

Istituto di Zoologia, Università di Firenze (Italia) (Dir.: Prof. L. PARDI)

RICERCHE SULL'ORIENTAMENTO ASTRONOMICOM
DI ANFIPODI LITORALI DELLA ZONA EQUATORIALE
I. L'ORIENTAMENTO SOLARE IN UNA POPOLAZIONE SOMALA
DI *TALORCHESTIA MARTENSII* WEBER

Di

A. ERCOLINI

Con 13 figure nel testo

(Ricevuto il 24 Maggio 1964)

Sommario	Pagina
A. Introduzione	138
B. Materiale e Metodi	139
C. Risultati	141
I. L'orientamento solare prima e dopo l'equinozio in animali appena raccolti o dopo breve cattività	141
II. L'orientamento solare prima e dopo l'equinozio degli animali tenuti in cattività, a luce alternata con l'oscurità	148
III. L'orientamento prima e dopo l'equinozio degli animali tenuti in cattività in oscurità costante	151
IV. L'orientamento degli individui nati ed allevati in cattività allorchè vengono esposti per la prima volta al sole	154
V. Esperienza zenitale	156
D. Discussione	162
Summary	167
Zusammenfassung	169
Bibliografia	171

A. Introduzione

Fra le questioni che lo studio dell'orientamento astronomico solare di Artropodi riparii ha lasciato aperte all'indagine, non ultima — ai fini di una più estesa conoscenza del fenomeno — è quella dell'orientamento in specie e popolazioni di zone circumequatoriali. L'interesse di esperienze in questo senso sta innanzitutto nel fatto che le popolazioni di tali zone si trovano di fronte ad un moto solare apparente con direzione oraria in un dato periodo dell'anno, antioraria nell'altro. D'altra parte, esse assistono due volte all'anno al passaggio del sole allo zenith; cioè, due volte all'anno, il sole non fornisce loro alcuna indicazione direzionale.

Il presente lavoro¹ è stato compiuto allo scopo di portare un contributo alla soluzione dei singoli problemi seguenti.

¹ La presente ricerca è stata compiuta soprattutto grazie all'aiuto finanziario dell'Aeronautica degli Stati Uniti, tramite The European Office, Office of Aerospace Research (Grant No AF—EOAR 62-100) e, in parte, con il contributo del Consiglio Nazionale delle Ricerche.

Si trattava di stabilire — innanzitutto — se in Anfipodi litorali adulti di una popolazione circumequatoriale esiste una costante capacità di orientamento solare, nonostante le particolari condizioni astronomiche locali. Poichè in caso affermativo sarebbe stata dimostrata, implicitamente, la possibilità di compensazione tanto oraria che antioraria del moto solare apparente, era opportuno controllare se, animali introdotti in cattività prima dell'equinozio, fossero capaci di passare dall'una all'altra modalità di compensazione anche senza assistere giorno per giorno al graduale avvicinarsi del sole allo zenith e quindi al passaggio zenitale.

In secondo luogo, era necessario studiare il comportamento degli animali allorchè il sole, trovandosi allo zenith, non dà loro alcuna indicazione azimutale. Si trattava di vedere se — in queste condizioni — gli anfipodi fossero disorientati o se potessero, invece, valersi di qualche sistema vicariante. E, nel caso di un disorientamento durante il passaggio allo zenith, era di un certo interesse riuscire a conoscere la distanza angolare minima del sole dallo zenith che permette un orientamento, cioè sufficiente a dare una indicazione di azimut. Infine, la nostra indagine tendeva a stabilire se anche in una popolazione equatoriale, nonostante le particolari condizioni celesti, esiste una tendenza direzionale innata. Allevando sin dalla nascita in condizioni artificiali di alternanza luce-buio individui provenienti da genitori appartenenti ad una popolazione intertropicale, sapranno essi — posti per la prima volta al sole — trovare la direzione del mare dei loro genitori, così come, secondo i risultati di PARDI, ERCOLINI, MARCHIONNI e NICOLA (1957/58), PARDI (1960), MARCHIONNI (1962), fanno individui simili di popolazioni abitanti al di là dei tropici?

B. Materiale e metodi

La specie studiata è *Talorchestia martensii* WEBER¹. Le esperienze sono state compiute con animali di una popolazione rinvenuta sulla spiaggia di Mogadiscio (Repubblica Somala), in cui vivono in grande numero questi Anfipodi litorali. La località di raccolta, per i vari lotti usati, presenta una Latitudine Nord, $\varphi = 2^{\circ} 02'$, ed una Longitudine Est, $\lambda = 45^{\circ} 21'$. La direzione della linea di riva si presenta praticamente costante per un lunghissimo tratto di costa e con andamento da Nord-Est verso Sud-Ovest. La perpendicolare alla riva nel luogo di raccolta ha, rispetto al Nord, un azimut di circa 154° , e tale deve quindi considerarsi la direzione teorica di fuga (DTF) della popolazione di Mogadiscio. La spiaggia, costituita da sabbia piuttosto fine, viene completamente sommersa dall'alta marea ad intervalli regolari, e rimane scoperta per una estensione di parecchie decine di metri durante i periodi di bassa marea. *Talorchestia martensii* vive in una fascia sabbiosa che segna il limite delle maree vive, ed abbonda particolarmente fra i detriti vegetali quivi accumulatisi. Era sufficiente talora raccogliere una

¹ Debbo la determinazione al Prof. SANDRO RUFFO, del Museo Civico di Storia Naturale di Verona, al quale rivolgo qui i più vivi ringraziamenti.

certa quantità di tali detriti e scuoterli entro i secchi di raccolta per poter catturare, in poco più di mezz'ora, centinaia di esemplari, il cui smistamento in lotti costituiti esclusivamente da individui adulti o da soggetti di medie e piccole dimensioni, veniva in seguito compiuto in un laboratorio approntato nella residenza in città.

Gli animali furono mantenuti in cattività in secchi di plastica translucida con sabbia umida proveniente dalla loro spiaggia e via via inumidita con acqua di mare. Furono alimentati con abbondanza di alghe e frutta fresca. I piccoli furono separati dagli adulti a mano a mano che comparivano nei contenitori.

Alcuni lotti di adulti raccolti sulla spiaggia, e i piccoli che ne nacquero, furono tenuti a ritmo artificiale luce-buio normalmente alternato, in coincidenza con l'alba e il tramonto locali, in una grande terrazza coperta e ben aereata, tutt'attorno chiusa da una fitta graticciata di legno. Altri lotti di adulti, raccolti sulla spiaggia, furono tenuti a buio costante, in una camera appositamente approntata: questi animali, avendo a disposizione uno spesso strato di detriti, furono lasciati praticamente a se stessi per più di un mese; solo saltuariamente, ed in oscurità assoluta, si provvide a inumidire i detriti. Nel periodo degli esperimenti i prelievi furono fatti con l'aiuto di una lampada schermata più volte con carta rossa trasparente.

I saggi con individui singoli furono compiuti a circa 50—100 m dalla battigia, in una zona dove il paesaggio era uniforme e la spiaggia non presentava alcuna pendenza verso qualsiasi direzione dell'orizzonte. Fu approntata una arena circolare del diametro di cinque metri circa, il più possibilmente liscia, delimitata da una scarpata di sabbia alta circa un palmo. Ogni animale, liberato al centro dell'arena, veniva seguito nella sua reazione di fuga, segnando sulla sabbia, con una lunga e sottile bacchetta, la traccia percorsa. Sopra un quaderno veniva riportato uno schizzo dell'andamento di ciascun saggio, corredato dei dati essenziali per una successiva valutazione. Durante questi saggi, la posizione degli osservatori, rispetto alla superficie circolare, veniva cambiata ogni volta.

Le esperienze massive (con 7—10 individui per volta) furono compiute sia sulla spiaggia di Mogadiscio sia — soprattutto — sul terrazzo dell'abitazione in città (alla distanza di circa km. 1,5 dal mare, in linea d'aria) adoperando il solito metodo della campana di vetro (PARDI e PAPI, 1953).

I saggi al sole con animali adulti venivano eseguiti in cinque diversi momenti, nel corso del giorno: alle 8 (esperienze mattutine), alle 10 (esperienze antimeridiane), alle 12 (esperienze meridiane), alle 14 (esperienze pomeridiane), alle 16 (esperienze serali). Per i piccoli nati in cattività si è ritenuto sufficiente eseguire solo i saggi mattutini, meridiani e serali. Le posizioni vennero generalmente registrate sino alla morte di tutti gli individui¹. Durante le esperienze «zenitali» — occasionalmente, anche in quelle meridiane — fu necessario schermare con un disco di carta translucida la piastra trasparente, divisa in settori, che sorreggeva la campana di vetro, onde permettere allo sperimentatore, sia la osservazione diretta degli animali senza essere abbagliato dai raggi solari riflessi dallo specchio, come la comoda realizzazione di riprese cinematografiche per fotogrammi singoli, o — infine — l'uso contemporaneo dei due metodi di registrazione. Durante i saggi zenitali (ma talora anche in altri) vennero prese, ad intervalli regolari, fotografie della calotta celeste, con l'ausilio di una macchina fotografica Nikon munita di speciale obiettivo «eye-fish».

Vengono riportati i risultati di saggi di orientamento solare, di cui 49 con individui singoli, e 227 con piccoli gruppi di 7—10 animali, per un totale di 113.477 registrazioni di posizione, non incluse le riprese fotografiche e cinematografiche.

¹ Vedasi a «Esperienza zenitale» come si è operato in questo caso particolare.

Ogni diagramma circolare si riferisce ad un gruppo di esperimenti (mattutini, meridiani etc.). Un diagramma riassuntivo riporta le distribuzioni ottenute cumulando tutti gli esperimenti fatti alle varie ore del giorno. Nel cerchio centrale sono indicati:

- il numero delle registrazioni di posizione del gruppo;
- l'OR, quale indice inverso della dispersione¹.

Il poligono tratteggiato riporta, per ciascuno dei sedici settori, la frequenza percentuale delle registrazioni di posizione.

Nella zona coronale del diagramma, poi, al fine di dare un'idea più compiuta della variabilità entro ciascun gruppo di esperimenti, senza tuttavia riprodurre tutte le distribuzioni ottenute, sono riportate le risultanti dei saggi singoli. Se la distribuzione del saggio singolo era unimodale, la unica risultante è rappresentata con un cerchietto e con un segmento eguale alla larghezza dell'intera corona (= 100%). Se, per contro, la distribuzione era nettamente bimodale o trimodale, sono state calcolate le *risultanti parziali* relative ad ogni moda e, nel diagramma, sono state rappresentate con mezzo cerchietto e con un segmento di lunghezza proporzionale al numero percentuale di registrazioni su cui si basano. Le risultanti parziali pertinenti al medesimo saggio sono contrassegnate dal medesimo segno.

Al di fuori del cerchio grande, infine, sono indicate:

- la direzione teorica di fuga (DTF = freccia bianca);
- l'arco di orizzonte compreso fra 109° e 199° di azimut ($DTF \pm 45^\circ$)²;
- la risultante per ogni gruppo (FR = freccia nera);
- l'azimut medio del sole per ogni gruppo (circoletto). Poichè in certe ore del giorno l'azimut solare varia molto rapidamente in zona equatoriale, è indicato anche il campo di variazione, con due frecce che ne segnano i limiti, salvo che nei casi in cui la variazione è minore di 4° (cioè dell'angolo sotteso dal diametro del circoletto che rappresenta il sole).

I diagrammi F (D, per i nati in cattività) riportano gli stessi dati cumulativamente per tutti gli esperimenti (mattutini + antimeridiani + meridiani + pomeridiani + serali) con animali della stessa categoria: in questi diagrammi le risultanti parziali del medesimo saggio non portano segni corrispondenti.

C. Risultati

I. L'orientamento solare prima e dopo l'equinozio in animali appena raccolti o dopo breve cattività

Allo scopo di ottenere una nozione dell'orientamento in condizioni che siano, possibilmente, più vicine a quelle naturali, ed allo scopo di escludere un eventuale effetto della cattività prolungata, sono stati fatti 49 saggi con individui singoli appena raccolti, e 86 esperimenti massivi pure con animali raccolti in giornata o in cattività da 1—2, al massimo 4 giorni.

Le due serie di saggi (individui singoli appena raccolti, individui in gruppo dopo breve cattività) coincidono perfettamente nei risultati. Vediamo innanzitutto i risultati degli esperimenti massivi.

¹ Per il calcolo delle risultanti e dell'OR, vedasi PARDI e PAPI 1953, pag. 463.

² Si può ragionevolmente ritenere che le risultanti che cadono entro questo arco di orizzonte abbiano ancora una buona efficacia ecologica.

