

G. CEI
Istituto di Zoologia della R. Università di Firenze

BIBLIOTECA
JORGE D. WILLIAMS

Considerazioni filogenetiche sopra alcune particolari strutture degli organi respiratori in *Cyclostoma elegans* MüLL.

Estratto dal "BOLLETTINO DI ZOOLOGIA", pubblicato dall'Unione Zoologica Italiana
Anno XIII - N. 5-6 1942



CASA EDITRICE LIBRARIA
ROSENBERG & SELLIER

TORINO (111)
Via Andrea Doria N. 14
ANNO 1942-XX

Considerazioni filogenetiche sopra alcune particolari strutture degli organi respiratori in *Cyclostoma elegans* MÜLL.

In una mia precedente nota (1941) avevo compiuto un esame stologico in generale della cavità palleale nel *Cyclostoma elegans* MÜLL (1). Dal confronto tra le caratteristiche degli organi e dei tessuti aventi funzioni respiratorie in questo mollusco e gli organi e i tessuti corrispondenti in altre forme ad *habitat* diverso e con diversa posizione sistematica e filetica, avevo riconfermata la posizione del *Cyclostoma* come stadio terminale di una serie di trasformazioni e modificazioni morfologiche accompagnanti una evoluzione fisiologica ed ecologica espressa dal passaggio d'ambiente: dall'abbandono, cioè, del dominio acquatico e dall'adattamento alla vita terrestre.

Era perciò risultata in questo Prosobranco, da un lato la persistenza di strutture e di disposizioni proprie delle forme acquatiche, quali l'osfradio o Organo di SPENGLER, l'apertura del mantello sprovvista di pneumostoma, la presenza di certi elementi istologici come le cellule a pilastro del connettivo e le cellule ciliate, dall'altro dei segni apprezzabili di convergenza verso l'organizzazione tipicamente aericola degli apparati respiratori dei Polmonati (comparsa degli endoteli vasali, vascolarizzazione completa della membrana palleale, disposizione e costanza dell'albero venoso polmonare). Ciò mi induceva quindi a considerare il *Cyclostoma* come forma in cui si era realizzata una condizione morfologica intermedia tra i Proso-

(1) CEI G. — Osservazioni sull'apparato respiratorio del *Cyclostoma elegans* MÜLL., *Boll. di Zool.*, N. 1-2, A. XII, 1941.

branchi acquatici e i Polmonati, nella sua evoluzione ecologica dall'ambiente limnico originario a quello terrestre, e tale veduta veniva altresì suffragata da mie osservazioni sperimentali sulla resistenza relativa di questi animali alla sommersione continua.

Riprendendo alcune osservazioni di MOQUIN-TANDON (1853) di CLAPARÈDE (1858) e di GARNAULT (1887) (1), venni portato dal mio esame microscopico a ritenere effettivamente che una certa struttura, riscontrabile sulla faccia interna del mantello, presso il suo margine anteriore, ispessito, sia un organo residuale di una antica branchia, ora scomparsa, ma funzionante nelle forme progenitrici degli attuali Cyclostomi. L'organo starebbe dunque a rappresentare un'altra, e molto significativa, prova delle avvenute trasformazioni morfologiche e funzionali che accompagnano, nell'evoluzione, i mutamenti di ambiente subiti.

Mi sembra però opportuno aggiungere adesso alcune delucidazioni sulla mia, allora molto generica, ammissione, sul valore, cioè che io annetto a questo cosiddetto « organo atrofico », per quello che ne concerne l'origine e le omologie presenti, e sul significato assunto dalle successive trasformazioni e riduzioni di organi, legate alla attuale presenza della struttura in questione. Infatti PELSENEER in un suo lavoro (1895), peraltro interessante, sulle forme polmonate di Prosobranchi e sui Polmonati neobranchiati (2), nega recisamente qualsiasi rapporto di questo « rudimento » con i veri ctenidi funzionanti, dichiarando trattarsi di una disposizione del tutto incidentale e affatto omologa per posizione alle branchie, anche a quelle stesse (Littorinidi, Ceritidi) dove la riduzione, dovuta alle condizioni di vita speciali, è più o meno avanzata. Dicendo che tale struttura del mantello, costituita da 7 o 8 creste parallele di altezza variabile, percorse da spazi vascolari venosi di notevoli dimensioni, « corrispondeva bene alle interpretazioni datene » da MOQUIN-TANDON e da GARNAULT, io non intendevo con ciò sostenere che queste creste fossero il risultato « terminale » di un processo riduttivo dello ctenidio, che effettivamente, quando esiste, non è situato nello spazio occupato da dette creste, nè, tanto meno, segue la loro estensione in superficie.

