggermente inferiore a quella che si osserva nella serie di controllo. Sembra cioè che, diminuito il numero delle gemme, le gemme superstiti che possono usufruire di una maggiore quantità di nutrimento, come si accrescono maggiormente, così siano in grado di percorrere più rapidamente le prime tappe dell'organogenesi.

In conclusione, gli esperimenti riferiti confermano ed estendono le nostre conoscenze sui poteri di autoregolazione delle colonie dei Botrilli. Quando in condizioni sfavorevoli il carico di gemme diviene insostenibile per gli individui adulti della colonia, essi anticipano la loro regressione, ciò che permette alla colonia di ridurre ad 1 le 2 generazioni di gemme che gravano abitualmente sulla generazione adulta. Diminuendo sperimentalmente il loro carico di gemme, gli zooidi, oltre a dimostrare maggiori capacità blastogenetiche e di accrescimento, sono in grado di durare più a lungo negli ultimi stadi del loro ciclo vitale, che ne risulta complessivamente allungato. Con ciò l'equilibrio interno della colonia, rotto sperimentalmente, tende a ristabilirsi su un piano superiore: nelle colonie il numero di generazioni coesistenti tende a salire da 3 a 4.

BIBLIOGRAFIA

- BERRILL N. J. 1941 The development of the bud in Botryllus. Biol. Bull., 80, 169.
- Sabbadin A. 1955 Osservazioni sullo sviluppo, l'accrescimento e la riproduzione di Botryllus schlosseri (Pallas), in condizioni di laboratorio. Boll. Zool., 22, 243.
 - 1956 a Studio sperimentale della gemmazione in Botryllus schlosseri (Pallas). Rend. Acc. Naz. Lincei, s. VIII, 20, 379.
 - -- 1956b Osservazioni sull'accrescimento delle gemme e degli zooidi di Botryllus schlosseri (Pallas), in condizioni normali e sperimentali. Rend. Acc. Naz. Lincei, s. VIII, 20, 485.
 - 1956c Situs inversus viscerum provocato sperimentalmente in Botryllus schlosseri (Pallas). Rend. Acc. Naz. Lincei, s. VIII, 20, 659.

RIASSUNTO

Giovani colonie di Botryllus schlosseri sono state poste in condizione di portare alla maturitì funzionale un unico zooide per generazione, estirpando una parte delle gemme per più generazioni consecutive, a differenti stadi di sviluppo. Gli esperimenti dimostrano che gli zooidi, alleggerito il loro carico di gemme, presentano un significativo allungamento della durata degli ultimi stadi di sviluppo e perciò del loro ciclo vitale nel suo complesso. Ciò fa sì che nelle colonie possono coesistere per lungo tempo 4 generazioni, in luogo delle 3 abituali, e si può giungere eccezionalmente a 5 generazioni. Questa situazione è l'opposta di quella che si verifica in condizioni ambientali sfavorevoli, in cui il numero delle generazioni si riduce a 2, e illustra uno dei meccanismi per mezzo dei quali le colonie realizzano i loro poteri di autoregolazione.

Gli esperimenti confermano inoltre che ad un anticipo della regressione della generazione adulta corrisponde un'anticipata maturazione della generazione successiva, e d'altra parte dimostrano che gli zooidi, privati delle loro gemme, persistono più a lungo in condizioni di funzionalità. Ciò permette una migliore conoscenza dei rapporti esistenti fra le varie generazioni presenti nella colonia.

SUMMARY

Young colonies of Botryllus schlosseri have been treated in such a way to lead to functional maturity a single zooid per generation. This condition has been attained by cutting out part of the buds throughout many generations, at different stages of development.

Experiments show that the length of the last developmental stages in the zooids, whose number of buds has been reduced, becomes significantly greater; therefore their life cycle as a whole is increased. It follows that 4 generations may coexist for a long time in the colonies. Exceptionally 5 generations may be reached. This situation is the opposite of the one occurring when the environmental conditions are unfavourable; when this is the case the number of generations is reduced to two. Thus one of the mechanisms by which the colonies perform their self regulation powers is made clear.

Besides, such experiments confirm that when in the colonies the adult generation undergoes dissolution in advance, the maturity of the following generation is also reached in advance. On the other hand the zooids, when their buds have been excised, remain for a longer time in a functional state. These results throw some light on the relationships existing between the different generations in the colonies.