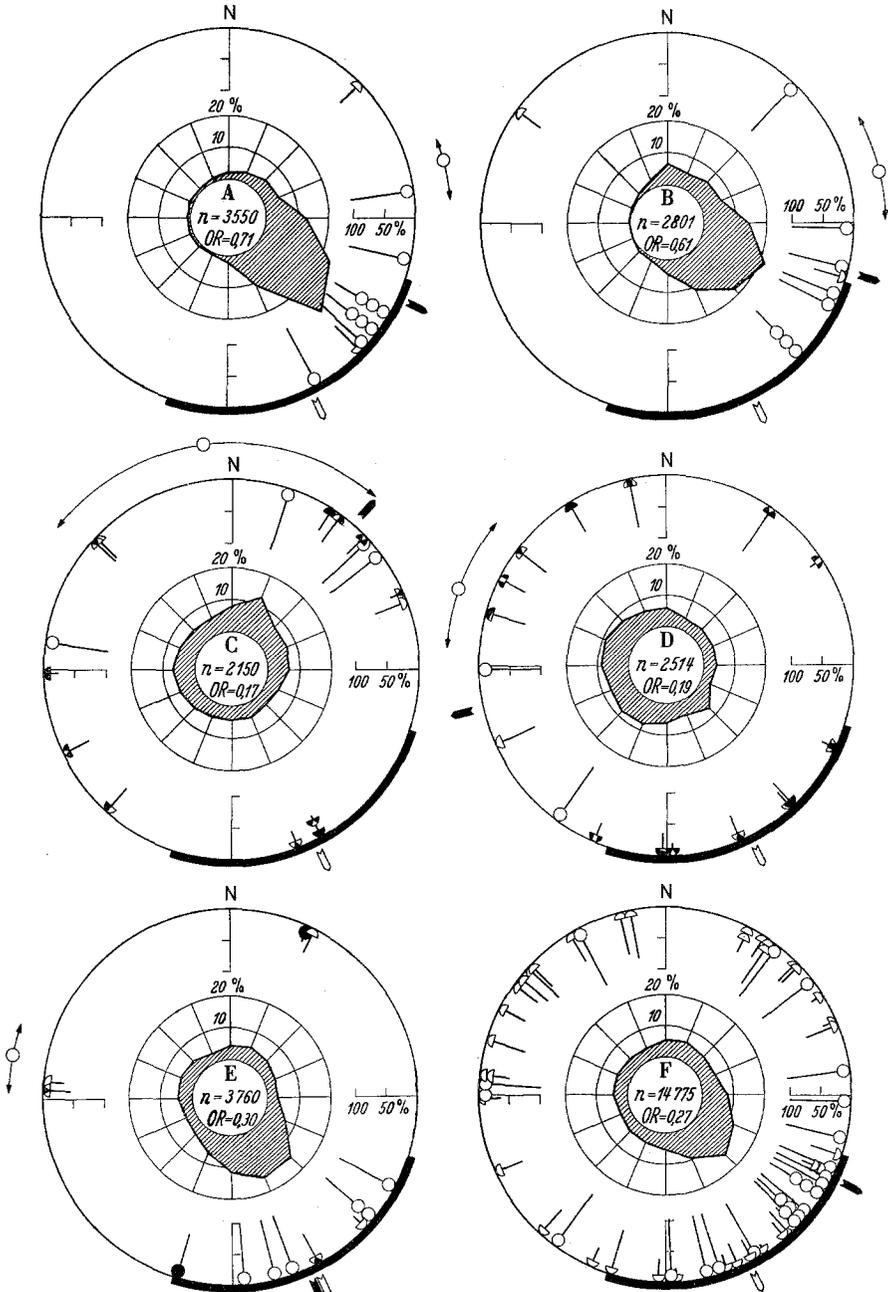


Fig. 1. *Talorchestia martensii* WEBER. Popolazione di Mogadiscio. Orientamento astronomico solare in animali appena raccolti o dopo breve cattività. Serie antioraria (saggi eseguiti prima dell'equinozio). A: saggi mattutini; B: saggi antimeridiani; C: saggi meridiani; D: saggi pomeridiani; E: saggi serali; F: totali. Sui diagrammi sono riportate:

a) **Esperimenti di massa** (figg. 1 e 2). Il risultato più interessante riguarda la differenza nell'orientamento fra le due serie di saggi compiute durante la culminazione a Nord (prima del passaggio allo zenith; fig. 1 A—F: 47 esperimenti, dal 30-VII al 14-IX) e durante la culminazione a Sud (dopo il passaggio allo zenith; fig. 2 A—F: 39 esperimenti, dal 25-IX al 7-X), che denomineremo spesso, per brevità, d'ora in avanti, serie antioraria e serie oraria.

Tale diversità risulta innanzitutto dal confronto fra le distribuzioni globali per tutto il giorno (fig. 1 F e fig. 2 F). Mentre nella serie oraria (fig. 2 F) la distribuzione ottenuta è praticamente unimodale, con $FR = 159^\circ$ a soli 5° dalla $DTF = 154^\circ$ ed una dispersione relativamente modesta ($OR = 0,60$), la distribuzione delle registrazioni della serie antioraria è assai nettamente trimodale, con una dispersione ovviamente molto più alta ($OR = 0,27$), mentre il divario fra $FR (= 116^\circ)$ e DTF è molto superiore (38°). Il confronto dei grafici ora per ora, ci rivela che il peggior orientamento globale durante i saggi antiorari è dovuto soprattutto a perturbazioni che, pur presenti in ogni ora del giorno, appaiono tanto più intense e manifeste per quanto più l'azimut del sole è lontano dai valori dell'alba e del tramonto (cioè, praticamente, di Est e di Ovest).

L'orientamento mattutino (11 esperimenti antiorari, 5 orari) è infatti assai ben corrispondente nelle due serie di saggi: gli animali si dirigono prevalentemente nella direzione corretta, deviando alquanto dalla parte del sole. Questa «deviazione fototattica» si verifica, come è noto, regolarmente, anche nei Talitridi delle nostre latitudini, secondo una documentazione ormai molto estesa (PARDI e Coll., 1957; PARDI, 1960; ERCOLINI, 1963). E' opportuno osservare, però:

1. che nei saggi della serie antioraria la $FR (= 117^\circ)$ è più distante dalla $DTF = 154^\circ$, che in quelli della serie oraria ($FR = 131^\circ$): ciò può esser posto in rapporto con la diversa posizione azimutale media del sole (75° nella prima, 95° nella seconda serie di saggi). Considerando l'angolo d'orientamento globale, quello della serie antioraria ($+42^\circ$) può considerarsi corrispondente a quello ($+36^\circ$) della serie oraria.

2. La dispersione maggiore nella prima serie, però, indicata dall' OR (rispettivamente $= 0,71$ e $0,80$) insieme con un più cospicuo accumulo di registrazioni in direzione opposta alla prevalente, sembra attestare che anche a quest'ora esiste un rendimento degli animali già lievemente peggiore durante il periodo della culminazione a Nord.

le frequenze percentuali osservate cumulativamente per ciascun settore; la posizione delle risultanti, uniche o parziali, osservate nei singoli saggi, della risultante globale di fuga (freccia nera) e della direzione teorica di fuga (freccia bianca); la parte di orizzonte di ampiezza 90° e simmetrica rispetto alla direzione teorica di fuga; la variazione dell'azimut solare ed il suo valore medio; il numero delle registrazioni di posizione degli animali e, infine, la grandezza del vettore risultante (OR)

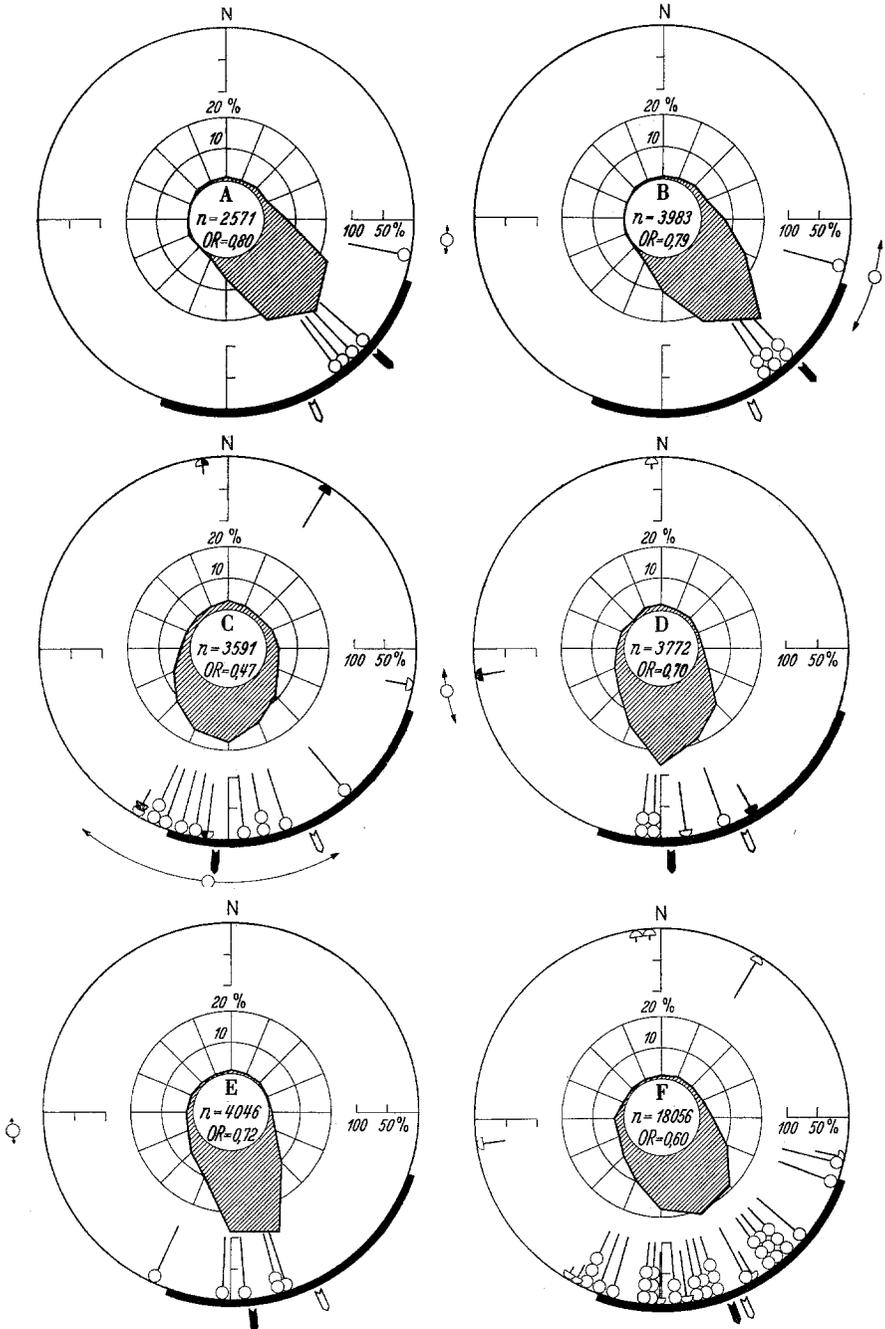


Fig. 2. *Talorchestia martensii* WEBER. Popolazione di Mogadiscio. Orientamento astronomico solare in animali appena raccolti o dopo breve cattività. Serie oraria (saggi eseguiti dopo l'equinozio). A: saggi mattutini; B: saggi antimeridiani; C: saggi meridiani; D: saggi pomeridiani; E: saggi serali; F: totali. Altre spiegazioni, come alla fig. 1

La differenza di comportamento si accentua indubbiamente nei *saggi antimeridiani* (fig. 1 B e 2 B: 9 esperimenti antiorari e 7 orari). Mentre nella serie oraria la distribuzione è nettamente unimodale, un accenno alla bimodalità appare nella serie antioraria, con un gruppo minore di registrazioni (14%) press'a poco opposte a quelle che costituiscono la maggioranza (86%) e che attestano ancora una tendenza corretta. Gli OR delle due serie (rispettivamente 0,61 e 0,71) indicano ancora una maggior dispersione nella serie antioraria, e il divario fra FR (= 114°) e DTF, in quest'ultima è aumentato, mentre è diminuito nella serie oraria (FR = 136°). Gli angoli di orientamento (rispettivamente + 36° e + 31°) sono tuttavia ancora assai vicini.

Massima appare la diversità di comportamento fra le due serie nei *saggi meridiani* (fig. 1 C e 2 C: 9 esperimenti antiorari e 14 orari). Con il sole a Sud, l'orientamento è ancora buono benchè un po' peggiore di quello mattutino ed antimeridiano (OR = 0,47): la FR = 183° è deviata, come è da attendersi, sulla destra della DTF, dalla parte del sole, con un angolo di -2°. Nella serie antioraria, con sole a Nord, la distribuzione è fortemente dispersa: indubbiamente, se, nelle condizioni naturali, si avesse un orientamento (o un disorientamento!) della stessa natura, non avrebbe che una ben scarsa efficacia biologica. La dispersione è infatti altissima (OR = 0,17) e la FR, se ne calcoliamo una sola per tutto il poligono, è rivolta sui 4° quasi verso il sole, con un angolo di +11°. Un esame più avveduto che tiene conto, peraltro, anche dei quasi coincidenti risultati ottenuti in altre serie sperimentali (cfr. paragrafi B, C e D), permette tuttavia di distinguere due gruppi di registrazioni, il primo di maggioranza (63%) cui corrisponde una FR parziale di 58°, con un angolo positivo di +65° (sole sulla sinistra), l'altro, quasi opposto con una FR parziale di 258°, cui corrisponde un angolo negativo di -95° (sole sulla destra). Si veda, comunque, come stavolta gli angoli di orientamento (globale o parziale) siano profondamente diversi rispetto a quelli della serie oraria, negli stessi saggi meridiani.

Negli *esperimenti pomeridiani* (fig. 1 D e 2 D: 9 esperimenti antiorari e 7 orari): come al solito, durante la culminazione a Sud l'orientamento è del tutto soddisfacente, con la consueta deviazione fototattica della FR = 174° (angolo -82°) dalla parte del sole ed una dispersione nuovamente piccola (OR = 0,70). Al contrario, nella serie antioraria, la situazione è ancora molto confusa: fortissima deviazione della FR globale (= 261°), che ora, però, fa un angolo negativo con il sole, e amplissima dispersione (OR = 0,19): diremmo quasi completo disorientamento. Tuttavia, considerando la netta tendenza alla bimodalità che appare in varie distribuzioni in questa ed in altre serie soprattutto dai saggi meridiani in poi (Vedi fig. 1 C, E; fig. 4, C, D, E; fig. 5 E), non appare del tutto arbitrario distinguere anche qui due gruppi di registrazioni, uno di minoranza (40% delle registrazioni), corrispondente ad una FR parziale

di 185° (con angolo -105°) ed uno maggioritario (60% delle registrazioni), a cui corrisponde una FR parziale di 340° (con angolo $+50^{\circ}$).

