

IL FENOMENO DEL DISPLACING NEL MONDO VIVENTE
Nuove evidenze sperimentali per nuove considerazioni generali a
proposito di un fenomeno adattativo troppo spesso sottovalutato

Rosalba Banchetti e Nicola Ricci
Dipartimento di Etologia, Ecologia, Evoluzione
Via Volta 6, 56126 Pisa
e-mail rbanchetti@deee.unipi.it

CITAZIONI

Per quanto ci riguarda, non ne tralascieremo alcuno, perché, anche se ci sono alcuni animali che non hanno alcuna attrattiva per i sensi, tuttavia per l'occhio della conoscenza, per lo studioso che è naturalmente di uno spirito filosofico e distingue le cause delle cose, la Natura che li ha plasmati fornisce gioie incommensurabili.

Aristotele, ~ 350 a.C, *Parti degli Animali*

Col comportamento ci troviamo a che fare con processi obiettivi e ci serve una buona conoscenza delle leggi che li controllano. Sotto molti aspetti il comportamento rappresenta un campo eccezionalmente favorevole per lo studio di alcuni problemi-chiave della vita. I processi del comportamento sono regolativi in altissimo grado.

H. Jennings, 1906.

Finché non sapremo quante mai dimensioni perfino il comportamento di animali unicellulari possa avere, non saremo in grado di comprendere pienamente il comportamento degli animali più complicati.

R.P. Feynman, 1985.

Gli Animali sono quelli che si muovono.

Emma Salfati, Insegnante Elementare, Lucca, 1953.

I. Breve premessa

Con le quattro citazioni, sopra riportate, abbiamo cercato di inquadrare l'oggetto di questo articolo: dei Protozoi, perfettamente descritti dalla frase di Aristotele, studieremo il comportamento sia perché ne è un tratto biologico essenziale (Jennings, 1906), sia perché essi rappresentano la “porta evolutiva” verso i Metozoi (Feynman, Nobel per la Fisica, 1965) comunemente considerati a loro volta come gli organismi che “si muovono” (E. Salfati).

A. I protozoi. Questo insieme di forme raggruppa i viventi moderni più vicini ai primi eucarioti, cioè a quegli organismi che acquisirono un livello organizzativo caratterizzato (a) dal nucleo (l'organulo in cui il genoma si organizza in cromosomi all'interno di un volume racchiuso dalla doppia membrana nucleare), da un altissimo livello organizzativo (morfologico funzionale) dei volumi citoplasmatici interni (comportamentalizzati in maniera sofisticatissima dalla membrana unitaria che racchiude l'intero eucariote). Il ricchissimo corredo di organuli citoplasmatici che caratterizzano l'architettura dell'eucariote tipico (plastidi, mitocondri, lisosomi, apparato di Golgi, ecc.) li rende capaci di acquisire livelli funzionali molto sofisticati, così complessi da “polverizzare” in un certo modo le pur incredibili acquisizioni dei Procarioti.

A sostegno dell'ultima affermazione citiamo solo due fatti indiscutibili:

- (a) furono gli Eucarioti che acquisirono e “introdussero” nel corso dell'evoluzione del vivente la sessualità meiotica;
- (b) furono gli Eucarioti che, negli oceani primevi colonizzati e occupati a livello planetario dai Procarioti che occupavano la nicchia dei produttori e dei decompositori, conquistarono la nicchia del consumatore, primario (erbivoro), secondario (carnivoro): si chiuse dunque così sin da allora (~ 2.2 10⁹ anni fa, Nanney, 1980) un ciclo ecologico completo (produttori, consumatori primari, consumatori secondari e decompositori) che ancor oggi esiste (il “microbial loop”) ed è stato riconosciuto in tutta la sua importanza da Azam et al. (1983).

Nel corso dei miliardi di anni durante i quali si sono evoluti fino alle forme odierne, i protozoi hanno realizzato una quasi infinita gamma di “variazioni sul tema cellula eucariotica”, realizzando le più diverse combinazioni forma/funzioni che tale livello organizzativo ha mai esplorato. Va infatti richiamato qui l'ultimo tratto di unicità che distingue