(1) Vedi lavoro citato sopra.

(2) PELSENEER, P. — Prosobranches aériens et Pulmonés branchifères, *Arch. de Biol.*, F. II, T. XIV, 1895.

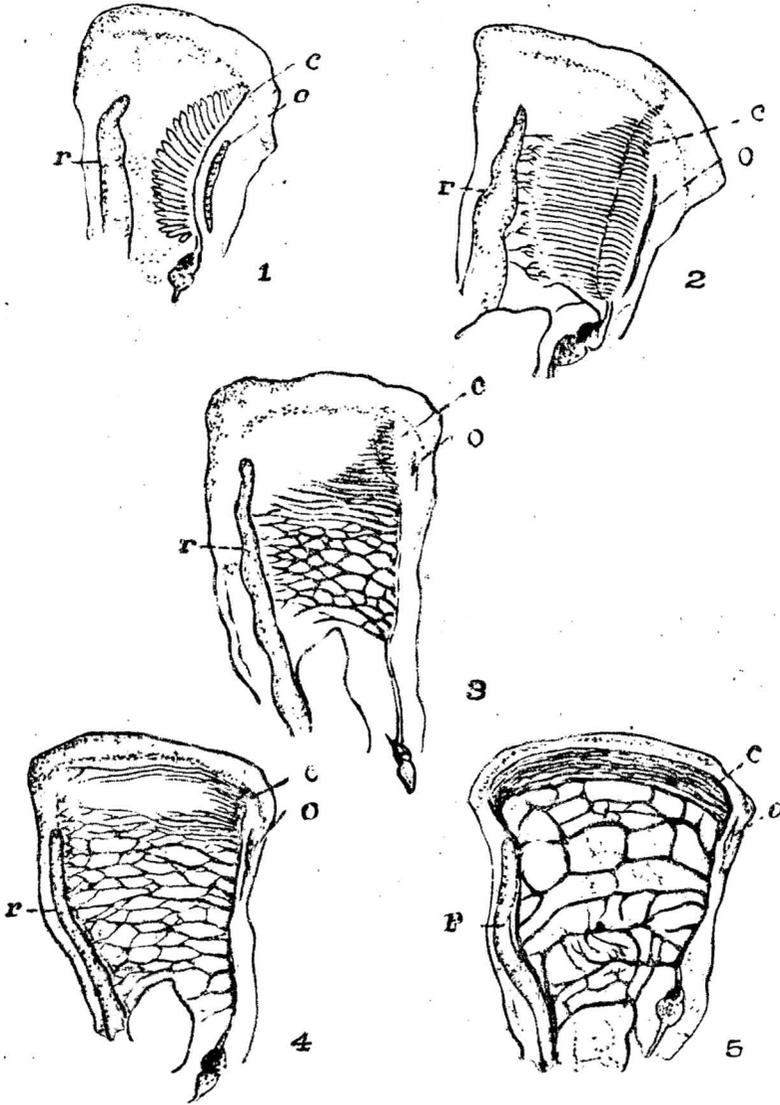


Fig A. — Evoluzione delle strutture respiratorie palleali in una serie ecologico-filetica di Gasteropodi Prosobranchi (rappresentazioni semischematiche ingrandite). 1) *Lacuna crassior*; 2) *Littorina rudis*; 3) *Cerithidea obtusa*; 4) Forma ipotetica di prosobranchio ed organizzazione respiratoria intermedia tra *Cerithidea* e 5) *Cyclostoma elegans* ;
r, retto; c, ctenidio; o, osfradio. (1, 2, 3. secondo PELSENEER).