Nei saggi serali della serie antioraria (9 esperimenti), la situazione è nettamente migliorata rispetto ai pomeridiani, cosicchè può dirsi quasi ristabilito il buon orientamento della mattina: la FR globale ($= 155^{\circ}$) con un angolo di -127° , coincide quasi con la DTF. Permane una dispersione assai alta ($OR = 0,30$) per la presenza di registrazioni che si accumulano in direzione opposta a quella attesa, cosicchè anche qui calcolando due FR parziali otteniamo una prima FR con 65% delle registrazioni su 157° (angolo -125°), mentre l'altra FR parziale (con 35% delle registrazioni) cade su 347° . L'orientamento nei saggi serali della serie oraria (6 esperimenti) è buono, cioè presenta unicamente la consueta deviazione della FR verso il sole ($FR = 174^{\circ}$, $OR = 0,72$; angolo -91°).

b) Esperimenti con individui singoli (fig. 3). I saggi con individui singoli rilasciati sulla spiaggia furono tutti compiuti (secondo il metodo descritto a pag. 140), nei giorni della culminazione a Nord, dal 27 al 30-VIII-1962, in tre periodi del giorno: fra le $8^h 18^m$ e le $10^h 25^m$ (mattutini + antimeridiani), fra le $11^h 40^m$ e le $12^h 16^m$ (meridiani), fra le $17^h 36^m$ e le $17^h 55^m$ (serali). Per un confronto coi risultati degli esperimenti massivi della serie antioraria, si vedano le figg. 3 A—E, in cui è riportata la suddivisione della arena di sperimentazione in otto settori, la direzione del mare (DTF), l'azimuth solare medio e le traiettorie percorse dagli animali.

E' evidente che anche in questi saggi i risultati migliori si hanno al mattino e alla sera, i peggiori a mezzodì. Mentre nei saggi mattutini e serali le traiettorie sono in massima parte quasi «rettilinee», molto tortuose e confuse sono quelle dei saggi meridiani. Al mattino si ha una evidente deviazione fototattica di quasi tutte le tracce sulla sinistra della DTF, ma la deviazione dalla DTF è indubbiamente massima a mezzogiorno e nello stesso senso osservato nei saggi massivi. Inoltre a mezzogiorno la fuga con cui quasi tutti gli animali escono dall'arena è molto fortemente deviata sulla sinistra della DTF verso il sole, esattamente come nei saggi massivi. Peraltro la misura della deviazione in questi esperimenti con individui singoli sembra inferiore a quella osservata nei saggi in gruppo: se si prende come azimuth della fuga di ogni animale quello di fuoriuscita dal cerchio otteniamo per i 18 saggi meridiani, una FR media $= 98^{\circ}$ con un angolo positivo di quasi $+102^{\circ}$. Nelle esperienze massive con individui appena raccolti, la FR parziale ($= 58^{\circ}$), corrispondente alla maggioranza delle registrazioni faceva con il sole un angolo alquanto inferiore ($+65^{\circ}$).

Comunque questi esperimenti dimostrano *ad abundantiam* che i disturbi dell'orientamento astronomico durante la culminazione a Nord,

sono presenti anche in condizioni molto simili a quelle naturali e che, al massimo, le condizioni particolari dell'esperimento massivo nella campana possono essere la causa di una loro (relativamente modesta)

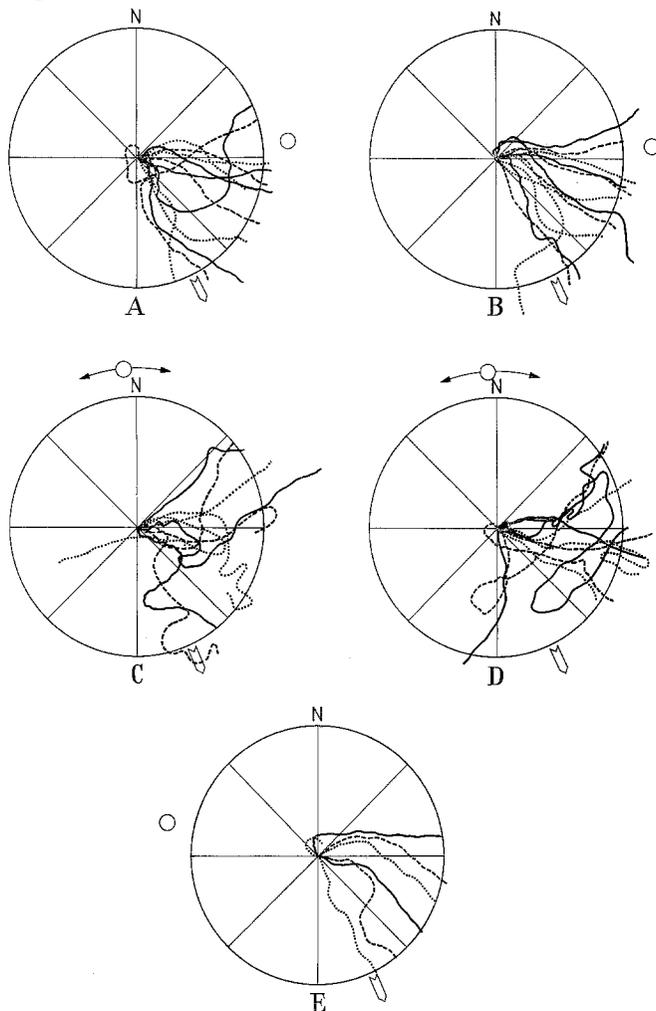


Fig. 3. *Talorchestia martensii* WEBER. Popolazione di Mogadiscio. Orientamento astronomico solare in animali appena raccolti. Saggi con individui singoli, eseguiti prima dell'equinozio. A—B: saggi mattutini; C—D: saggi meridiani; E: saggi serali. Vengono riportate: la direzione del mare (freccia bianca); le tracce di fuga osservate per ciascun saggio; l'azimuth solare medio

accentuazione. Si noti anche come tanto la deviazione «fototattica» antimeridiana quanto la più forte deviazione meridiana, o l'incerto orientamento di quest'ora si presentano in *quasi* tutti gli animali saggiati: è chiaro perciò che le deviazioni o le perturbazioni sistematicamente

osservate nei saggi massivi sono l'espressione di una tendenza presente nella grande maggioranza della popolazione e non sono dovute al comportamento aberrante di pochi individui. E' da osservare infine che la mancanza, in questi saggi, di una deviazione serale verso il sole corrisponde per l'appunto ad un consimile comportamento della maggioranza anche negli stessi saggi di massa (cfr. fig. 1E).

II. L'orientamento solare prima e dopo l'equinozio degli animali tenuti in cattività a luce alternata con l'oscurità (figg. 4 e 5)

Partendo dalla ipotesi che gli animali fossero capaci di orientarsi astronomicamente col sole tanto durante i mesi di culminazione a Nord che dopo, uno dei compiti che ci eravamo fin dall'inizio prefissi, era quello di stabilire se individui tenuti in cattività da un periodo anteriore al passaggio del sole allo zenith, fossero capaci di mantenere l'orientamento anche dopo la culminazione zenitale e ciò senza vedere il sole dall'inizio della loro prigionia.

Ma, un presupposto necessario per un simile esperimento era la conoscenza dell'effetto della cattività sulla accuratezza dell'orientamento della nostra specie e della nostra popolazione: ho dimostrato infatti, in altro lavoro (ERCOLINI, 1963) su *Talitrus saltator* del Mediterraneo che, in popolazioni con diversa DTF, l'orientamento decade con differente velocità e differente intensità.

Perciò fin dall'inizio del soggiorno in Somalia (fine di Luglio) furono istituiti estesi allevamenti a luce normalmente alternata con l'oscurità (cfr. pag. 140), dai quali ad intervalli regolari furono prelevati gruppi di individui (sempre nuovi), che per controllo, di solito vennero saggiate contemporaneamente a quelli appena raccolti.

Si raccolse in tal modo una serie molto estesa di dati sull'orientamento di individui dopo prigionia variabile da un minimo di una settimana ad un massimo di sei settimane. In un primo tempo i dati raccolti prima dell'equinozio, furono cumulati separatamente per le tre prime e le tre seconde settimane di prigionia, ma poichè le differenze fra i due periodi erano assolutamente irrilevanti, ho preferito per economia di spazio riportare nelle figg. 4—5 soltanto le cumulazioni ottenute tenendo separati i dati relativi ad animali «cattivi» da più di una settimana sperimentati nella fase antioraria (nel periodo prima dell'equinozio: 60 esperimenti dal 30-VII al 18-IX) e quelli della fase oraria (dopo l'equinozio: 30 esperimenti dal 22-IX al 7-X).

Un confronto della fig. 1 con la 4 (serie antiorarie) e della 2 con la 5 (serie orarie) come d'altronde il confronto fra le fig. 4 e 5, dimostra la quasi perfetta coincidenza dei risultati: anche per questi «cattivi» l'orientamento in fase antioraria è buono al mattino ed alla sera ed è tanto più fortemente disturbato per quanto più ci si avvicina al mezzogiorno. L'orientamento nella fase oraria può dirsi invece costantemente

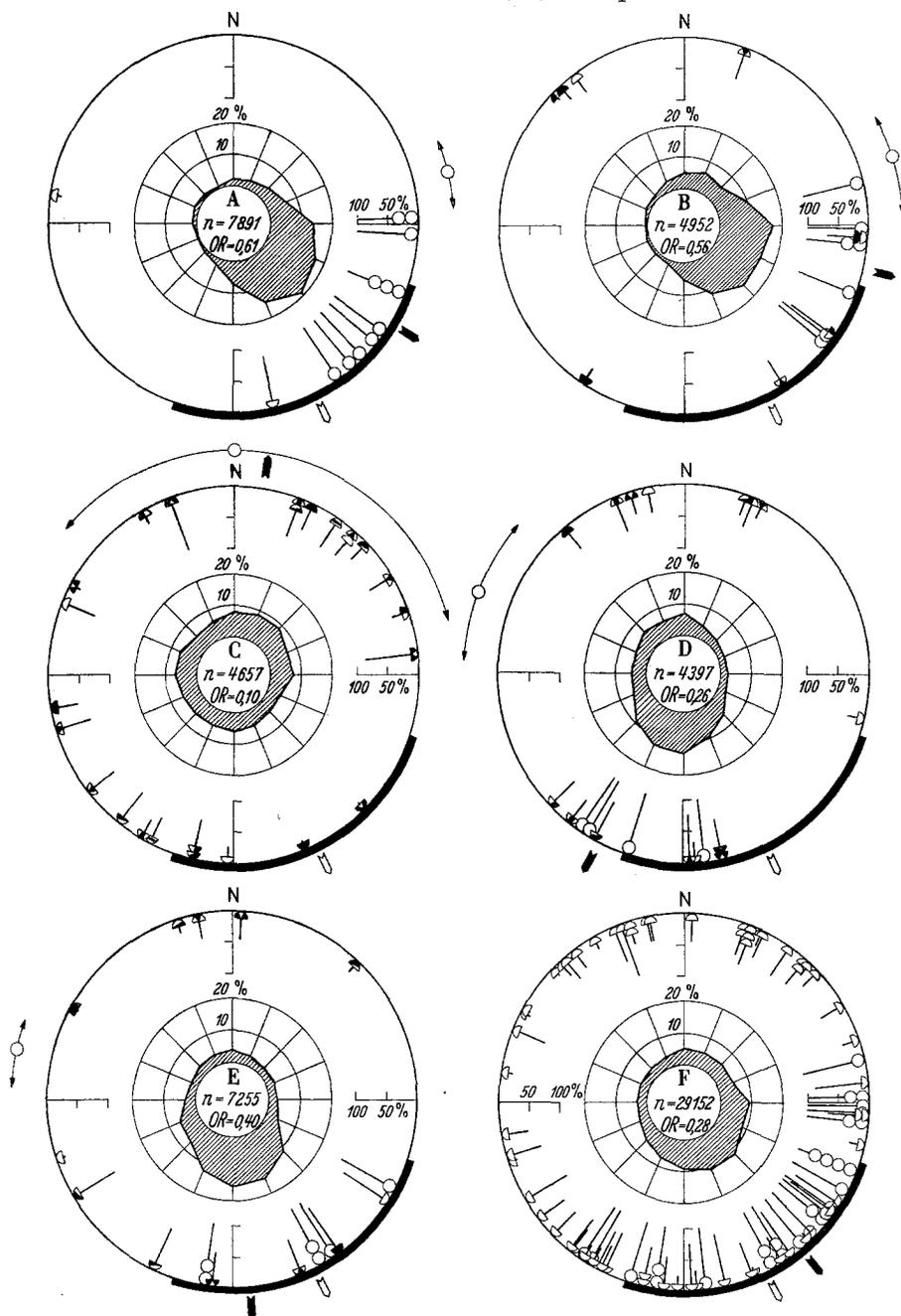


Fig. 4. *Talorchestia martensii* WEBER. Popolazione di Mogadiscio. Orientamento astronomico solare in animali tenuti in cattività a ritmo nicti-emerale artificiale normalmente alternato. Serie antioraria: saggi eseguiti prima dell'equinozio. A: saggi mattutini; B: saggi antimeridiani; C: saggi meridiani; D: saggi pomeridiani; E: saggi serali; F: totali. Altre spiegazioni, come alla fig. 1

