

La deposizione delle uova nei cefalopodi e l'evoluzione a rovescio

GIAMBATTISTA BELLO

Il polpo e la deposizione *big bang*

Una piccola cavità sul fondo del mare; all'interno, particolari di un corpo animale -occhi vigili e ventose e festoni di uova pendenti dal soffitto (Fig. 1). È una tipica ripresa subacquea, di quelle appaganti per il fotografo che si avventura sotto la superficie del mare. Non si tratta di uno scatto particolarmente difficoltoso, la femmina di polpo di lì non si sposta e la si può inquadrare, mettere a fuoco e fissare sulla pellicola o nella memoria elettronica, con tutta calma. I lettori interessati potranno osservare, nei siti *web* di fotografia subacquea, numerose immagini di femmine di polpo intente a incubare il frutto della loro riproduzione.

Gli acquariologi che hanno trattato coi polpi sanno bene che questi splendidi animali hanno vita breve. La permanenza o, meglio, la visibilità nella vasca d'acquario può divenire brevissima se l'individuo immesso è una femmina fecondata -condizione che si scopre solo dopo- che, ben presto, s'infilerà in qualche anfratto della vasca, depositerà le uova e resterà lì a incubarle, senza più uscire nemmeno per alimentarsi, per diverse settimane, fino alla schiusa delle uova. Quello, però, è un momento glorioso, con migliaia e migliaia di polpetti, lunghi appena 2 mm, che, nel giro di minuti, schiudono dalle uova e si dirigono a piccoli balzi verso le fonti luminose, dando l'impressione di un continuo zampillio. I micromovimenti attivi sono compiuti a getto, con l'acqua espulsa dal mantello attraverso l'imbuto, seguiti da microspostamenti passivi verso il basso, per gravità, nei momenti d'inattività. I neonati di polpo hanno il corpo strutturato come gli adulti, seppur con proporzioni diverse, avendo l'apparato brachiale molto ridotto rispetto al mantello.



Fig. 1 Femmina di *Octopus vulgaris* intenta all'incubazione delle uova; Capri, -30 m (fotosub di Giovanni Naldi).

Quanto ho concisamente descritto è stato definito, nel gergo dei teutologi (gli studiosi di cefalopodi), deposizione *big bang*, con ironico riferimento alla teoria dell'esplosione primordiale universale: la femmina, sessualmente matura e fecondata, emette le proprie uova in un sol colpo. La schiusa delle uova è altrettanto *big bang*.

È essenziale specificare che il polpo di cui ho finora detto è quello comune del Mediterraneo, *Octopus vulgaris*, una delle circa 300 specie ascrivibili alla famiglia Octopodidae.

La riproduzione di questo cefalopode è quella meglio descritta in assoluto, e nella letteratura scientifica e in quella non specialistica. Raggiunta la maturità sessuale all'età di circa un anno, la femmina si accoppia con uno o più maschi, ricevendo da questi alcune spermatofores (pacchetti di spermatozoi; ne abbiamo parlato in un precedente articolo di NATURALMENTE (1)). Qualche tempo dopo, la femmina si ritira in una cavità idonea e deposita le uova, sospendendole in grappoli al soffitto del rifugio. Ciascuna femmina depone 150.000-400.000 uova di forma ovoidale e di piccole dimensioni, lunghe circa 2 mm (2). Come s'è accennato, queste saranno custodite attivamente dalla madre, che provvederà a smuoverle in continuazione con le braccia e con moderati getti d'acqua dall'imbuto, al fine di ossigenarle ed evitare il deposito su di esse di materiali estranei. L'incubazione delle uova è praticata da tutti gli ottopodi incircati (3) e la sua durata è proporzionata alla grandezza delle uova, nonché inversamente proporzionale alla temperatura dell'acqua. Nel caso del polpo comune mediterraneo, lo sviluppo dell'uovo fecondato si completa in un periodo variabile da uno a tre mesi. A schiusa avvenuta, la madre muore. Si tratta, pertanto, di un tipo di riproduzione semelipara, in contrapposizione a quella iteripara, tipica, ad esempio, della stragrande maggioranza dei pesci, il cui ciclo biologico si estende per più anni e che, anno dopo anno, si riproducono.