Se si considerano, successivamente, le figure semischematiche da me riportate nella Fig. A ci si rende, mi sembra, abbastanza conto, e utilizzando in parte le osservazioni medesime di PELSENER, del processo molto probabile che potrebbero aver seguito le strutture circolatorie e respiratorie palleali del *Cyclostoma* durante le vicende evolutive che contrassegnarono la sua graduale carriera ecologica di organismo limnico, anfibio o intercotidale e finalmente aericolo.

Nella Fig. A, 1 che rappresenta la branchia e il mantello di *Lacuna crassior* e alla quale si possono riferire tutti i Prosobranchi, marini o limnici, abitanti in profondità o comunque a sola respirazione acquatica, è significativa l'assenza di definita vascolarizzazione della membrana palleale, v'è un osfradio ben costituito e, soprattutto, le lamelle dello ctenidio, sviluppate regolarmente in tutta la loro lunghezza, sono alte e ristrette alla loro base senza prolungamenti o espansioni nella parete mantellare.

Nella Fig. A, 2. invece (*Littorina rudis*), sono raffigurate le modificazioni insorte in una forma di scogliera tipicamente intercotidale e anfibia già avviata all'indipendenza dall'ambiente acquatico e all'utilizzazione dell'O₂ aereo, a più forte pressione. Per motivi evidentemente meccanici, ma anche in gran parte fisiologici, (bilancio respiratorio) le lamelle branchiali si sono fatte meno alte, più ridotte, e, per gran parte della loro estensione, si sono prolungate, nel mantello, in rughe lineari definite, vascolarizzate, preludio di un albero venoso palleale funzionante, con attive funzioni respiratorie. E' da notare che queste propaggini vascolari crestiformi sono già, in *Littorina*, a decorso pressochè parallelo al margine palleale anteriore. D'altra parte, anche dal seno venoso della regione rettale già cominciano qua ad accennarsi abbozzi di tronchi vascolari afferenti con frequenti ramificazioni in direzione delle propaggini ctenidiali.

In *Cerithidea* si realizzano (Fig. A, 3) condizioni evidentemente ancor più corrispondenti alle abitudini di vita oramai quasi costantemente aericole; a grande differenza delle restanti forme dei Ceritidi, spiccatamente acquatiche, marine o d'acque salmastre. Siffatto grado di evoluzione funzionale par-

rebbero altresì aver raggiunto, a detta di SEMPER (1), alquanto Neritine esotiche (Filippine, Isole Palau, ecc.). In *Cerithidea*, mentre il letto venoso si è esteso, verso il fondo della cavità mantellare, e vi si sono fatte ben distinte le diramazioni e le anastomosi dei numerosi tronchi vasali neoformatisi, in sostituzione delle primitive rughe vascolari allungate dello stadio di *Littorina* e delle loro originarie, corrispondenti, lamelle ctenidiali, anteriormente i tronchi allungati, paralleli al margine palleale esterno, permangono, insieme ad un residuo molto modesto dello ctenidio, le cui espansioni lamellari divengono già estremamente basse. L'osfradio, ridotto fino dallo stadio di *Littorina*, riveste qui carattere di organo vestigiale o trasformato. Nella regione rettale le lacune che, nello stadio precedente, furono viste orientarsi verso una definita disposizione vasale, accentuano adesso questo carattere, e finiscono col saldarsi insieme ai nuovi tronchi afferenti venosi, sorti in relazione alla scomparsa totale della porzione dello ctenidio più vicina al fondo della cavità palleale.