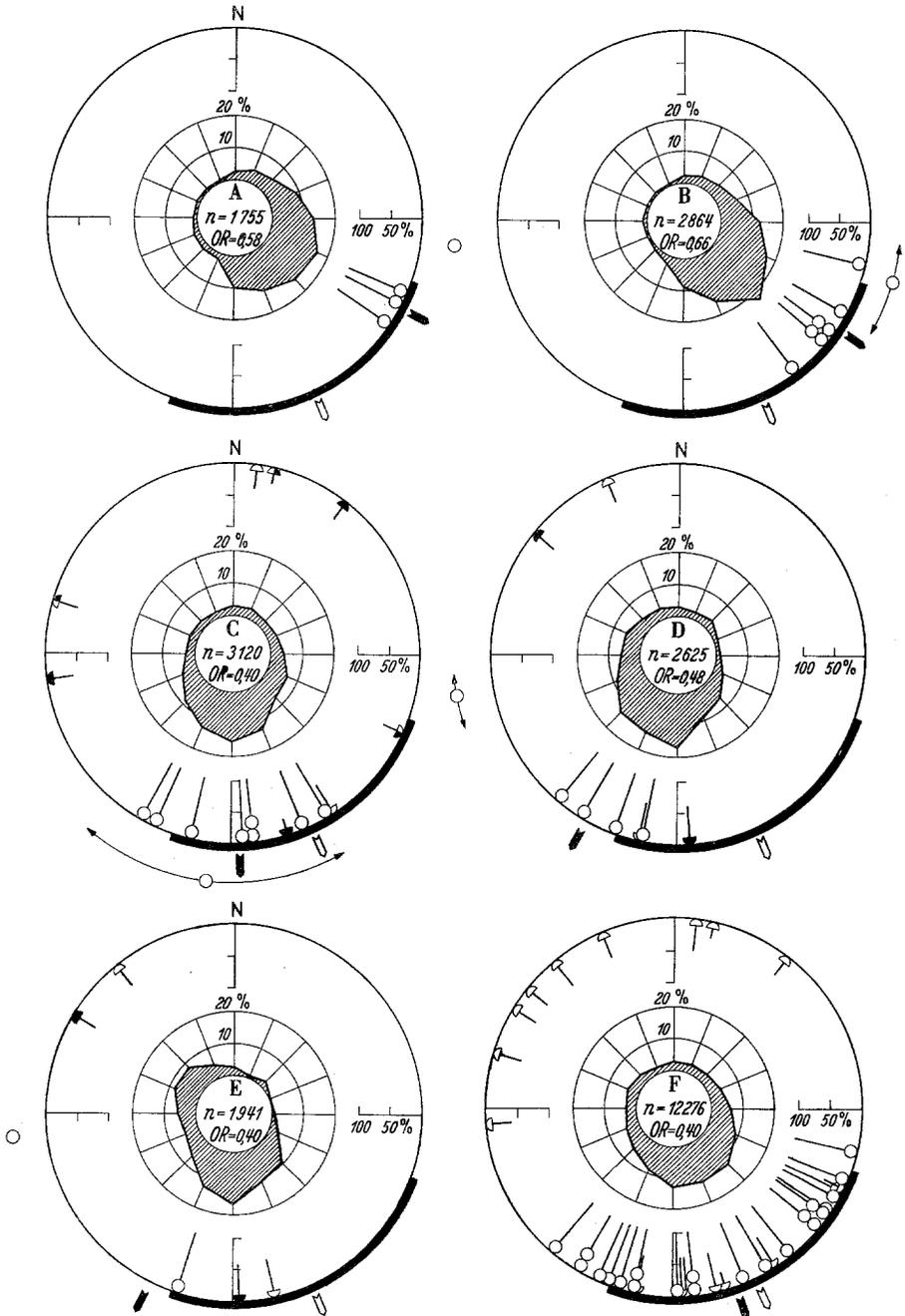


Fig. 5. *Talorchestia martensii* WEBER. Popolazione di Mogadiscio. Orientamento astronomico solare in animali tenuti in cattività a ritmo nicti-emerale artificiale normalmente alternato. Serie oraria: saggi eseguiti dopo l'equinozio. A: saggi mattutini; B: saggi antimeridiani; C: saggi meridiani; D: saggi pomeridiani; E: saggi serali; F: totali. Altre spiegazioni, come alla fig. 1

corretto, per tutta la durata del giorno. E' inutile procedere qui ad una enumerazione di coincidenze, che non interessa soltanto la posizione delle FR globali ora per ora, l'andamento della dispersione, che è sempre massima a mezzogiorno, ma anche certi significativi dettagli. Ad es. in ambedue le serie antiorarie, mentre le distribuzioni mattutine ed anti-meridiane (se si prescinde dal notato accenno alla bimodalità della fig. 1 B) possono considerarsi praticamente unimodali, una netta bimodalità o plurimodalità s'instaura a mezzogiorno. Le due distribuzioni meridiane sono praticamente bimodali con FR parziali assai ben corrispondenti se non coincidenti. Differenze degne di nota, sono l'orientamento assai peggiore degli animali appena raccolti nei saggi pomeridiani, di cui non saprei dare una spiegazione plausibile, e la dispersione generalmente maggiore nei saggi con i «*captivi*» che è, per contro, come sappiamo anche dai dati sui Talitri mediterranei, conseguenza normale della cattività.

Anche le due serie orarie coincidono generalmente molto bene fra loro: si constata soltanto una maggior dispersione degli animali tenuti in cattività e, spesso, una maggiore deviazione fototattica delle risultanti globali verso il sole. Ma l'interesse della riproduzione di questi dati non sta tanto nelle coincidenze or ora sottolineate, quanto nella constatazione che il passaggio dal comportamento caratteristico della fase antioraria, più o meno perturbato soprattutto nelle ore meridiane, a quello della fase oraria, costantemente corretto, interviene anche per gli animali che, essendo in cattività, non hanno più visto il sole e quindi non hanno assistito in natura al graduale mutamento della situazione astronomica. I *captivi* sperimentati dopo l'equinozio, provengono tutti da una raccolta fatta il 4-IX, quattordici giorni prima del passaggio allo zenith, ed essendo stati sperimentati a partire dal 22-IX (quattro giorni dopo il passaggio allo zenith) fino al 7 Ottobre, erano difatti in prigionia da un numero di giorni variabile fra 18 e 33. Questo dato, insieme a quelli relativi al comportamento dei *captivi* in oscurità e dei piccoli nati in cattività, pone il problema assai interessante del meccanismo e dei fattori che informano gli animali circa le mutate condizioni astronomiche.

III. L'orientamento prima e dopo l'equinozio degli animali tenuti in cattività in oscurità costante (figg. 6 e 7)

Il 5 Agosto iniziammo un esteso allevamento di animali in condizioni di oscurità costante, allo scopo di verificare se il passaggio dall'orientamento antiorario (che allora ritenemmo dover essere del tutto corretto) a quello orario, potesse avvenire anche in tali condizioni.

Questi animali furono lasciati praticamente a se stessi, per più di un mese, e furono saggiati al sole una sola volta prima dell'equinozio, il 13 Settembre.

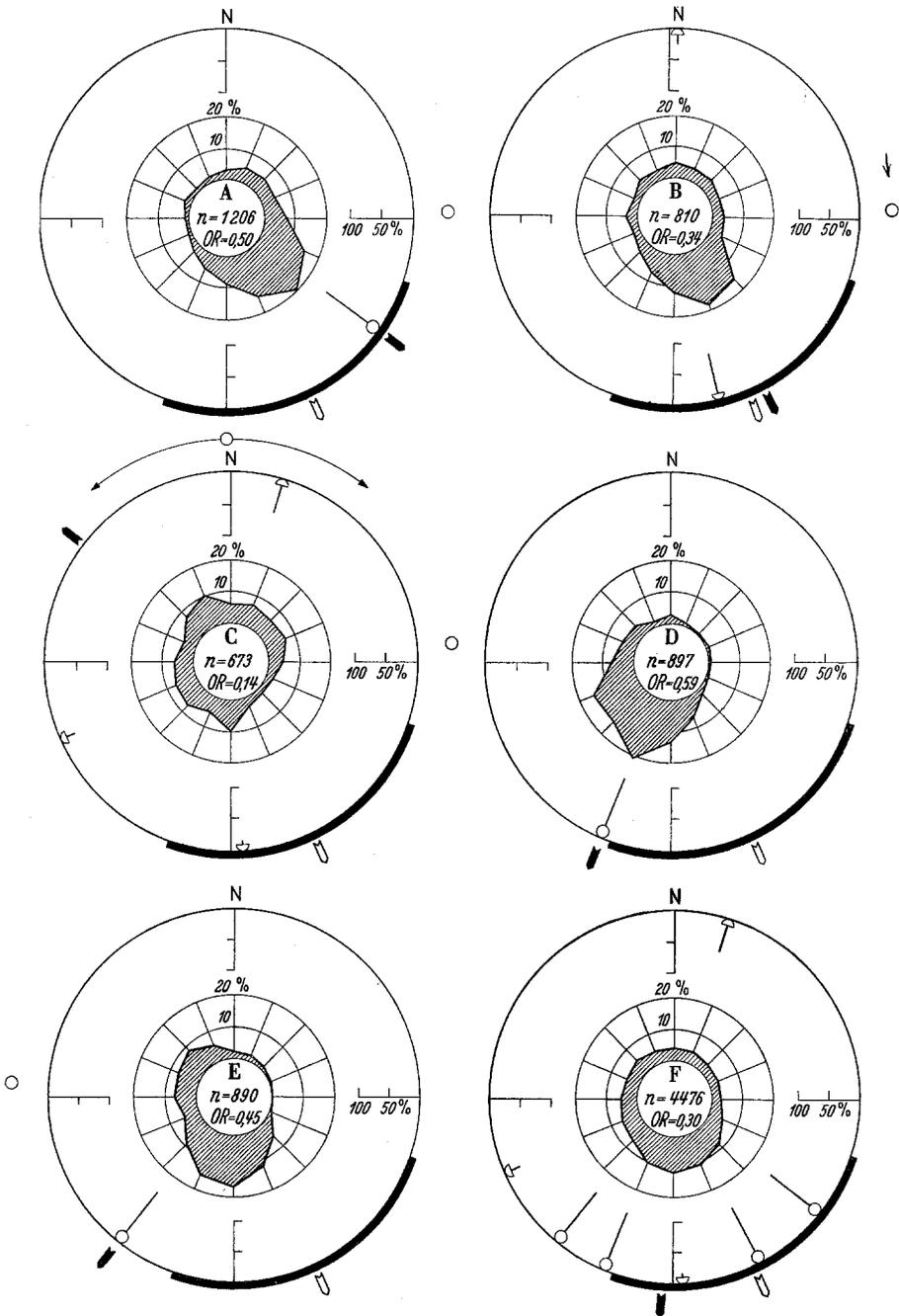


Fig. 6. *Talorchestia martensii* WEBER. Popolazione di Mogadiscio. Orientamento astronomico solare in animali mantenuti in oscurità costante. Serie antioraria: saggi eseguiti prima dell'equinozio. A: saggi mattutini; B: saggi antimeridiani; C: saggi meridiani; D: saggi pomeridiani; E: saggi serali; F: totali. Altre spiegazioni, come alla fig. 1

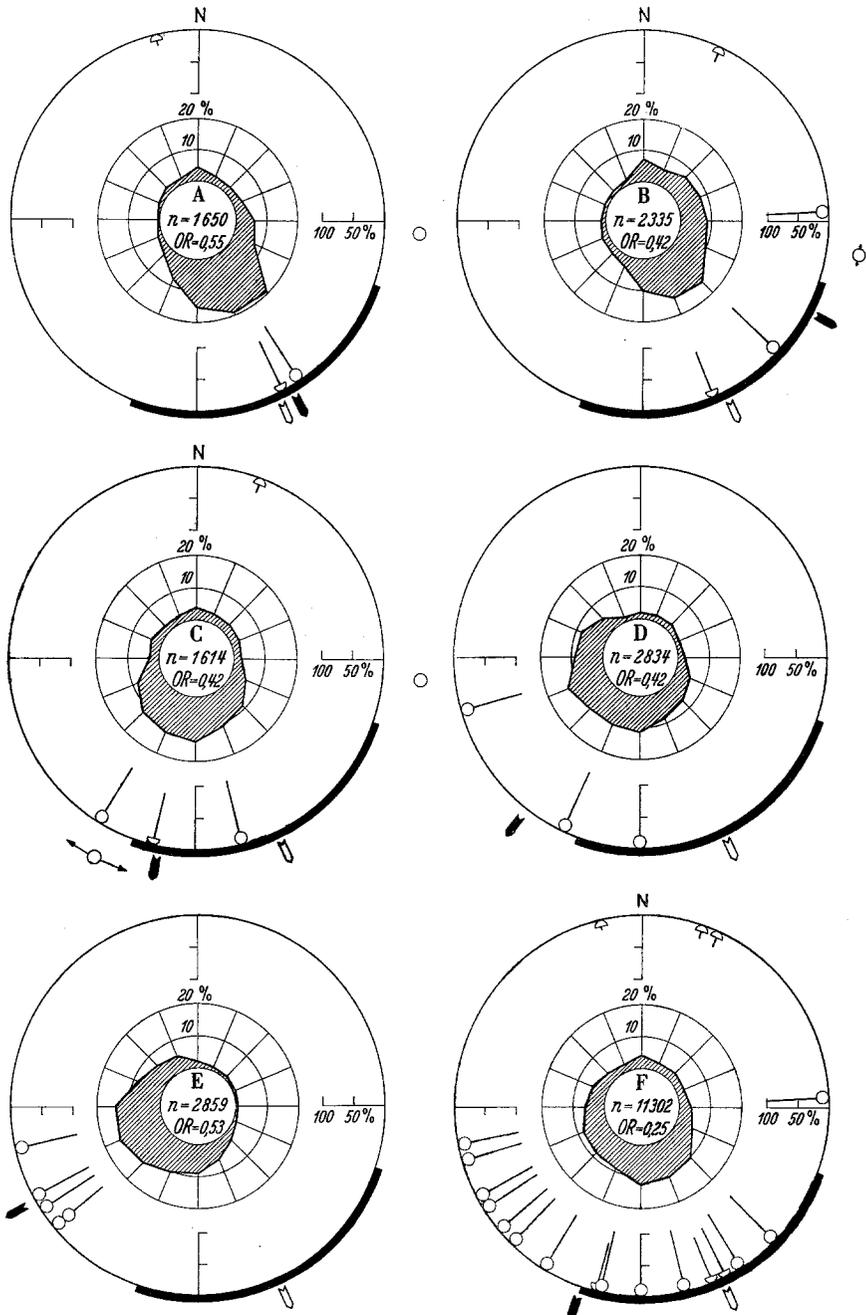


Fig. 7. *Talorchestia martensii* WEBER. Popolazione di Mogadiscio. Orientamento astronomico solare in animali mantenuti in oscurità costante. Serie oraria: saggi eseguiti dopo l'equinozio. A: saggi mattutini; B: saggi antimeridiani; C: saggi meridiani; D: saggi pomeridiani; E: saggi serali; F: totali. Altre spiegazioni, come alla fig. 1

E' assai evidente, dalla fig. 6, che il comportamento nella fase anti-oraria, anche se rivelato da un solo saggio singolo, è conforme a quello degli individui appena raccolti o dei *captivi* a luce alternata con l'oscurità: orientamento buono e soddisfacente al mattino ed alla sera, massima dispersione a mezzogiorno. Si noti anche la deviazione delle FR globali sulla sinistra della DTF al mattino, sulla destra nel pomeriggio, la presenza di bimodalità o plurimodalità e, infine, la buona coincidenza delle stesse risultanti parziali, che è possibile calcolare, suddividendo la distribuzione in due, mediante i settori di frequenza minima. D'altra parte, il comportamento nella fase oraria (fig. 7, A—F), basato su 16 esperienze, dal 23-IX al 29-IX, a parte una maggiore deviazione fototattica delle FR verso il sole, particolarmente sensibile al pomeriggio (allorchè il sole è più lontano dalla DTF), coincide molto bene con quello degli animali appena raccolti o *captivi* a luce-oscurità. E' evidente dunque che il passaggio dal comportamento della fase antioraria a quello della fase oraria avviene anche in oscurità.

