

# Esattamenti e Cefalopodi

GIAMBATTISTA BELLO

## Anelli di calamaro, Molluschi e Cefalopodi

Circolava, qualche anno addietro, una storiella sulle conoscenze o, meglio, sull'ignoranza scientifica di certi studenti. A raccontarla era stato un consocio della Società Italiana di Malacologia, il quale, durante un'interrogazione sui Molluschi, aveva voluto aiutare lo studente inceppatosi sui Cefalopodi imbeccandolo con la domanda "Ha mai sentito parlare di calamari?" Per tutta risposta ebbe "Ah, sì, quelli ad anelli!"

L'aneddoto, che si commenta da sé, mi fornisce lo spunto per sottolineare come, per molti profani, i Cefalopodi non sono prontamente ascrivibili al *taxon* Mollusca. E questo per via della loro morfologia piuttosto difforme da quella di cozze, vongole, lumachine di mare, chioccioline e lumacconi terrestri. Come si può riconoscere, ad esempio, nelle braccia e nei tentacoli di polpi e calamari la struttura omologa, denominata piede, su cui la chiocciola striscia o con cui il cuore di mare si affossa nella sabbia? Più in generale, come si fa a capire, senza nozioni scientifiche adeguate, che i superattivi cefalopodi sono parenti stretti delle proverbialmente lente lumache? Tutti i lettori di NATURALMENTE sanno che la parentela fra Cefalopodi, Gastropodi, Bivalvi e le altre classi di Molluschi è stata ampiamente dimostrata già da qualche secolo mediante studi di morfologia, embriologia e, oggi, genetica.

Un aspetto sorprendente, nei Cefalopodi Coleoidei (praticamente tutti i cefalopodi viventi tranne la piccola famiglia Nautilidae), è l'uniformità del *bauplan*, vale a dire il piano organizzativo fondamentale o piano strutturale del corpo: il mantello, da globoso a cilindrico; le

braccia munite di ventose; la testa con occhi e cervello, situata fra le due precedenti strutture; inoltre, l'assenza di una conchiglia esterna. Tale uniformità è, fra l'altro, rivelatrice della compattezza filogenetica del *taxon* in questione.

Il problema che i teutologi evolvuzionisti si pongono è stabilire i processi attraverso cui si è realizzato il *bauplan* dei Coleoidei.

## Esattamenti

Focalizziamo l'attenzione sul complesso di braccia e tentacoli. Come ho già accennato, esso rappresenta, un carattere derivato (apomorfia) dal piede ancestrale (plesiomorfia) del mollusco progenitore comune a diverse classi (1). Abbiamo qui un bello e classico esempio di mutamento evolutivo di forma e di funzione di un organo: il piede strisciante di un mollusco ancestrale simil-patella si è evoluto in un insieme di otto braccia aventi il duplice ruolo deambulatorio e manipolativo negli Ottobranchi (o Ottopodi; polpi), o di otto braccia e due tentacoli aventi il quasi esclusivo ruolo manipolativo nei Decabranchi (calamari, totani, seppie, ecc.). È ancora dibattuto e per certi versi oscuro il percorso evolutivo che ha portato a questa trasformazione morfo-funzionale; ma ciò è, ai fini del presente articolo, un aspetto marginale.

Ampliando l'orizzonte, possiamo vedere casi evolutivi di simile portata in tutti gli altri gruppi sistematici. Ad esempio, gli arti anteriori dei Tetrapodi trasformati in braccia nei Primati o in ali negli Uccelli. In questi casi siamo più fortunati rispetto ai Cefalopodi Coleoidei,