Con lo stadio di organizzazione espresso dalla Fig. A, 4, si vuole rappresentare una possibile modalità filogenetica di passaggio alla struttura respiratoria attuale del *Cyclostoma* tramite una ipotetica forma intermedia, anche in senso ecologico, tra detta specie e i prosobranchi tipo *Cerithidea*. In questo mollusco ipotetico sarebbe proseguita la riduzione accentuata dello ctenidio, limitato solo ad un rudimento anteriore, posto sul decorso della grande vena polmonare afferente. L'osfradio, viepiù ridotto, si verrebbe inoltre spostando anteriormente, rispetto all'albero venoso palleale.

I tronchi paralleli, ancestrali, di derivazione branchiale, sarebbero sostituiti, per la maggior parte, da una vera regolare vascolarizzazione del mantello con accresciute anastomosi: però nella regione anteriore rimarrebbe ancora un certo numero di tronchi paralleli, residui, dovuti allo ctenidio, i quali, come indica la Fig. A, 4 potrebbero essersi estesi, per motivi filogenetici non facilmente identificabili, in posizione più marginale nei confronti del bordo palleale esterno, ispessito e contrattile. Non vi è infatti, niente in contrario a che questi tronchi allungati, crestiformi e paralleli, non

(1) SEMPER Die natürlichen Existenzbedingungen der Thiere, Bd. I. pp. 234-235.

debbano essere comparsi anche in sede molto anteriore, specialmente nel caso prospettato, rimanendo ancora « *in loco* » un rudimento esclusivamente marginale dello ctenidio da cui evidentemente, queste nuove strutture derivano, in tutti i casi finora esaminati e ricordati.

Altro perfezionamento strutturale in una tale ipotetica forma di passaggio sarebbe la costituzione di un seno collettore venoso dal grande seno perirettale, in continuazione con un grande tronco venoso ramificato, connesso all'albero venoso già delineato e a cui sopra accennammo.

Da questa forma ipotetica di passaggio all'organizzazione respiratoria attuale del *Cyclostoma*, completamente aerico o l o , il passo è breve (Fig. A, 5).

L'albero venoso e le sue anastomosi divengono netti e costanti e così si accentua lo sviluppo del seno collettore di derivazione perirettale; l'osfradio si riduce moltissimo e si sposta innanzi verso il margine palleale; lo ctenidio si confonde definitivamente con la grande vena polmonare afferente, ma alcuni tronchi paralleli crestiformi originatisi, secondo quanto abbiamo detto prima, dalle sue estreme lamelle anteriori, rimangono, in numero di 7 o 8, si allungano straordinariamente, anastomizzandosi in parte, e si congiungono con il tronco venoso sorto dal seno collettore perirettale. Essi divengono l'apparato visto da MOQUIN-TANDON e da GARNAULT ed interpretato come « *branchia atrofica* » residuale, stante il suo aspetto microscopico. Si realizza perciò, nell'insieme, in *Cyclostoma*, un apparecchio polmonare regolarmente funzionante, veramente analogo a quello dei Polmonati, dove il liquido circolante può ricevere una sufficiente arterializzazione.

Dopo averlo seguito con la ricostruzione di una serie di corrispondenze filogenetiche-morfologiche, quale reale valore evolutivo, possiamo attribuire dunque all'organo suddetto, ritenuto da alcuni ctenidio rudimentale? Esso risulta indubbiamente unito da comunanza di radici filetiche allo ctenidio tipico, preesistente nelle forme puramente acquatiche, che è l'unica struttura originaria da cui possono derivare dei tronchi vascolari crestiformi, come quelli che formano le rughe parallele del margine palleale anteriore del *Cyclostoma*: i motivi fisiologici o funzionali onde questi tronchi paralleli si presentano, nel corso dell'evoluzione ecologica dei Gasteropodi Prosobranchi, furono già prima considerati, parlando dello stadio iniziale del passaggio di



Fig. B. — Evoluzione regressiva della gh. ipobranchiale del mantello, fino a definitiva scomparsa nella stessa serie filetica, in rapporto ai cambiamenti di ambiente. (sezioni semischematiche ingr. della cavità palleale). 1) *Lacuna crassior*; 2) *Littortna littorea*; 3) *Littortna rudis*; 4) *Cyclostoma elegans*.