Le modalità riproduttive di *Octopus vulgaris*, soprattutto la mancata alimentazione durante il periodo di custodia delle uova e il conseguente decesso, sono state un po' mitizzate. Di certo, la semeliparità di questa specie, come della stragrande maggioranza dei cefalopodi di cui abbiamo contezza, è geneticamente codificata, al pari di una miriade di altri viventi; basti pensare agli insetti.

Oggi sappiamo che anche i polpi maschi muoiono al termine dell'unica stagione riproduttiva.

A questo polpo spetta il podio del cefalopode più studiato e osservato, in natura come in cattività, per via della facilità del mantenimento in acquario, che lo ha reso un eccellente animale da laboratorio, e all'ambiente naturale di vita, che ne permette l'osservazione subacquea diretta. I primi studi a noi noti risalgono ad Aristotele; accurate testimonianze sono rese anche da Plinio il Vecchio.

La deposizione multipla

Grazie alle osservazioni sul polpo comune e su qualche altra specie e grazie, anche, alle prove che tutte queste specie fossero semelipari, il mondo della scienza era convinto che i cefalopodi coleoidei (4) fossero riproduttori di tipo *big bang*, con un'unica differenza tra loro: le femmine di calamari, totani e seppie muoiono subito dopo l'emissione delle uova senza incubarle, le femmine di polpo al termine dell'incubazione.

Un grande della teutologia mondiale, Sigurd von Boletzky, svizzero di formazione ma operante in Francia a Banyuls-sur-Mer, presso il *Laboratoire Arago* del CNRS, pubblicò nel 1987 un articolo scientifico in cui descriveva l'emissione frazionata nel tempo delle uova da parte di femmine di *Sepia officinalis*, la seppia comune del Mediterraneo (5). Si attestava, così, inequivocabilmente, l'esistenza della deposizione multipla in un cefalopode coleoideo, fenomeno nuovo e inimmaginato per questo taxon (6).

La spiegazione del fenomeno è prontamente intuibile. La seppia comune produce uova piuttosto grandi (diametro = 8-10 mm), cioè con un volume 300-400 volte superiore a quello dell'uovo del polpo comune. Se la seppia deponesse un unico lotto di uova, la sua produzione sarebbe limitata alle sole uova contenibili nell'ovario, da 150 a 550, secondo la dimensione della femmina. È pur vero che le seppie neonate, che assumono da subito un modo di vita bentonico, hanno una sopravvivenza nettamente più alta dei neonati di polpo, planctonici. Il loro numero, evidentemente, in caso d'emissione unica, sarebbe comunque troppo basso per garantire l'omeostasi della popolazione. La soluzione evolutiva, pertanto, è stata la produzione di un numero maggiore di oociti, idoneo alla conservazione nel tempo della popolazione, mediante la loro maturazione, fecondazione ed emissione a lotti distinti, distanziati di alcuni giorni uno dall'altro. Al termine della stagione riproduttiva, lunga alcune settimane, pertanto, ciascuna femmina avrà deposto qualche migliaio di uova, assicurando una discendenza numericamente adeguata. Ulteriori vantaggi della deposizione multipla sono la distribuzione delle uova su un ampio arco di tempo, il che contrasta eventuali momentanee condizioni ambientali sfavorevoli, nonché la ripartizione nel

tempo dello sforzo energetico per la riproduzione. I vantaggi sono particolarmente evidenti in specie di piccole dimensioni che si riproducono con uova relativamente grandi, come i sepiolidi (7).

La riproduzione con deposizione multipla si riflette anche nelle dimensioni eterogenee degli oociti presenti nell'ovario maturo o in avanzato stato di maturazione (Fig. 2).



Fig. 2 Insieme degli oociti di una femmina di *Sepioloideus affinis* estratti dall'ovario; si apprezzano elementi di varie dimensioni, a diverso stadio di sviluppo (foto di Adrienne Deickert).