IV. L'orientamento degli individui nati ed allevati in cattività allorchè vengono esposti per la prima volta al sole (figg. 8 e 9)

Le esperienze seguenti dimostrano, a parer mio, che anche individui nati e cresciuti in cattività senza vedere il sole fino al momento del saggio, sono capaci dello stesso comportamento.

I piccoli iniziarono la loro comparsa negli allevamenti il 6 Agosto, e vennero a mano a mano isolati dai parenti e mantenuti a luce normalmente alternata col buio nella medesima stanza dei genitori. Furono eseguiti 17 esperimenti dal 28-VIII all'11-IX cioè prima dell'equinozio (fig. 8) e 11 esperimenti dal 22-IX al 7-X cioè dopo l'equinozio (fig. 9). Già nel confronto fra le distribuzioni cumulative per tutto il giorno (fig. 8 D e 9 D) appare una dispersione nettamente maggiore nella serie antioraria (OR = 0,16) rispetto a quella oraria (OR = 0,28), seppure la differenza nella FR globale (rispettivamente 136° e 140°) non è rilevante.

Se consideriamo poi i risultati ora per ora, ci troviamo di fronte, pur con le debite differenze, ad un parallelismo notevole rispetto alle altre serie. E' chiaro intanto che la dispersione è, come al solito, massima a mezzogiorno. In ambedue le serie il poligono relativo ai saggi mattutini appare fortemente deviato verso il sole, mentre nei saggi pomeridiani la deviazione risulta molto minore e l'orientamento può dirsi soddisfacente, poichè la FR cade almeno nel quadrante della DTF: non saprei indicare il motivo di questo diverso comportamento al mattino ed alla sera. Sta di fatto, qui, che mentre nei saggi orari meridiani l'orientamento è relativamente buono (FR = 162° con angolo —29° ed OR = 0,36), nei saggi meridiani antiorari troviamo una situazione

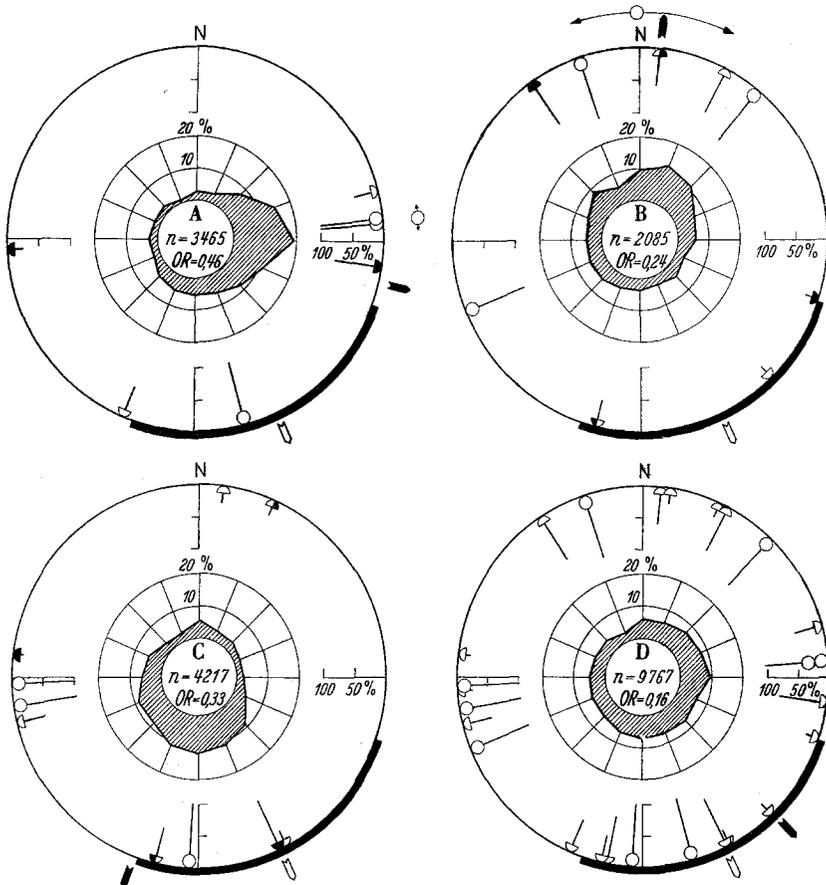


Fig. 8. *Talorchestia martensii* WEBER. Popolazione di Mogadiscio. Orientamento astronomico solare in individui nati ed allevati in cattività. Serie antioraria: saggi eseguiti prima dell'equinozio. A: saggi mattutini; B: saggi meridiani; C: saggi serali; D: totali. Altre spiegazioni, come alla fig. 1

analoga a quella osservata in tutte le altre serie (dispersione massima e fortissima deviazione della FR). E' pur possibile, anche qui, calcolare, mediante la individuazione dei settori di minima frequenza, due risultanti parziali che vengono a corrispondere sensibilmente a quelle già calcolate per gli individui appena raccolti e per le due serie con i *captivi*.

A parer mio, questi esperimenti dimostrano:

1. che anche nelle condizioni di una popolazione equatoriale, può stabilirsi una tendenza direzionale innata statisticamente valida, verso il mare;

2. che anche gli stessi individui nati ed allevati in cattività, mostrano, nelle due fasi di differente culminazione, le consuete diversità nel comportamento.

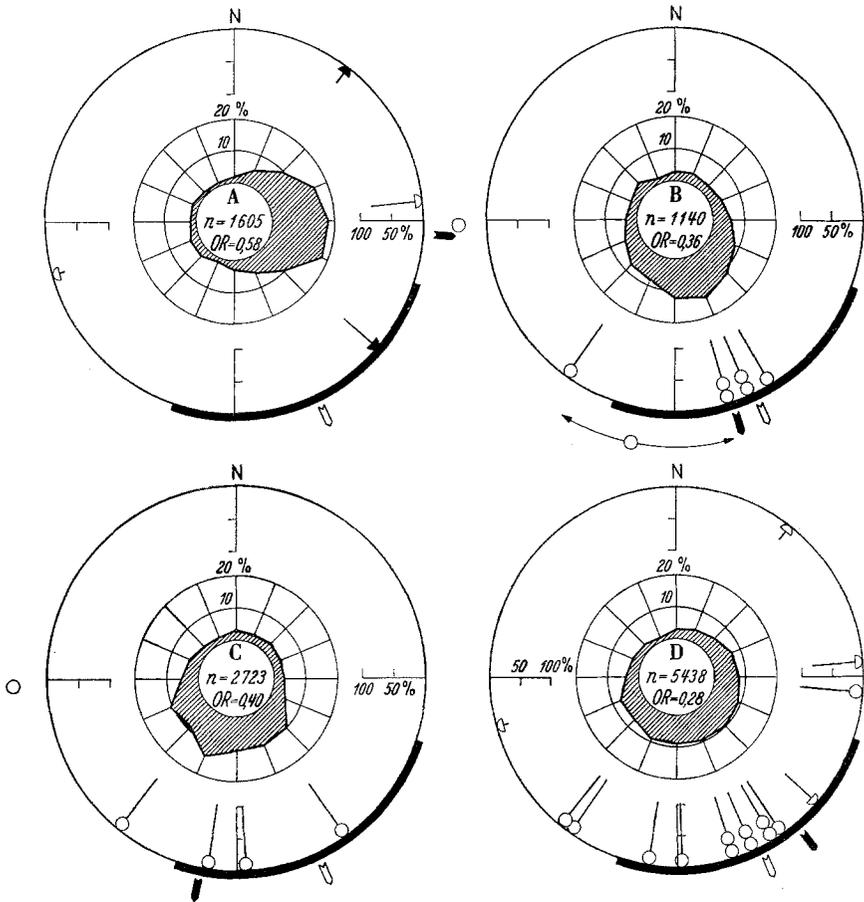


Fig. 9. *Talorchestia martensii* WEBER. Popolazione di Mogadiscio. Orientamento astronomico solare in individui nati ed allevati in cattività. Serie oraria: saggi eseguiti dopo l'equinozio. A: saggi mattutini; B: saggi meridiani; C: saggi serali; D: totali. Altre spiegazioni, come alla fig. 1

V. Esperienza zenitale (figg. 10 e 11)

A Mogadiscio il passaggio del sole più vicino allo zenith ($0^{\circ} 1'$) avvenne alle ore $11^{\text{h}} 52^{\text{m}} 55^{\text{s}}$ del 18 Settembre. Il giorno seguente, alle ore $11^{\text{h}} 52^{\text{m}} 34^{\text{s}}$ il sole passò soltanto a $0^{\circ} 25'$ dallo zenith. In questi giorni furono compiute due serie di saggi di orientamento (per un totale di 7861 registrazioni di posizione) in modo da stabilire il comportamento degli anfipodi durante questa peculiare situazione astronomica. Gli animali erano stati raccolti durante la mattina del giorno di esperimento.

Poichè, sotto il sole equatoriale, gli animali raramente resistono più di venti minuti e già verso il quindicesimo minuto dall'introduzione compaiono i primi segni di sofferenza, era importante ottenere una serie di

dati continua per un periodo assai lungo prima, durante e dopo il passaggio zenitale, senza registrare le posizioni di animali sofferenti. Si operò pertanto nel modo seguente. Ci si valse di due apparecchi gemelli situati a distanza di due metri l'uno dall'altro. In uno di essi veniva introdotto, all'inizio della serie, un primo gruppo di 8—10 animali, di cui il primo osservatore dettava al secondo le posizioni per dieci minuti. Allo scadere di questo tempo, mentre il secondo osservatore continuava letture e registrazioni per proprio conto, il primo isolava e poi introduceva nell'apparecchio gemello un secondo gruppo di 8—10 animali, mentre il primo gruppo veniva allontanato rendendo così libero l'apparecchio per la successiva introduzione del terzo gruppo, e così via. Così, per ciascun gruppo la registrazione della posizioni durò in media poco più di dieci minuti, con qualche differenza fra gruppo e gruppo, in quanto le operazioni di isolamento e di introduzione dei diversi gruppi non sempre duravano esattamente lo stesso tempo, cosicchè la lettura del gruppo precedente si protraeva alquanto. Talvolta, le letture di un dato gruppo durarono un tempo un po' minore di dieci minuti (minimo otto minuti) onde permettere alcune riprese fotografiche e cinematografiche. Nella serie del 18 Settembre furono saggiati successivamente, otto gruppi di 8—10 animali ciascuno, dalle ore 11^h 15^m alle 13^h 04^m, tranne una interruzione (fra le 11^h 33^m e le 11^h 50^m) causata da una pioggia improvvisa. Nella serie del 19 Settembre, si sperimentò con dieci gruppi di 8—10 animali ciascuno, a partire dalle 11^h 04^m fino alle 12^h 57^m.

I risultati ottenuti sono riportati nella serie di diagrammi della figura 10 e riassunti nella figura 11.

La figura 10 rappresenta le distribuzioni percentuali ottenute, per ciascun gruppo di animali durante le due serie di saggi (A: 18 Settembre; B: 19 Settembre). Accanto ai grafici sono indicati: ora, azimut (AZ) e distanza zenitale (DZ) del sole, numero delle registrazioni, FR osservata e relativo OR, nonchè il numero dei «cumuli» (v. in seguito). I grafici sono ordinati per distanze zenitali decrescenti e, poi, crescenti.