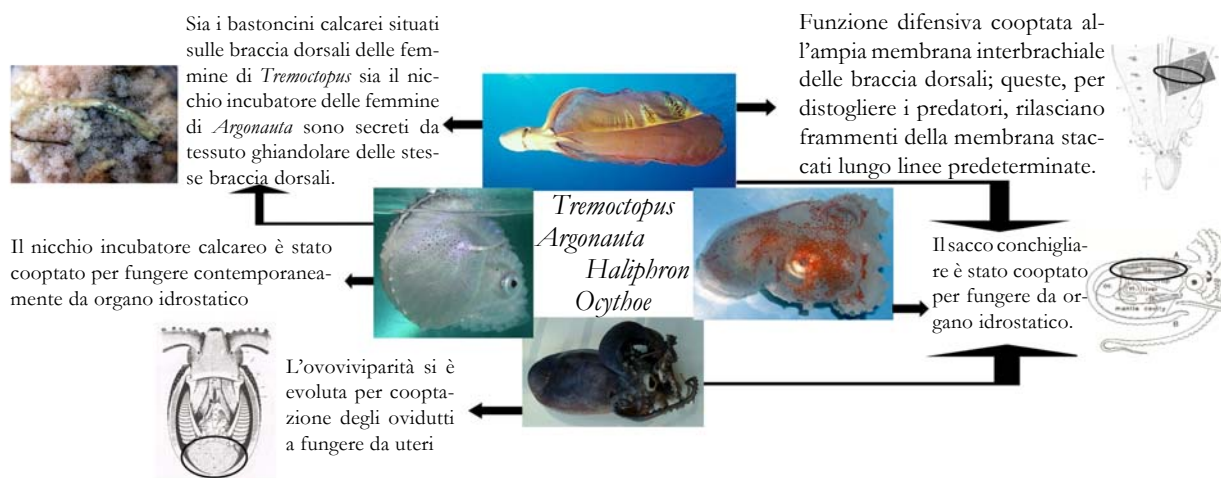


Fig. 1 Diagramma degli esattamenti nelle femmine degli Argonautoidei. La foto in alto a sinistra mostra i bastoncini calcarei di *Tremoctopus* (foto di R. E. Young); le quattro foto centrali riportano esemplari dei quattro generi (foto, dall'alto in senso circolare, di M. Conticelli e Pellicciari, R. E. Young, A. Miglietta, M. Vecchione). Gli ovali nei disegni, dall'alto a destra in senso orario, evidenziano: linea di frattura predeterminata nella membrana interbrachiale di *Tremoctopus* (da A. Portmann, 1952); organo idrostatico in *Ocythoe* (da A. Naef, 1923); "uteri", ovidotti altamente convoluti, di *Ocythoe* (da A. Naef, 1923).

giacché abbiamo una buona documentazione fossile a rivelarci la progressione delle trasformazioni. E, considerato che abbiamo parlato di Uccelli, ricordiamo come penne e piume, vale a dire formazioni cornee cutanee sorte in alcuni rettili per la conservazione del calore corporeo, hanno consentito, successivamente e grazie ad ulteriori eventi evolutivi, il volo degli Uccelli. Ecco, proprio quest'ultimo caso fu preso da Stephen Jay Gould ed Elisabeth Vrba (2) come primo esempio di esattamento (*exaptation*, nell'originale inglese), un termine coniato *ad hoc* dagli stessi Autori per descrivere quelle "caratteristiche che ora migliorano la *fitness* ma che non furono messe a punto dalla selezione naturale per il ruolo presente". Gould e Vrba proposero, inoltre, di "limitare il termine *adattamento*, come Darwin aveva suggerito, a caratteristiche messe a punto dalla selezione naturale per il ruolo presente". Mi permetto di suggerire caldamente, a tutti i lettori di NATURALMENTE che ancora non conoscano l'articolo di Gould e Vrba, di leggerlo. È molto interessante senza essere troppo tecnico; spazia su varie questioni evolutive e chiarisce, fra l'altro, l'inadeguatezza e l'improprietà del termine *pre-adattamento*, in quanto pregno di significato teleologico. *Adattamento* deriva dal latino *ad* + *aptus* = verso + atto (idoneo); quindi, *adattamento* è un carattere specificamente disegnato dall'evoluzione proprio per svolgere una determinata funzione, idoneo a tale funzione. Il termine italiano *adattamento*, peraltro, indica sia il carattere che si è evoluto, sia il processo che ha portato all'insorgenza di tale carattere. *Esattamento* è stato foggato sempre dal latino: *ex* + *aptus* = secondo + atto ('secondo' nel senso di "in conseguenza di" o "in relazione a"), cioè carattere che svolge una funzione per la quale può essere idoneo, a prescindere dai motivi per i quali si è evoluto. In definitiva, secondo quegli Autori, l'uso che una specie fa di un *adattamento* è una *funzione* specifica per la quale il carattere era sorto; l'uso di un *esattamento* è invece un *effetto*, una conseguenza di un carattere evolutosi per altre funzioni oppure insorto del tutto casualmente.

I lettori interessati all'argomento potranno prendere atto di vari esempi di esattamento cercando le parole *exaptation* o "esattamento" in *internet*, mediante uno dei motori di ricerca disponibili.