La frequenza della distribuzione di taglia degli oociti è, infatti, polimodale, come se ci fosse un treno di pacchetti di oociti a diverso stadio di sviluppo che, accrescendosi col progredire dei processi ovogenetici, avanzano contemporaneamente verso la maturazione (Fig. 3).

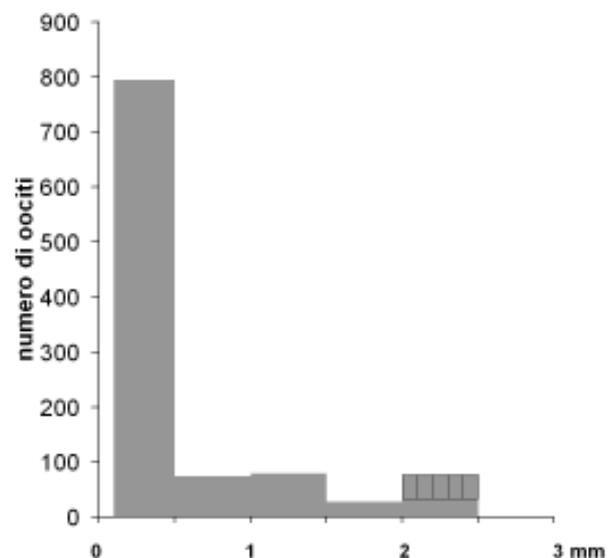


Fig. 3 Distribuzione di frequenza, polimodale, delle dimensioni degli oociti di una femmina di *Sepietta oweniana*; gli elementi maturi sono indicati con una zigzagatura verticale (da Bello & Deickert, 2003).

I lavori di Boletzky sulla riproduzione della seppia comune, frutto d'osservazioni condotte su femmine in cattività, ebbero l'effetto di un velo squarciato su una verità mal nascosta e alla portata di chiunque avesse

analizzato i dati già disponibili nella letteratura scientifica; ma di questo dirò più avanti. Questi risultati, soprattutto, ebbero un enorme effetto propulsivo, stimolando numerosi studiosi a rivolgere l'attenzione, con occhi nuovi, alle modalità riproduttive dei cefalopodi. Una delle prime fu Adrienne Deickert, studentessa di Heidelberg (Germania) che svolse il lavoro per la tesi di dottorato presso il *Laboratoire Arago* di Banyuls-sur-Mer, proprio sotto la guida di Boletzky. Oggetto dei suoi studi furono alcune specie di sepiolidi, i cefalopodi più piccoli del Mediterraneo (Fig. 4), le cui femmine producono uova "grandi", relativamente alle loro dimensioni corporee (2). Fu così scoperto che anche queste specie, il cui ciclo vitale è lungo un mezzo anno, si riproducono mediante deposizione multipla. Accenno che, oltre agli aspetti puramente scientifici, la scoperta della deposizione multipla ha valore applicativo per le specie d'importanza commerciale. Al fine dell'applicazione di modelli matematici per la gestione degli *stock* di organismi marini, è indispensabile conoscere, fra i vari parametri, il numero medio di uova prodotte da una femmina; i conteggi delle uova (= produzione totale) rivisti tenendo conto della deposizione multipla sono risultati, infatti, sempre più alti di quelli disponibili in precedenza.



Fig. 4 Coppia di *Sepietta obscura* in fase post-copulatoria, maschio a sinistra e femmina a destra; la parte visibile di ciascun animale è lunga 2,8 cm circa (foto di Adrienne Deickert tratta da A. Deickert, 2009. Reproductive mode in the genus *Sepietta* (Cephalopoda: Sepiolidae). *Bollettino Malacologico*, 45 suppl.: 87-94).

Evoluzione delle modalità di deposizione

In quegli anni prese a circolare in maniera informale una teoria basata sui seguenti fenomeni:

1. il polpo comune ha uova "piccole" ed è depositore *big bang*;
2. la seppia comune, diversi sepiolini (generi *Sepiolo* e *Sepietta*), *Octopus chierchiae* (specie esotica di polpo (6)), hanno uova "grandi" e sono depositori multipli.