Inizialmente, con distanza zenitale fra 12° 08' e 9° 08' l'orientamento appare perfettamente normale con FR coincidente con la DTF e distribuzione praticamente unimodale (fig. 10, B 1). Il diagramma successivo (A 1), corrispondente a DZ fra 9° 29' e 6° 58', presenta già un aspetto diverso: è chiaro che la intera distribuzione, notevolmente più dispersa, si è alquanto spostata verso il sole (la FR coincide anzi con l'azimut solare): permangono tuttavia ancora molte registrazioni nei settori corretti. Situazione comparabile si ha nei grafici A 2 e B 2, in cui, per DZ fra 8° 38' e 4° 58', si ha del pari tutta una distribuzione delle registrazioni tra la DTF e l'azimut solare, con una certa tendenza alla bimodalità (B 2). Con DZ minori (da 5° 09' a 1° 11': B 3 e B 4) le distribuzioni diventano praticamente unimodali con un solo culmine verso il

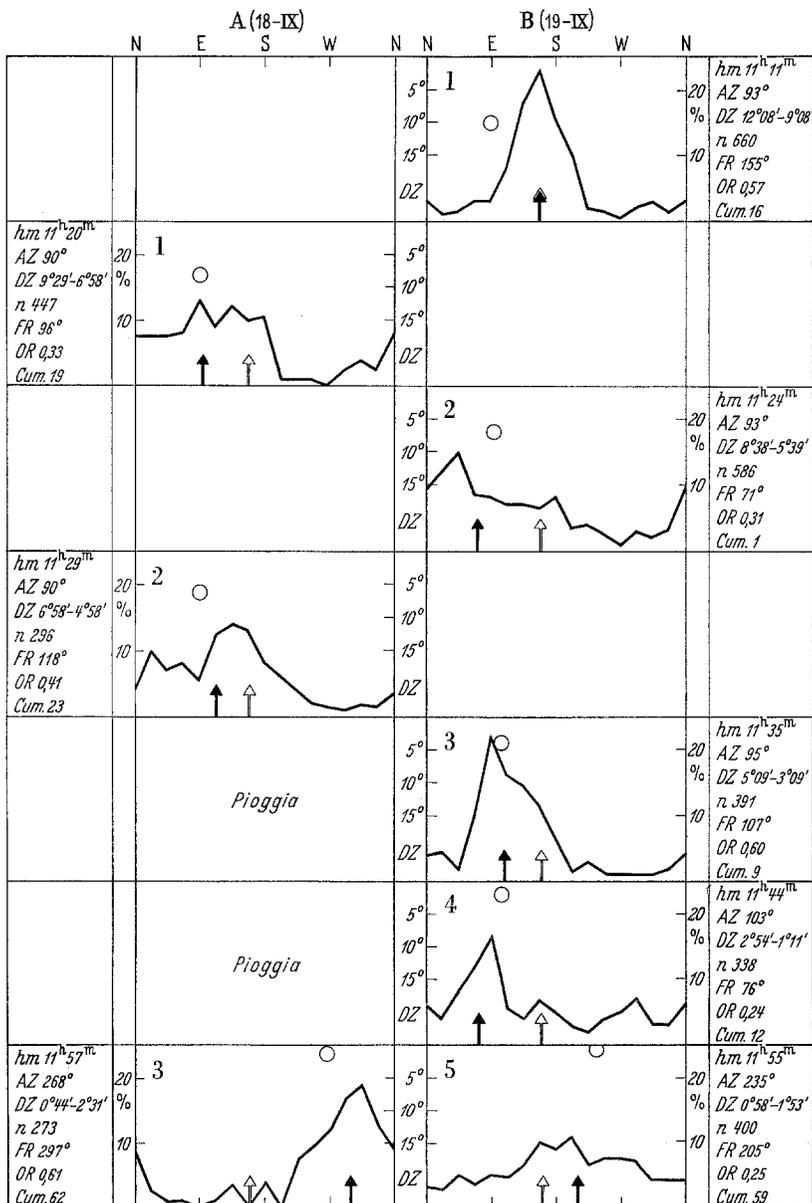
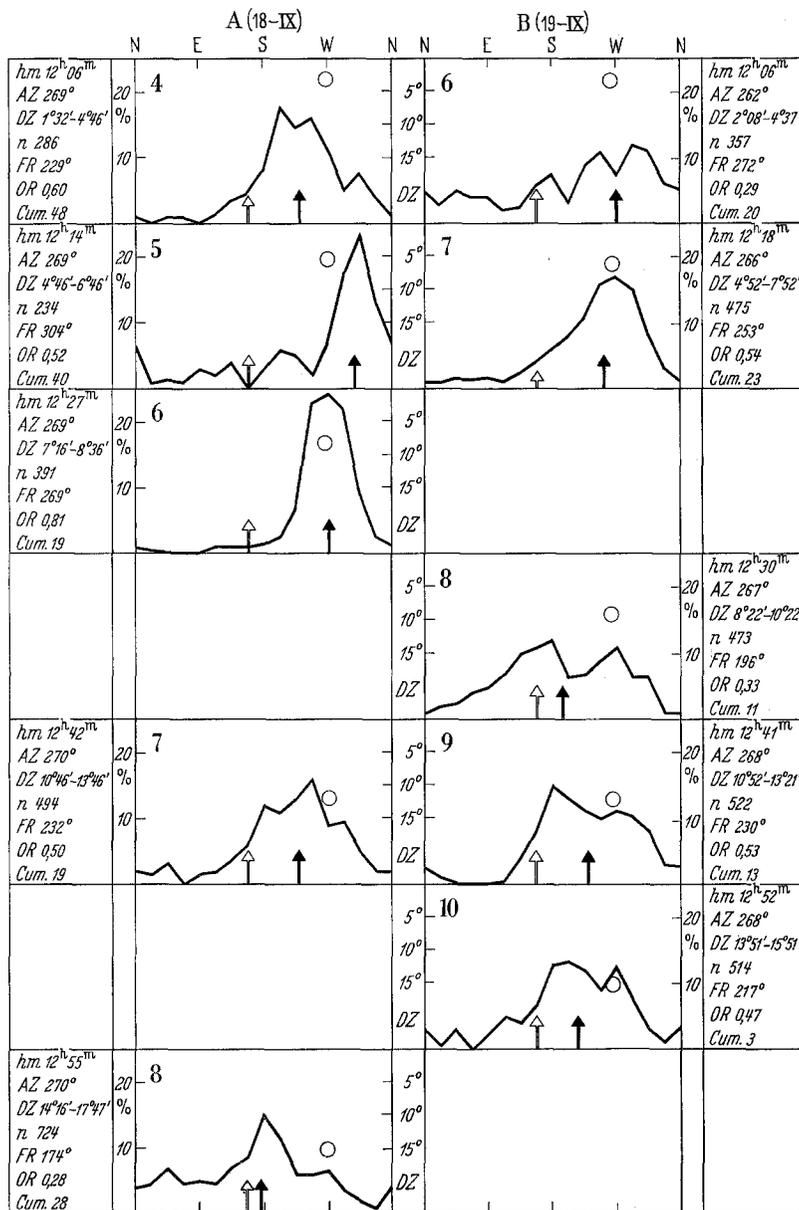


Fig. 10. *Talorchestia martensii* WEBER. Popolazione di Mogadiscio. Esperienza zenitale. A: saggi del 18-IX-1962; B: saggi del 19-IX-1962. Sono riportate: le distribuzioni percentuali ottenute e la direzione di fuga calcolata (freccia nera) per ciascun gruppo di animali durante le due serie di saggi; la direzione teorica di fuga (freccia bianca) e la posizione del



sole (azimut e distanza zenitale). Accanto ai grafici sono indicati: ora; azimut e distanza zenitale del sole; numero delle registrazioni di posizione; direzione di fuga calcolata (FR) e grandezza del vettore risultante (OR); infine, il numero dei «cumuli». I grafici sono ordinati per distanze zenitali decrescenti e, poi, crescenti

sole, esprimono cioè una pura fototassia positiva degli animali. Ed è evidente che, con il brusco passaggio dagli azimuth di Est a quelli di Ovest, l'accumulo delle registrazioni si sposta attorno ad Ovest: ciò si vede (ad onta del grande disorientamento e della particolare «reazione

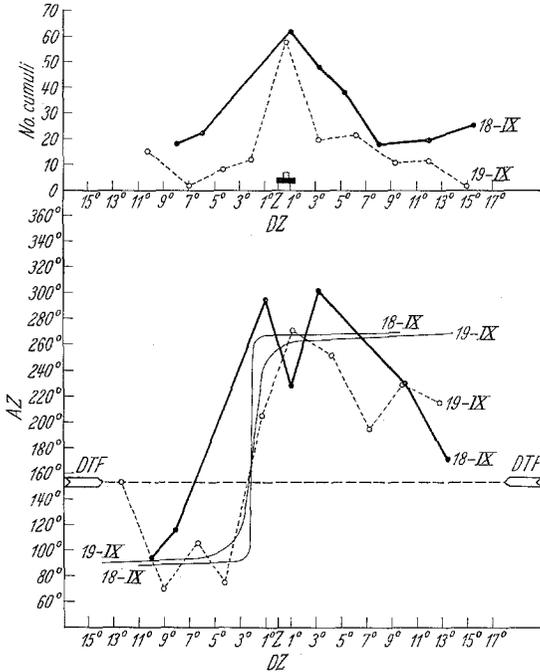


Fig. 11. *Talorchestia martensii* WEBER. Popolazione di Mogadiscio. Esperienza zenitale. In basso: posizione delle FR e azimuth solari (ordinate), in funzione della distanza zenitale (ascisse), nelle due serie del 18-19-IX-1962. Azimut solare: linee sottili continue. Serie del 18-IX: ●—●. Serie del 19-IX: ○---○. In alto: numero dei cumuli osservati per ogni saggio (ordinate), in funzione della distanza zenitale (ascisse). I due rettangoli, nero (18-IX) e bianco (19-IX), indicano i periodi in cui, subito dopo la culminazione, gli animali erano riuniti in un solo cumulo

zenitale» che descriverò tra poco), persino nei saggi attorno alle DZ minime (A 3 e B 5: DZ fra $0^{\circ} 44'$ e $2^{\circ} 32'$), ma è assai più evidente in seguito (nei grafici A 4 A 5 e B 6, particolarmente in A 6 e in B 7). Con il saggio B 8, anzi proprio all'inizio di esso, quindi con $DZ = 8^{\circ} 22'$, pur perdurando la fototassia positiva, si riaffaccia anche la tendenza corretta, cosicché la distribuzione si presenta bimodale. Le risultanti appaiono ancora assai deviate dalla DTF verso il sole. Tale situazione perdura anche nei saggi A 7, B 9 e B 10 (con DZ fra $10^{\circ} 46'$ e $15^{\circ} 51'$): solo nell'ultimo gruppo (A 8), sperimentato a DZ fra $14^{\circ} 16'$ e $17^{\circ} 47'$, la tendenza corretta sembra di nuovo nettamente dominare, sia pur con dispersione assai ampia.

La figura 11 che — nella sua parte inferiore — riporta, in funzione della distanza zenitale, l'andamento dell'azimuth solare e la posizione delle FR, riassume assai bene le vicissitudini della fuga degli animali, che orientati correttamente dapprima, seguono poi il sole (periodo fototattico positivo), fino ad certo momento in cui la tendenza corretta si riaffaccia e ricomincia a migliorare.

I diagrammi della distribuzione delle registrazioni non rendono però completamente conto della condotta degli animali. E' evidente che — a

mano a mano che l'astro si avvicina alla culminazione zenitale o circumzenitale — l'agitazione degli animali aumenta: essi mantengono sempre meno a lungo posizioni radiali nella campana, girano più o meno vorticosamente, saltano sempre più spesso, cosicchè la lettura diventa indubbiamente più difficoltosa, benchè ancora perfettamente possibile ad un occhio esercitato. Vi è un certo momento, durante i saggi attorno a distanze zenitali minime, in cui non è più riconoscibile una direzione prevalente qualsiasi: esso precede e segue di poco la culminazione e può situarsi attorno ad una $DZ = 1^0$. Se nei diagrammi che comprendono questo periodo (A 3 e B 5) è ancora riconoscibile una certa tendenza prevalente, ciò è dovuto al fatto che essi si riferiscono ad un periodo più ampio di variazione della DZ (fra $0^0 44'$ e $2^0 32'$ l'A 3; $0^0 58'$ e $1^0 53'$ il B 5). Ma l'aspetto più caratteristico del comportamento, che non appare nei diagrammi finora considerati, sta nel fatto che gli animali tendono a formare dei «cumuli» fra loro, uno o più, generalmente nel settore che in quel momento è più frequentato, quasi che cercassero di seppellirsi l'uno sotto l'altro. Indubbiamente si ha da vedere in questa reazione che ho chiamato «zenitale» un equivalente di una reazione di scavo, che — in condizioni naturali — porterebbe gli animali ad affondarsi nella sabbia. Come vedremo, una identica reazione si osserva anche durante il passaggio lunare allo zenith. E qualche cosa di simile, benchè con intensità minore, si osserva (non sempre!) per gli anfipodi delle nostre latitudini, sul finire del saggio, allorchè gli animali, dopo aver lungamente insistito nella direzione di fuga, cominciano a dar segni palesi di stanchezza e di disordine. Ma qui è chiaro che i moventi sono tutt'altri: qui la reazione d'accumulo è veramente dovuta alla mancanza di un riferimento azimutale. Gli stessi individui che hanno dato luogo a cumuli durante i saggi zenitali, sono difatti perfettamente capaci di ordinato orientamento, non appena sia passata la fase critica, cioè quando l'astro sia più distante dallo zenith.

Se si conta il numero dei cumuli per ogni saggio e si riporta in funzione della distanza zenitale, si vede chiaramente come esso sale, raggiunge un massimo attorno alle distanze zenitali minime, e quindi discende (fig. 11, parte superiore). Subito dopo la culminazione, in ambedue i saggi, gli animali sono, salvo uno o due individui, praticamente tutti riuniti in un solo gruppo o cumulo (si vedano i due rettangoli, nero e bianco, nel diagramma dei cumuli, che rappresentano la durata di questa fase).

Riassumendo, gli animali attraversano varie fasi successive di comportamento:

1. Fase di orientamento corretto.
2. Fase di transizione, in cui accanto alla tendenza corretta si affaccia, più evidente che mai, la tendenza fototattica positiva.

3. Fase di esclusiva fototassia positiva.
 4. Fase di disorientamento totale.
 5. Fase in cui gli animali sono soltanto riuniti in un solo cumulo.
- Queste fasi vengono ripercorse in senso inverso, dopo la quinta.

Se questa è la successione, puntualmente verificatasi in ambedue le serie di esperimenti zenitali, nei limiti temporali che separano le varie fasi vi è una certa asimmetria in cui, d'altronde, le due serie di saggi del 18 e del 19-IX coincidono assai bene.