### Gli Argonautoidei

Avendo dedicato una serie di articoli di NATURALMENTE agli Argonautoidei, cefalopodi ottopodi passati dalla vita bentonica a quella olopelagica (3), utilizzo lo stesso *taxon* per osservare più da vicino alcuni casi di esattamento (4).

Come già ho avuto a scrivere, gli ottopodi dei generi *Argonauta*, *Ocythoe*, *Tremoctopus* e *Haliphron*, per assumere il modo di vita olopelagico, hanno acquisito il galleggiamento neutro e la capacità di mantenere pres-

so di sé le uova fecondate fino al momento della schiusa. Le femmine di tutti gli Ottopodi Incirradi, infatti, incubano le uova, siano esse fissate al substrato o, in una minoranza di casi, portate con sé.

Per poter assolvere quest'ultima funzione, i diversi generi hanno evoluto soluzioni diverse. Così, nelle femmine di *Tremoctopus* e *Argonauta*, del tessuto ghiandolare presente nelle braccia dorsali e relativa membrana interbrachiale produce specifiche strutture calcaree, a cui si ancorano i peduncoli delle uova fecondate ed emesse. Tali strutture hanno forma di due bastoncini, ognuno attaccato alla parte interna di ciascun braccio dorsale, in *Tremoctopus*, e forma di nicchio in *Argonauta*. La capacità di produrre materiale calcareo, da parte delle braccia dorsali, per l'ancoraggio delle uova è ritenuta un esattamento.

*Ocythoe tuberculata*, unica specie del genere *Ocythoe*, ha percorso un cammino evolutivo diverso per proteggere le uova. Ha trasformato gli ovidutti in uteri, al cui interno gli oociti fecondati compiono l'intero sviluppo embrionale, fino alla schiusa delle uova e alla fuoriuscita dei neonati. È questo l'unico caso di ovoviviparità noto nei Cefalopodi. Anche la cooptazione degli ovidutti a funzionare come uteri costituisce un caso di esattamento. Poco o punto si sa del sistema evoluto in *Haliphron* per l'incubazione delle uova.

Per quel che riguarda il galleggiamento neutro o idrostaticità, cioè la possibilità di stare sospesi a mezz'acqua senza significativo consumo di energie, abbiamo visto in un precedente articolo (5) come *Argonauta* abbia risolto il problema mediante il nicchio dalla duplice funzione. Le sue spire, infatti, oltre a dare ricetto alle uova fecondate, possono intrappolare una certa quantità di gas, tale da produrre una spinta verso l'alto e, così, bilanciare la spinta in direzione opposta causata dalla massa dell'animale. È altamente probabile che la seconda funzione del nicchio, quella idrostatica, sia secondaria, si sia evoluta cioè a partire dalla preesistente struttura calcarea per l'ancoraggio delle uova; sia, in altri termini, un esattamento.

Il traslucido nicchio incubatore è una formazione unica, presente solo nelle femmine del genere *Argonauta*. Le femmine degli altri tre generi di Argonautoidei, al fine di contrastare la spinta verso il basso dovuta alla densità corporea superiore a quella dell'acqua marina, hanno evoluto una caratteristica meno appariscente ma forse più avvincente: la vescica natatoria. Furono Andrew Packard e Maurizio Wurtz a scoprire per primi che il sacco conchigliare, pur avendo perso la sua funzione primaria di produzione della conchiglia interna, non era scomparso, bensì si era trasformato in una membrana capace di contenere gas e, quindi, di funzionare come organo idrostatico (6). Successivamente Vyaëslav Bizikov, un valente teutologo russo, ha osservato una struttura simile anche nei generi *Tremoctopus*

e *Haliphron* (7), il che fa pensare come il cambio di funzione della sacca conchigliare sia una sinapomorfia comune a tutti gli Argonautoidei, cioè un carattere derivato evolutosi nel progenitore comune a questo gruppo di ottopodi. La sua assenza in *Argonauta* è, in tale ottica, una condizione derivata, dovuta all'acquisizione della pseudoconchiglia esterna che, come s'è detto, svolge anche funzione idrostatica. Sembra quasi superfluo evidenziare come la cooptazione del sacco conchigliare per fungere da organo idrostatico sia un'ulteriore, significativo caso di esattamento.