r, retto; c, ctenidio; gh ip, ghiandola ipobranchiale; x, tronchi vascolari allungati derivati dallo ctenidio scomparso, (1,2,3, secondo PELSENER).

ambiente in *Littorina* e nelle forme intercotidali analoghe. D'altra parte si tratta sempre di una struttura che sarebbe inesatto definire « residuale » in quanto rappresenta in certo senso un vero e proprio sviluppo di una disposizione morfologica di sostituzione, rispetto allo ctenidio e in relazione filetica con la presunta graduale scomparsa di questo.

Io ritengo che si debba riconoscere valore indicativo a quest'organo, testimone di una evoluzione strutturale strettamente legata ad una parallela serie adattiva ecologica.

I *Cyclostomatinae* non sono filogeneticamente troppo remoti come forme terrestri (ed, infatti, i loro primi fossili terrestri compaiono nel Terziario), perchè nelle trasformazioni, anche regressive, anatomiche e funzionali, che accompagnarono il passaggio dalla vita acquatica a quella subaerea, venissero cancellate tutte le disposizioni funzionali proprie delle forme branchiate originarie. Però non bisogna ritenere che la evoluzione regressiva di un apparato, resosi inadatto a nuove condizioni ambientali, venga ad esplicarsi, in una serie filogenetica, solo nel senso della sua progressiva atrofia, morfologica o funzionale (1). Un organo e un apparato può sicuramente ridursi ed avviarsi alla scomparsa anche essendo accompagnato dal contemporaneo variare o accrescersi di qualche sua parte, accessoria o derivata, accrescimento, questo, dovuto in gran parte alla possibilità di mutazione interna dell'organismo, a seconda del rispettivo grado di evoluzione da esso raggiunto.

Solo partendo da tale punto di vista credo di poter dar ragione ai primi AA., che riconobbero alle creste parallele del margine pal-

(1) Come esempio di una evoluzione regressiva uniforme, tendente in una serie filetica alla scomparsa definitiva di una struttura, la Fig. B, mostra invece, nelle stesse forme surricordate, le successive fasi riduttive della gh. ipobranchiale, caratteristica dei Prosobranchi puramente acquatici, dove raggiunge considerevole sviluppo (Fig. B, 1). Una forte riduzione è avvertita già nelle forme intercotidali, dove i residui ghiandolari (Fig. B, 2 e 3) variano di importanza anche nelle specie di uno stesso genere (*Littorine*) e in piena corrispondenza con le loro abitudini ecologiche. Nelle forme terrestri, quali il *Cyclostoma*, infine, non vi sono più tracce apprezzabili di questa ghiandola (Fig. B, 4) scomparsa completamente nel corso della filogenesi perchè devoluta a funzioni strettamente specializzate, la cui presenza diverrebbe inutile ed incongruente, dopo la realizzazione dei nuovi rapporti individuo-ambiente, conseguenza del passaggio di ambiente verificatosi.

leale del *Cyclostoma* una parentela di discendenza dagli ctenidi primitivi, in piena e naturale funzione. Sarei piuttosto propenso a denominare una struttura di tal genere come « d e r i v a t o s u p - p l e t t v o b r a n c h i a l e ». Questo termine sta ad indicare, più esattamente, che dalla trasformazione parziale di una struttura in continua regressione si determina, in certi casi, un abbozzo di altro organo, derivato dalla disposizione morfologica scomparsa, e quindi residuo di questa.

Questa neoformazione strutturale può altresì contribuire a sop-
perire, con l'acquisto di una propria funzionalità (in questo caso
l'allungamento e le anastomosi dei tronchi paralleli neoformati au-
mentano la superficie respiratoria), alla deficienza crescente di at-
tività fisiologica della struttura preesistente, attività oramai condan-
nata alla scomparsa per sopravvenuta incompatibilità a nuove di-
sformi condizioni evolutive ambientali.