Nel periodo ascendente, la fase 1. è durata almeno fino ad una $DZ = 9^{\circ}$ (vedasi diagr. B 1) e quella 2. di transizione, da $DZ = 9^{\circ}$ circa a $DZ = 5^{\circ}$ (A 1—2; B 2). La fase 3., fototattica, è durata da 5° ad 1° circa (B 3—4). Attorno ad 1° interviene un breve periodo di disorientamento dapprima e poi, subito dopo, l'accumulo in un sol gruppo. Questa fase 5, nella prima serie di esperienze (del 18-IX) durò dalle $11^{\text{h}}52^{\text{m}}30^{\text{s}}$ alle $11^{\text{h}}57^{\text{m}}30^{\text{s}}$ per DZ fra $0^{\circ}08'$ prima della culminazione e $1^{\circ}10'$ dopo; nella seconda serie (del 19-IX) questa fase durò assai meno: dalle $11^{\text{h}}53^{\text{m}}10^{\text{s}}$ alle $11^{\text{h}}54^{\text{m}}15^{\text{s}}$, con DZ compresa fra $0^{\circ}29'$ e $0^{\circ}44'$. Questa minor durata può esser posta in relazione con il minore avvicinamento del sole allo zenith nel giorno 19 rispetto al giorno 18.

Nel periodo discendente tutto accadde come se alcune singole fasi tendessero a prolungarsi alquanto prima di cedere alla successiva. Mentre la fase in cui gli animali formano un sol cumulo, apparve già di per sé dislocata dopo la culminazione, la fase fototattica si estese da 1° fino ad oltre 8° di DZ (A 4—5—6; B 6—7), quella di transizione da quasi 8° a quasi 16° (A 7; B 8—9—10), mentre un completo ristabilimento dell'orientazione corretta può dirsi raggiunto appena dal gruppo A 8, con DZ fra 14° e 18° .

Possiamo in definitiva situare fra 5° e 9° il periodo critico, in cui, dall'orientamento corretto si passa alla pura fototassia positiva; attorno ad una $DZ = 1^{\circ}$, la fase di disorientamento totale.

D. Discussione

Una più ampia discussione di questi risultati, insieme a quelli ottenuti durante gli esperimenti di orientamento lunare, sarà presentata in un lavoro successivo (PARDI e ERCOLINI, in preparazione). Qui mi limiterò ad alcune considerazioni essenziali.

Per ciò che concerne le differenze di orientamento nei due periodi di diversa culminazione, è facile affermare che l'orientamento è corretto in periodo orario, ma non è facile stabilire con esattezza la natura del comportamento nel periodo antiorario.

E' evidente che gli animali, durante la culminazione a Nord, rivelano ancora un buon orientamento mattutino e serale: i disturbi del'orientamento intervengono nel periodo meridiano, soprattutto. E' pure chiaro

che anche in questo periodo e a quest'ora gli animali non si comportano semplicemente come fototattici positivi: nè nelle distribuzioni globali, nè (e questo è ciò che più conta) nelle distribuzioni ottenute nei saggi singoli, o persino nei saggi individuali, gli animali rivelano soltanto una semplice tendenza ad andare verso il sole: semmai questa appare in taluni momenti nel comportamento di ogni singolo soggetto, per lasciare subito posto a disposizioni diverse, molto incostanti, ma che comunque corrispondono ad una netta tendenza all'assumere un certo angolo col sole, negativo o positivo (sulla destra o sulla sinistra), superiore a 0° .

Passando da queste constatazioni generali ad un tentativo di interpretazione, a me sembra che sia possibile proporre le seguenti tre ipotesi: a) *Gli animali da noi sperimentati, posseggono soltanto una capacità di compensazione del moto orario del sole e, durante la fase antioraria, si comportano come se il sole passasse da Sud.* Una interpretazione cosiffatta potrebbe apparire plausibile quando si considerassero, unicamente, per ogni ora, le FR globali e gli angoli che esse assumono con il sole: effettivamente, se dai grafici già riportati ricaviamo gli angoli in questione (figg. 12 e 13) sembrerebbe di non poterci sottrarre ad una conclusione siffatta: la deviazione delle FR dalla DTF, sempre più forte nelle serie antiorarie, per quanto più l'azimut solare è lontano da Est o da Ovest, quindi massima attorno a mezzogiorno, sarebbe allora assai semplicemente spiegata.

Tuttavia una tale ammissione non regge del tutto ad un esame più attento dei risultati. Difatti, essa è basata unicamente sulle FR globali, ma non tiene conto della diversa dispersione in ore corrispondenti delle due serie. In linea generale, infatti, e segnatamente nelle ore meridiane, la dispersione nei saggi antiorari è assai maggiore di quella dei saggi orari. Se gli animali si comportassero sempre e semplicemente secondo la compensazione oraria, non vi dovrebbe essere questa differenza. Di più, se si considera, oltre tutto, la forma delle distribuzioni, si vede che nelle serie antiorarie, vi è spesso una bimodalità con un gruppo di registrazioni di minoranza press'a poco opposte a quelle del gruppo di maggioranza, che manca quasi sempre nei saggi orari. Ciò sembra particolarmente evidente per i saggi meridiani delle serie antiorarie. A quest'ora, se ben si osserva, la distribuzione appare sempre dislocata attorno ad un asse maggiore che va all'incirca da Nord-Est a Sud-Ovest. Si veda come i settori 7 e 16 degli appena raccolti, 6 e 15 nei *captivi* a luce-oscurità, 7 e 14 nei *captivi* in oscurità costante, 6 e 16 negli animali nati in cattività, siano sempre rappresentati con frequenze minime, cosicché l'interna distribuzione appare non troppo arbitrariamente suddivisibile in due gruppi di registrazioni: l'uno, quasi sempre di maggioranza, la cui FR parziale fa un angolo positivo col sole ($+33^{\circ}$, $+65^{\circ}$, $+69^{\circ}$ e

+ 38° rispettivamente), l'altro, quasi sempre minoritario, con un angolo negativo (−95°, −114°, −90°, −120°). Ciò prova mi sembra *ad abundantiam* che gli animali, negli esperimenti antiorari, non hanno

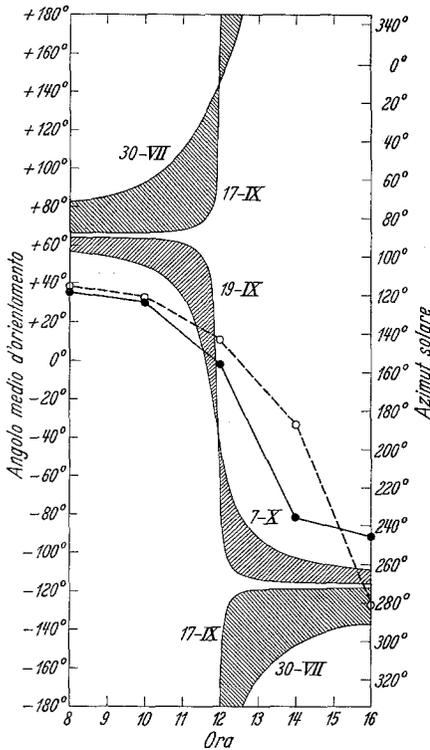


Fig. 12

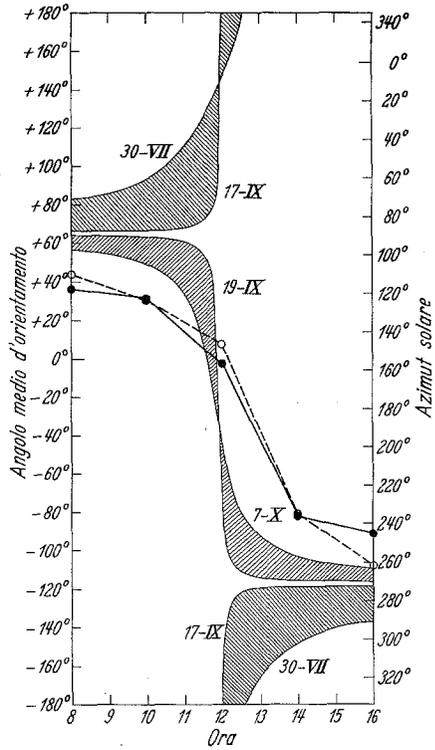


Fig. 13

Fig. 12. *Talorchestia martensii* WEBER. Popolazione di Mogadiscio. Angoli di orientamento globali riscontrati durante i saggi della fase antioraria (cerchietti vuoti, linea tratteggiata) ed oraria (cerchietti pieni, linea continua), in animali appena raccolti o entro 4 giorni di cattività. Nel diagramma viene riportato anche l'andamento della variazione giornaliera dell'azimut solare il 30 Luglio (inizio delle esperienze), del 17 e del 19 Settembre (giorni rispettivamente precedente e successivo a quello del passaggio del sole allo zenith), e del 7 Ottobre (ultimo giorno di esperienze). Sulle ascisse: ora. Sulle ordinate: angolo medio di orientamento e azimut solare

Fig. 13. *Talorchestia martensii* WEBER. Popolazione di Mogadiscio. Angoli di orientamento globali riscontrati durante i saggi della fase antioraria (cerchietti vuoti: animali con oltre 4 giorni di cattività) e nel corso dei saggi della fase oraria (cerchietti pieni: animali appena raccolti). Altre spiegazioni, come alla fig. 12

esattamente lo stesso comportamento rispetto al sole che dimostrano nei saggi orari. E ciò rende difficile accettare l'ipotesi che questi animali abbiano soltanto la capacità di compensazione oraria. Nè pare ammissibile — a parte i risultati ottenuti con individui nati in laboratorio — che le due capacità di compensazione debbano essere apprese nel corso

della vita individuale e che i disturbi constatati nel periodo antiorario siano dovuti al fatto che gli animali non hanno completato ancora il loro apprendimento. Se così fosse, avendo noi sperimentato poco prima dell'equinozio di Settembre, cioè alla fine del periodo antiorario, dovremmo piuttosto attenderci un buon orientamento preequinoziale ed uno imperfetto o cattivo subito dopo l'equinozio, col mutare della situazione astronomica: proprio il contrario di quel che si è visto. D'altronde una ammissione siffatta urterebbe anche in un altro ordine di considerazioni: difatti, se una popolazione che si trova a soli 2° a Nord dell'equatore, possedesse unicamente la capacità di compensazione oraria, saremmo forzatamente condotti a pensare che una popolazione che si trova a 2° sotto l'equatore, abbia soltanto la compensazione anti-oraria. Quale sarebbe allora il limite geografico fra le due capacità? Evidentemente soltanto l'equatore. Ed a me questa appare una ben singolare conseguenza.

b) Considerata questa prima ipotesi, una seconda potrebbe proporsi ammettendo che *gli animali da noi sperimentati posseggano unicamente, e per tutto l'anno, la capacità (essenzialmente innata) di assumere al mattino un angolo fisso positivo (sole sulla sinistra) e, al pomeriggio, un angolo (più grande, data la DTF) fisso e negativo (sole sulla destra), tali da realizzare la direzione di fuga corretta*. A mezzogiorno, allorchè gli animali dovrebbero passare da una «Linkssteuerung» ad una «Rechtssteuerung», data la variabilità interindividuale del momento di viraggio, sarebbe lecito attendersi sia angoli positivi ancora mattutini, come angoli negativi già pomeridiani. E ciò spiegherebbe le distribuzioni bimodali constatate soprattutto nei saggi meridiani preequinoziali, in cui appunto gli animali sembrano accumularsi prevalentemente in due direzioni pressochè opposte, corrispondenti ad un angolo positivo minore ed uno negativo maggiore rispetto all'azimut del sole (figg. 1 C, 4 C, 6 C, 8 B). D'altra parte nei saggi meridiani postequinoziali non mancano accenni ad un consimile comportamento (figg. 2 C, 7 C).

Va da sè che un comportamento secondo questo «modello», esporrebbe gli animali ad errori tanto più grandi, rispetto alla direzione ecologicamente efficace, per quanto più ci si avvicina, per il giorno, dalle ore mattutine e serali alle ore meridiane e, nel corso dell'anno, dalla situazione astronomica equinoziale, durante la quale l'azimut solare praticamente non varia per tutta la mattina e poi nel corso del pomeriggio, alle condizioni solstiziali, in cui anche all'equatore, vi è una variazione giornaliera continua dell'azimut solare con andamento pressochè sinusoidale. Questo inconveniente potrebbe essere agevolmente superato solo se gli animali sospendessero l'attività in superficie per una durata più o meno ampia attorno alle ore meridiane. Ed effettivamente, l'osservazione in natura deporrebbe in tal senso.

Tuttavia bisogna osservare qui che tale ipotesi di due angoli fissi è in contrasto con le variazioni di angolo di orientamento osservate almeno nel periodo postequinoziale. Come già risulta dalle figg. 12 e 13, l'angolo di orientamento sembra piuttosto seguire un andamento che coincide assai bene con quello dell'azimut solare. E ciò costituisce evidentemente un grosso ostacolo ad ammettere l'ipotesi di un angolo fisso mattutino e serale.

c) A me sembra che una spiegazione plausibile dei fatti osservati potrebbe essere quella stessa che è stata più volte invocata per render conto delle sistematiche differenze nell'accuratezza dell'orientamento a seconda dell'ora del giorno, e a seconda della posizione della spiaggia d'origine, per varie popolazioni di Anfipodi mediterranei (cfr. PARDI e Coll. 1957-58; PARDI, 1960; ERCOLINI, 1963).

Per molte popolazioni mediterranee di *Talitrus*, *Talorchestia*, e *Orchestia*, tanto per gli adulti appena raccolte o *captivi*, quanto per gli individui nati in laboratorio ed esposti al sole per la prima volta, si è dimostrato difatti che l'orientamento più corretto (minor dispersione e minore differenza con DTF) si ha invariabilmente in quell'ora del giorno in cui il sole è vicino alla DTF, e come deviazioni tanto maggiori dalla DTF verso il sole si abbiano per quanto più l'azimut del sole si allontana da essa. In linea generale gli animali assumono un angolo di orientamento (positivo o negativo, cioè col sole sulla sinistra o sulla destra) minore di quello che sarebbe necessario per dirigersi verso la DTF e che ha sovente valori che oscillano attorno alla metà dell'angolo atteso. *In altri termini gli animali sembrano scegliere una soluzione di mezzo tra l'orientamento teoricamente perfetto e la semplice fototassia positiva.* Popolazioni di spiagge diversamente disposte presentano per ciò stesso prevedibili diversità globali nell'accuratezza dell'orientamento, in quanto per alcune di esse (schematizzando: quelle con DTF nell'emicielo di Sud), vi è almeno una volta al giorno coincidenza dell'azimut solare con la DTF, mentre (sempre schematizzando) per quelle con DTF nell'emicielo di Nord questa coincidenza non v'è mai, s'intende, per regioni al di sopra del tropico del Cancro.