Teoria: la deposizione multipla si è evoluta in specie con uova grandi a partire dalla deposizione unica (*big*

bang), tipica di specie a uova piccole, al fine di produrre una prole sufficiente a garantire l'omeostasi delle popolazioni.

Fin qui, tutto meraviglioso, sia la scoperta e descrizione di un fenomeno nuovo, sia la giustificazione teorica dello stesso.

I primi cefalopodi pelagici -totani, di difficilissimo mantenimento in cattività- esaminati con occhio attento alla modalità riproduttiva, risultarono essere riproduttori multipli, pur avendo uova "piccole"! È evidente, si pensò, che la mortalità nelle prime fasi del ciclo vitale è così alta da aver sollecitato l'evoluzione della deposizione multipla anche in queste specie.

Negli ultimi due decenni, gli studi sulla riproduzione dei cefalopodi sono stati numerosissimi. È stata prodotta anche qualche revisione che ha messo insieme i risultati disponibili ed elaborato un quadro complessivo (8). Oggi sappiamo che riproduzione con deposizione multipla è tipica della stragrande maggioranza dei cefalopodi (seppie, totani, calamari, sepiolini, polpi, ottopodi cirrati); solo una minoranza di specie effettua la deposizione delle uova in un unico lotto.

È sufficiente un esame cladistico (9), anche molto superficiale, per rivelare l'impossibilità che, nei cefalopodi, la modalità riproduttiva con deposizione multipla delle uova sia derivata evolutivamente dalla deposizione unica; è vero, piuttosto, il contrario.

La diffusione in tutti i subtaxa dei cefalopodi coleoidei della riproduzione con emissione multipla delle uova, evidenzia come questa costituisca la modalità base da cui si è evoluta, solo in poche specie, la deposizione *big bang*. Ancora una volta, fu Boletzky a sottolineare questi aspetti, nell'ambito di uno studio di più ampio respiro (10).

Vale la pena di aggiungere che la riproduzione con deposizione multipla stagionale è nota in molti organismi marini, tassonomicamente diversificati, come pesci ossei, pesci cartilaginei, crostacei e molluschi gasteropodi, anche con ciclo biologico pluriennale.

Dal particolare al generale, errando

Al di là del discorso sulle modalità riproduttive dei cefalopodi, mi preme porre l'accento, in questa vicenda, su un aspetto d'ordine generale. Come, cioè, un'idea radicata e universalizzata possa ostacolare il progresso scientifico; evenienza che, da quando l'Uomo ha iniziato a fare scienza, si è sempre riproposta, ritardando, per fortuna solo temporaneamente, il suo progredire.

La deposizione *big bang* in *Octopus vulgaris* e in poche altre specie, frutto d'osservazioni dirette, ripetute e consolidate, era stata assunta a paradigma universale del modo riproduttivo dei cefalopodi. Eppure, sotto gli occhi di tutti, c'erano altri dati che raccontavano una storia diversa. Mi riferisco, ad esempio, alla revisione della biologia dei cefalopodi del Mare Catalano di

Katharina Mangold-Wirz risalente al 1963 (11). La studiosa svizzera, anch'essa operante presso il *Laboratoire Arago* di Banyuls-sur-Mer, aveva evidenziato come nell'ovario delle femmine di tante specie coesistessero oociti a vario stadio di sviluppo, da affatto immaturi a completamente maturi. Riesaminando la faccenda col senno del poi, appare straordinario come né lei, né i tanti qualificati lettori di quei dati avessero compiuto l'ovvia deduzione che le specie con oociti a maturazione differenziata deponessero le uova in modo frazionato nel tempo, fossero, in altre parole, depositrici multiple. E appare ancora più straordinario come la deposizione multipla delle uova, con l'attestazione inequivocabile della sua presenza in *Sepia officinalis* e in poche altre specie, fosse dappprincipio considerata l'eccezione o, in termini, cladistici, un'apomorfia, vale a dire un carattere derivato dalla condizione plesiomorfa (cioè, la situazione di base), rappresentata dalla modalità di deposizione unica del polpo comune. In altri termini, dal particolare si era dedotto, errando, il generale.