Un esattamento sinapomorfico riguardante tutti gli Argonautoidei è rappresentato dalla tasca in cui l'ectocotile del maschio è racchiuso fino al raggiungimento della maturità (8). Il peculiare braccio copulatore di questi maschi è molto più lungo delle altre sette braccia e, per tale ragione, rimane avvolto su se stesso in un'apposita tasca situata sotto uno dei due occhi, in modo tale da non interferire con la mobilità dell'animale. Le pareti della tasca sono costituite dalla membrana interbrachiale orlante il braccio ectocotilizzato, che è stata cooptata per svolgere un'ulteriore, nuova funzione rispetto alle originarie (coadiuvante del nuoto, contenimento delle prede).

Concludo questa mini-sintesi degli esattamenti negli Argonautoidei con un altro caso concernente la stessa membrana interbrachiale. Quella di *Tremoctopus* è molto sviluppata su entrambi i lati delle braccia dorsali e, soprattutto, presenta delle linee trasversali regolarmente distanziate fra loro che continuano sulle braccia. Sono linee di frattura predeterminata, lungo le quali ciascun braccio può autotomizzarsi insieme a un frammento di membrana. Lo scopo dell'operazione, messa in atto in caso di attacchi da parte di predatori, è di ingannare questi: il frammento di membrana staccato, ornato da vistosi disegni ocelliformi, si distende nell'acqua come un fazzoletto e attrae il predatore, distraendolo, mentre il cefalopode si dilegua.



Fig. 2 Maschio prossimo alla maturità di *Tremoctopus* (foto di A. Villari); l'ovale evidenzia la tasca dell'ectocotile, contenente il lungo braccio ectocotilizzato avvolto su se stesso, è derivata, per cooptazione, dalla membrana interbrachiale dello stesso braccio.

## Evoluzione e bricolage

Gli esempi di eventi evolutivi qui considerati, che nel loro insieme hanno consentito ad un gruppo monofiletico di ottopodi la conquista dell'ambiente pelagico, sembrano rubricabili *in toto* nella casistica degli esattamenti, piuttosto che in quella degli adattamenti, nonostante noi tutti parliamo sempre di "adattamenti alla vita olopelagica". Abbiamo visto come un organo che ha dismesso una funzione (il sacco conchigliare) ne abbia assunta un'altra; come un altro organo (la membrana interbrachiale) sia stato ripetutamente cooptato per assolvere nuovi compiti aggiuntivi. Insomma, si ha l'impressione che l'evoluzione proceda più per successivi riadeguamenti di preesistenti strutture che per l'invenzione *ex novo* di caratteri "ad-atti". Può essere sufficiente considerare, sia pur a costo di estreme semplificazioni, la trasformazione delle due coppie di pinne dei Pesci negli arti dei Tetrapodi e, poi, quella delle gambe anteriori in ali negli Uccelli e in braccia nei Primati o, per una deviazione nel percorso, in ali nei pipistrelli. Tutto materiale già esistente, modificato e cooptato dall'evoluzione per svolgere nuovi compiti. Sulla cooptazione di caratteri preesistenti, è particolarmente illuminante l'articolo *Evolution and Tinkering* di François Jacob. Scrive il premio Nobel "L'azione della selezione naturale è stata spesso paragonata a quella di un ingegnere. Non mi pare questo un paragone adeguato. Primo, perché, contrariamente a quanto avviene nell'evoluzione, l'ingegnere segue un progetto in cui già intravede il prodotto finale. Secondo, perché l'ingegnere, per costruire un nuovo prodotto, ha a disposizione sia il materiale sia gli strumenti idonei allo scopo. Infine, perché gli oggetti prodotti da un ingegnere, quantomeno da un buon ingegnere, si avvicinano alla perfezione consentita dai mezzi dell'epoca. Al contrario, l'evoluzione è ben lontana dalla perfezione. Questo punto era stato ripetutamente sottolineato dallo stesso Darwin mentre combatteva contro la questione della creazione perfetta. [...] La selezione naturale non ha alcuna analogia con qualsivoglia aspetto del comportamento umano. Tuttavia, se si volesse giocare con i confronti, si dovrebbe dire che la selezione naturale non lavora come un ingegnere. Lavora piuttosto come un rabberciatore (*tinkerer*) che non sa esattamente cosa andrà a produrre, ma che usa tutto ciò che trova, siano pezzi di corda, frammenti di legno o vecchi cartoni; in breve, essa lavora come un rabberciatore che adopera quel che ha a disposizione per produrre un qualcosa che funzioni." (9). Ancora una volta viene, così, ribadita la non-teleologia dell'evoluzione dei viventi.