Questo insieme di fatti è stato coerentemente spiegato ammettendo una interferenza fra una tendenza fototattica positiva primaria (che osservazioni di varia natura dimostrano) e l'orientamento corretto sulla base astronomica.

Anche per lo Stafilinide *Paederus*, io stesso (ERCOLINI 1962) ho invocato una spiegazione consimile per interpretare — *mutatis mutandis* — le differenze di orientamento nelle varie popolazioni e nelle diverse ore.

Benchè ulteriori esperimenti siano necessari per dare una definitiva risposta, a me sembra che lo stesso principio potrebbe richiamarsi per

spiegare le accennate differenze fra il comportamento in fase antioraria ed oraria. *Partendo dal presupposto che gli Anfipodi intertropicali posseggano la capacità di compensazione oraria quanto quella antioraria*, una popolazione come la nostra, con $DTF = 154^{\circ}$ cioè verso SSE, sarà sempre più o meno correttamente orientata, salvo una lieve deviazione fototattica, allorchè il sole passa da Sud, mentre sarà più o meno profondamente disturbata allorchè il sole passa da Nord e per quanto più l'azimut solare è lontano dalla DTF, cioè — come abbiamo visto — soprattutto nelle ore meridiane.

Qualunque possa essere la spiegazione, sta di fatto che, nella serie oraria, l'orientamento complessivo, dal punto di vista della efficacia ecologica, è risultato, per tutti gli animali, nettamente migliore. Poichè anche animali tenuti in cattività passano da un orientamento più o meno perturbato ad un orientamento corretto, anche senza veder il sole avvicinarsi giorno per giorno allo zenith e senza assistere al passaggio allo zenith, rimane da stabilire la natura dei fattori (interni o esterni?) che li avvertono della mutata situazione.

A questi problemi si tenterà di dare una risposta con una serie di esperimenti progettata per l'anno in corso, su popolazioni circumequatoriali.

Per quanto riguarda gli esperimenti zenitali dobbiamo sottolineare, che, con $DZ \leq 5^{\circ}$ gli animali sembrano comportarsi come esclusivamente fototattici (fase 3 dell'esperimento), cosicchè l'azimut della FR loro varia molto bruscamente da Est ad Ovest, insieme all'azimut solare. Dato questo risultato, è apparso necessario confrontarlo con i risultati di esperimenti meridiani pre-e postzenitali, nei quali la traiettoria apparente del sole raggiungeva $DZ \leq 5^{\circ}$. Su 63 saggi meridiani, 21 si trovano in queste condizioni e, fra questi, non è sempre possibile accertare una semplice fototassia: 6 saggi su 21, hanno dato distribuzioni con notevole dispersione, cosicchè una direzione prevalente non può essere messa in evidenza. In 9 saggi su 21, compare una tendenza al corretto orientamento: solo in 6 su 21 ho potuto riscontrare unicamente una tendenza fototattica.

Summary

1. *Talorchestia martensii* WEBER of the shore of Mogadishu (theoretical line of escape toward the sea, $TLE = 154^{\circ}$, about SSE) is capable of solar orientation.

2. However, this mechanism of solar orientation shows particular time variations of its correctness, due to the local astronomic circumstances.

3. The animals collected were treated as follows: tested immediately afterwards; kept in the laboratory under normal artificial rhythm of light-darkness; kept segregated in continuous darkness. Whenever

tested, these groups have shown systematic differences from the correct orientation within the period when the sun culminates North, having positive declination, and that one when the sun culminates South, with negative declination (see fig. 1—2, 4—5, 6—7).

4. When the sun culminates South, the animals, although showing the usual "phototactic deviation" (fig. 2, 5, 7), are actually well orientated, whatever the solar azimuth may be. They would show, therefore, during this period, an ability to compensate the apparent clockwise motion of the sun, which is good in the range of limits of the mechanism of astronomical orientation of the Amphipods (see: PARDI, 1960; ERCOLINI, 1963). The specimens tested immediately after being collected show the best orientation (fig. 2 F); the ones kept in continuous darkness show the worst orientation (fig. 7 F). The animals kept in the laboratory under normal artificial rhythm of light-darkness show an intermediate variability of the correct orientation (fig. 5 F).

5. When the sun culminates North, and so it has an apparent counter-clockwise motion, the animals are generally well orientated only when the sun has its azimuth close to that of dawn or of sunset (that is, about East of West): fig. 1 A, E; fig. 4 A, E; fig. 6 A, E. The more the sun goes away, in its apparent motion, from such an azimuth, the more the orientation of the animals is disturbed (fig. 1 B, C, D; fig. 4 B, C, D; fig. 6 B, C, D). About midday the animals are found to be more widely scattered (fig. 1 C, 4 C, 6 C), and sometimes it is possible to recognize bimodal distributions with a component corresponding to a smaller positive angle of orientation (sun on the left) and the other one corresponding to a greater negative angle of orientation (sun on the right) (fig. 4 C). However, the animals show neither a mere phototactic behavior nor the same orientation we might expect if they possessed only the compensation for the apparent clockwise motion of the sun: in the latter case, at noon, the observed lines of escape would fall about to NNW, and therefore they would be opposite to the expected one.

6. The astronomical orientation is disturbed, in such circumstances as mentioned above, not only under experimental conditions, but also in the field, i. e. on the shore (fig. 3).

7. During the passage of the sun at the zenith, the animals show quite a characteristic behavior: up to zenithal distances of about 9° the ability of a correct orientation subsists; for zenithal distances of less than 9° and down to about 1° , the phototactic component becomes more and more evident, and finally completely dominant (fig. 10 A—B; fig. 11). For zenithal distances of the sun of less than 1° the animals are entirely disorientated and they pile up on each others as though they proposed to hide themselves. Presumably this reaction, observed

under the special conditions of the experiment (the dry glass vessel), is a substitute of an attempt to dig into the sand.

8. The animals which had been kept in the laboratory, either in continuous darkness or under a normal daily rhythm of light-darkness, before the passage of the sun at the zenith, did show the same systematic deviations from the correct orientation reported above (see: 3, 4, 5).

9. The animals which were born in the laboratory and reared without ever seeing the sun, when exposed to the sun, under the usual experimental conditions, showed a behavior close to that of animals born on the shore (fig. 8—9), but for a somewhat greater range of variability. This confirms the existence of an innate correct directional tendency also in equatorial littoral Amphipods.

10. Three hypotheses has been offered and discussed to explain the different behaviour observed during the two periods of positive or negative solar declination. A wider discussion will be given in a paper which deals with lunar orientation as well (PARDI-ERCOLINI, in press).

Zusammenfassung

1. Die äquatoriale Population der *Talorchestia martensii* WEBER des Küstenstreifens von Mogdishu (Somaliland) (theoretische Fluchtrichtung gegen das Meer hin = DTF = 154° , zirka SSO) besitzt die Fähigkeit der astronomischen Sonnenorientierung.

2. Die Genauigkeit des Orientierungsmechanismus weist in bezug auf die lokalen astronomischen Verhältnisse bestimmte zeitliche Variationen auf.

3. Bei allen Kategorien von Individuen (frisch gesammelte Tiere, in Gefangenschaft unter normalem Licht-Dunkelwechsel oder im Dauerdunkel gehaltene Tiere) gibt es systematische Verschiedenheiten in der Genauigkeit der Orientierung zwischen der Zeit, in der die Sonne im Norden kulminiert (positive Deklination) und derjenigen, in der sie im Süden kulminiert (negative Deklination) (Abb. 1—2; 4—5; 6—7).

4. Wenn die Sonne im Süden kulminiert, sind die Tiere praktisch immer gut orientiert, auch wenn sie die übliche „phototaktische Abweichung“ ihrer Fluchtrichtung zur Sonne aufweisen (Abb. 2, 5, 7): Sie haben in dieser Jahresperiode die Fähigkeit, die scheinbare Sonnenbewegung im Uhrzeigersinn auszugleichen, und zwar korrekt innerhalb der Grenzen, die der astronomische Orientierungsmechanismus normalerweise bei den Amphipoden aufweist. Selbstverständlich weisen frisch gesammelte Tiere (Abb. 2 F) die beste Orientierung auf; eine größere Streuung beobachtet man bei Tieren, die in Gefangenschaft unter Licht-Dunkelwechsel gehalten wurden (Abb. 5 F); eine noch größere Variabilität haben die Dauerdunkeltiere (Abb. 7 F).

5. Wenn die Sonne im Norden kulminiert, d. h. ihre scheinbare Bewegung entgegen dem Uhrzeigersinn ist, ist die Orientierung im allgemeinen

noch korrekt, wenn der Sonnenazimut angenähert in östlicher oder westlicher Richtung liegt (Abb. 1 A, E; 4 A, E; 6 A, E). Je weiter der Sonnenazimut von Osten und von Westen entfernt ist, desto mehr erscheint im allgemeinen die Orientierung gestört (Abb. 1 B, C, D; 4 B, C, D; 6 B, C, D). In den Mittagsstunden sind die Tiere sehr verstreut (Abb. 1 C, 4 C, 6 C). Man kann manchmal zwei Komponenten erkennen, die eine einem kleineren positiven Orientierungswinkel entsprechend (Sonne auf der linken Seite), die andere einem größeren negativen (Sonne auf der rechten Seite) (Abb. 4 C). In jedem Falle sind die Tiere weder einfach positiv phototaktisch, noch haben sie dasselbe Orientierungsverhalten, das sie in den Mittagsstunden während der Kulmination im Süden aufweisen. In diesem Falle müßte die Fluchresultante um NNW liegen, d. h. entgegengesetzt der Erwartung.

6. Auch bei Versuchen mit einzelnen auf dem Strand ausgelassenen Tieren, d. h. unter fast natürlichen Bedingungen, ist die astronomische Orientierung unter den angegebenen Umständen und im angegebenen Maße gestört (Abb. 3).

7. Während des Zenit-Überganges weisen die Tiere ein sehr bezeichnendes Verhalten auf (Abb. 10, 11). Bis zu einem Zenit-Abstand von ungefähr 9° , besteht die Fähigkeit sich korrekt zu orientieren. Zwischen 9° und 5° wechseln die Tiere ihr Verhalten, indem sie sich immer mehr phototaktisch orientieren. Unter 5° zeigen sie ausschließlich eine positiv phototaktische Tendenz. Unter 1° sind sie vollkommen desorientiert und gruppieren sich in einen oder mehrere Haufen, wie wenn sie sich eines unter dem anderen verstecken wollten. Wahrscheinlich gilt diese Reaktion unter den Versuchsbedingungen (in der trockenen Glasglocke) als eine Reaktion der Sandeingrabung.

8. Die Unterschiede im Orientierungsverhalten während der beiden Phasen verschiedener Deklination bestehen auch bei in Gefangenschaft im Dauerdunkel oder bei normalem Licht-Dunkelwechsel gehaltenen Tieren (s. Nr. 3, 4, 5 dieser Zusammenfassung).

9. Die Ergebnisse der Versuche mit den im Laboratorium geborenen und aufgewachsenen Tieren, die nie die Sonne gesehen hatten, unterscheiden sich nicht wesentlich von denjenigen mit auf dem Strande geborenen und aufgewachsenen Tieren (Abb. 8 und 9): Man beobachtet hier nur eine größere Streuung. Deshalb wird auch für diese äquatoriale Population das Bestehen einer angeborenen Richtungstendenz bestätigt.

10. Es werden drei Hypothesen diskutiert, um die Verhaltensverschiedenheiten der Tiere während der beiden Perioden verschiedener Sonnenkulmination zu erklären. Eine ausführlichere Besprechung, in der wir auch die Mondorientierung behandeln wollen, wird in einer späteren Arbeit folgen (PARDI u. ERCOLINI, in Vorbereitung).

Bibliografia

- ERCOLINI, A.: Ricerche sull'orientamento astronomico di *Paederus rubrothoracicus* Goeze (Coleoptera-Staphylinidae). Confronto fra popolazioni provenienti da rive diversamente orientate. *Monit. zool. ital.* **70/71**, 416—429 (1963).
- Ricerche sull'orientamento solare degli Anfipodi. La variazione dell'orientamento in cattività. *Arch. Zool. ital.* **48**, 147—179 (1963).
- MARCHIONNI, V.: Modificazione sperimentale della direzione di fuga in *Talorchestia deshayesi* Aud. (Crustacea-Amphipoda). *Boll. Ist. Mus. Zool. Univ. Torino* **6** (1962).
- PARDI, L.: L'orientamento astronomico degli animali: risultati e problemi attuali. *Boll. Zool. U. Z. I.*, **24**, 473—523 (1957).
- Innate components in the solar orientation of littoral amphipods. *Cold Spr. Harb. Symp. quant. Biol.* **25**, 395—401 (1960).
- , e A. ERCOLINI: Ricerche sull'orientamento astronomico di Anfipodi litorali della zona equatoriale. II. L'orientamento lunare in una popolazione somala di *Talorchestia martensii* Weber. (In corso di stampa).
- A. ERCOLINI, V. MARCHIONNI e C. NICOLA: Ricerche sull'orientamento degli Anfipodi del litorale: il comportamento degli individui allevati in laboratorio sino dall'abbandono del marsupio. *Atti Accad. Sci. Torino, Cl. Sci. Fis. Mat. e Nat.* **92** (1957/58).
- , e F. PAPI: Ricerche sull'orientamento di *Talitrus saltator* (Montagu). (Crustacea-Amphipoda). *I. Z. vgl. Physiol.* **35**, 359—489 (1953).

Dr. A. ERCOLINI,

Istituto di Zoologia, Università di Firenze, Via Romana 17, Firenze (Italia)