Quando ripenso a questo e a casi simili, mi sovviene la storiella zen del giovane desideroso di apprendere la verità. Il maestro l'accolse e, chiestogli se desidera del tè, iniziò a versargliene in una tazza, fino a colmarla e a farne scorrere sul tavolo e sul pavimento. Il giovane, quando finalmente osò intervenire, chiese al maestro perché continuasse a versare tè nella tazza oramai colma. Il monaco, che di fatto aveva provocato tale domanda, sentenziò che la mente dell'allievo era come una tazza già piena: per farvi entrare un nuovo modo di pensare, bisognava prima sgomberarla da quello vecchio. Processo che, come abbiamo visto nel caso della riproduzione di polpi e seppie, non è occorso automaticamente, tanto da far immaginare, in un primo momento, un progresso evolutivo addirittura a rovescio rispetto a quello effettivo.

Giambattista Bello

Note e riferimenti bibliografici

- (1) Bello G., 2010 - I maschi dei polpi olopelagici. *NATURALMENTE*, 23(1): 34-36.
- (2) I termini "piccole" e "grandi" riferiti alle dimensioni delle uova degli ottopodidi hanno valore relativamente alle dimensioni del corpo materno; da ciò dipende il modo di vita dei neonati, se planctonico o bentonico. Si veda: Boletzky S.v., 1974. The «larvae» of Cephalopoda: a review. *Thalassia Jugoslavica*, 10: 45-76.
- (3) Boletzky S. v., 1994. Embryonic development of cephalopods at low temperatures. *Antarctic Science*, 6: 139-142.
- (4) I Cefalopodi viventi sono tutti ascrivibili alla sottoclasse Coleoidea, a parte le poche specie di *Nautilus*, appartenenti a Nautiloidea.
- (5) Boletzky S. v., 1987. Fecundity variation in relation to intermittent or chronic spawning in the cuttlefish, *Sepia officinalis* L. (Mollusca, Cephalopoda). *Bulletin of Marine Science*, 40: 382- 387.

(6) In realtà, qualche caso di deposizione multipla era stato descritto in precedenza, ma era passato pressoché inosservato; si veda: Rodaniche A.F., 1984. Iteroparity in the lesser Pacific striped octopus *Octopus chierchiae* (Jatta, 1889). *Bulletin of Marine Science*, 35: 99-104. Lo stesso Boletzky aveva accennato a diverse modalità riproduttive, in aggiunta a quella di tipo *big bang*, già negli anni '70. Fu solo a partire dalla sua attività degli ultimi anni '80, tuttavia, che la comunità scientifica prese piena coscienza dell'esistenza della deposizione multipla nei cefalopodi.

(7) Bello G. & Deickert, A., 2003. Multiple spawning and spawning batch size in *Sepietta oweniana* (Cephalopoda: Sepiolidae). *Cahiers de Biologie Marine*, 44 : 307-314.

(8) Rocha, F., Guerra A. & Gonzalez A.F., 2001. A review of reproductive strategies in cephalopods. *Biological Reviews*, 76: 291-304.

(9) La cladistica (dal greco *klados* = ramo) è una branca della biologia che definisce le relazioni evolutive fra gli organismi basandosi sulle similitudini *derivate*. È un metodo di analisi rigoroso che utilizza le *proprietà derivate condivise* (sinapomorfie) degli organismi oggetto di studio. L'analisi cladistica costituisce la base della maggioranza dei sistemi moderni di classificazione biologica che cercano di raggruppare gli organismi secondo le relazioni evolutive. [tradotto da *Wikipedia*, la *enciclopedia libre*. <http://es.wikipedia.org/wiki/Clad%C3%ADstica>]

(10) Boletzky S.v., 1993. Development and reproduction in the evolutionary biology of Cephalopoda. *Geobios*, 26(suppl. 1): 33-38.

(11) Mangold-Wirz K., 1963. Biologie des Céphalopodes benthiques et nectoniques de la Mer Catalane. *Vie et Milieu*, suppl. 13: 1-285.