## Una precisazione e qualche considerazione

Potrei aver dato l'impressione, in questo articolo, che gli esattamenti riguardino solo strutture morfologiche. Corro ai ripari con un paio di esempi relativi a caratteri

molecolari e comportamentali. Uno dei rarissimi casi riferiti nella letteratura scientifica di esattamenti nei cefalopodi viventi concerne il cristallino, la lente dell'occhio, costruito con l'utilizzo di una molecola preesistente, un enzima nel caso specifico, il glutatione S-transferasi. È curioso che gli Autori della segnalazione di questo esattamento non siano teutologi. L'articolo originale di Gould e Vrba fa, come esempio di comportamento esattato, quello del cane che lecca il viso del padrone per attrarne l'attenzione. Esso deriverebbe dall'abitudine dei cuccioli di lupo di leccare il muso dei genitori per far loro regurgitare il cibo dallo stomaco e potersene nutrire. Siamo, quindi, di fronte a una nuova funzione per un vecchio carattere comportamentale. A distanza di trent'anni, il concetto di esattamento, nonostante l'evidenza della sua utilità nel dibattito evolutivista, non è stato ancora acquisito universalmente. Ad esempio, da una ricerca, sia pur poco approfondita, mi sono reso conto che tale concetto è stato di rado utilizzato dagli studiosi di Cefalopodi. Ho trovato, infatti, solo quattro riferimenti ad esattamenti in Cefalopodi, in altrettanti articoli, due dei quali sono opera di paleoteutologi e uno, come ho accennato sopra, di non-teutologi.

Conobbi Stephen Jay Gould (10 settembre 1941, 20 maggio 2002) oltre trent'anni fa, grazie ai suoi saggi della rubrica fissa *This view of life* nella rivista del Museo di Storia Naturale di New York *NATURAL HISTORY* (saggi poi riuniti in diversi libri, tradotti anche in italiano). Sin da allora e a dispetto del suo prematuro decesso, Gould non ha mai finito di stupirmi per la sua creatività geniale, non disgiunta da una profonda umanità. Mentre sto scrivendo questo articolo, egli avrebbe compiuto 70 anni. Non so se tra pochi mesi, ricorrendo

il decennale della sua scomparsa, la sua memoria sarà commemorata. Credo, comunque, che egli sia celebrato quotidianamente in molti di noi ogni volta che ci imbattiamo in un suo scritto. La sua opera, infatti, è viva, influente e stimolante.

Ah, quasi dimenticavo. Solitamente nei ristoranti spacciano, al posto degli anelli di calamaro, anelli di totano, che per qualcuno possono essere persino più saporiti ... ma sempre di frode si tratta!

Giambattista Bello

#### Bibliografia e note

- (1) Si veda una recente revisione in: S. Shigeno, T. Sasaki, T. Moritaki, T. Kasugai, M. Vecchione e K. Agata, 2008 *Evolution of the cephalopod head complex by assembly of multiple molluscan body parts: evidence from Nautilus embryonic development* JOURNAL OF MORPHOLOGY 269:1-17
- (2) S. J. Gould e E. Vrba, 1982 *Exaptation - a missing term in the science of form* PALEOBIOLOGY 8: 4-15
- (3) G. Bello, 2009 *Il polpo coi buchi* NATURALMENTE 22 (1): 46-48; 2009 *Il polpo pignatta* NATURALMENTE 22 (2): 34-37. Altri due articoli sono elencati rispettivamente alle note (5) e (8).
- (4) G. Bello, 2011 *Exaptations in Argonautoida* 4<sup>th</sup> INTERNATIONAL SYMPOSIUM *Coleoid Cephalopods Through Time*, Abstracts volume: 53
- (5) G. Bello, 2008 *Il polpo a vela* NATURALMENTE 21 (1): 55-57
- (6) A. Packard e M. Wurtz, 1994 *An octopus, Ocythoe, with a swimbladder and triple jets* PHILOSOPHICAL TRANSACTIONS OF THE ROYAL SOCIETY OF LONDON, B 344: 261-275
- (7) V. Bizikov, 2004 *The shell in Vampyropoda (Cephalopoda): morphology, functional role and evolution* RUTHENICA, suppl. 3: 1-88
- (8) G. Bello, 2010 *I maschi dei polpi olopelagici* NATURALMENTE 23 (1): 34-36
- (9) F. Jacob, 1977 *Evolution and tinkering* SCIENCE 196: 1161-1166 [Il passo riportato è stato tradotto da G. Bello]