i protozoi dagli altri viventi: sono gli unici eucarioti unicellulari, gli unici organismi in cui le due nature fondamentali della “unità funzionale”, la cellula, e quella della “unità adattativa”, l’organismo, coincidono nella stessa entità vivente. Questo va ricordato chiaramente per evitare espressioni ambigue e fuorvianti, seppure suggestive, e per certi versi euristiche, quali “Stylonychia, the walking neuron” (Machemer & Deitmer, 1987) o “the behaviour of the fibroblasts” (Lackie, 1986). Tali espressioni sono frutto di una cultura obsoleta che considerava i protozoi come metazoi semplici invece di porli correttamente, con una inevitabile e dovuta rivoluzione copernicana, come quelli dai quali si sono evoluti i “mattoncini eucariotici” (stile LEGO!) (Ricci & Erra, in prep.) con cui poi l’evoluzione si è “scatenata” nella ricerca e realizzazione delle più diverse architetture pluricellulari eucariotiche che rappresentano la storia degli Animali fino ad oggi. Per concludere questa parte, possiamo affermare che, come i protozoi hanno portato al massimo livello di complessità la cellula eucariotica (Alberts, 1994), i metazoi, cioè gli animali, hanno fatto lo stesso a livello del loro intero organismo, sfruttando con grande opportunismo evolutivo le proprietà emergenti che si venivano manifestando, man mano che l’organismo si organizzava in tessuti, organi, sistemi...

Sta di fatto, in conclusione, che l’unico approccio adeguato per lo studio della “moneta-protozoo” è quello che si sforza di considerare sempre entrambe le facce, la cellula e l’organismo, che ne definiscono la natura assolutamente singolare (Hausman & Bradbury, 1996).

B. Il comportamento. Sebbene questo fenomeno sia noto e sbandierato in ogni prospettiva ed in ogni occasione, opportuna o meno, vogliamo spendere qualche parola a suo proposito, per metterlo a fuoco nella sua complessa natura (Bonner, 1988).

Lorenz (1952) usa per il comportamento il paragone con l’anello magico mediante il quale re Salomone comprendeva il linguaggio degli animali (così ottenendo l’incredibile sapienza per cui divenne famoso): lo studio del comportamento degli animali ci mette in grado di capirne non solo il linguaggio (inteso come comunicazione) ma anche (e soprattutto) di penetrarne logiche adattative inattese o di comprenderne inspiegabili aspetti ecologici. Tutto questo vale anche per i protozoi (come sostenuto da Jennings, 1906 e da Fenchel, 1987): è di importanza enorme che lo studio del loro comportamento abbia condotto al riconoscimento, alla

descrizione comparativa sia di patterns comportamentali specificamente utilizzati per portare a compimento con successo i fenomeni sessuali (le “mating dances” di *Oxytricha bifaria* (Ricci, 1981, a,b) e di *Euplotes crassus* (Ricci et al., 1987) che di altri acquisiti ed utilizzati “solo per la caccia” da parte del predatore *Litonotus lamella* (Ricci & Verni, 1988). Entrambe queste acquisizioni, infatti, ci dimostrano come il comportamento dei protozoi, i primi organismi ad esplorare le possibilità della sessualità meiotica e della predazione, rifletta esattamente l’importanza delle due soluzioni evolutive per la biologia adattativa dei protozoi: la complessità delle loro “mating dances” e dei loro “hunting patterns” non possono infatti che riflettere il fatto che le diverse specie studiate hanno “investito” una bella parte del capitale genomico nello stereotipare questi moduli comportamentali.

Il comportamento può dunque essere considerato una sorta di interfaccia adattativa tra ambiente e organismo (Fig. 1) il cui funzionamento su tempi brevi può essere visto come un “facilitatore adattativo” di tutto rilievo per chi è in grado di esprimerlo. Poiché, per i protozoi, la stragrande parte del loro comportamento coincide con moduli locomotori è opportuno qui distinguere alcuni termini ovvi per alcuni, discutibili per altri, necessari per noi!

- (I) **immobilità** è la proprietà di un oggetto che non può cambiare la propria posizione nello spazio (p.e.: una montagna);
- (II) **mobilità** è la proprietà di quell’oggetto che può invece cambiare la propria posizione nello spazio, o passivamente (un sasso in un ruscello) o attivamente (cfr. III);
- (III) **motilità** è la proprietà di un oggetto naturale (vivente) che può, utilizzando la propria energia metabolica, produrre movimento o al proprio interno (citodieresi, ciclosi, peristalsi, battito cardiaco...) o nell’ambiente in cui si trova (cfr. IV);
- (IV) **locomozione** è la proprietà che i viventi possono avere, per la quale possono cambiare la propria posizione spaziale per mezzo di strutture propulsive, mosse e controllate dall’energia dell’organismo per esercitare la sua spinta sul substrato;
- (V) **comportamento** è la proprietà di un protozoo che, con la sua locomozione, adempie ad un certo scopo adattativo: per gli animali questa definizione è ovviamente inadeguata, vista l’estrema complessità dei significati di sopravvivenza che il comportamento può rivestire.

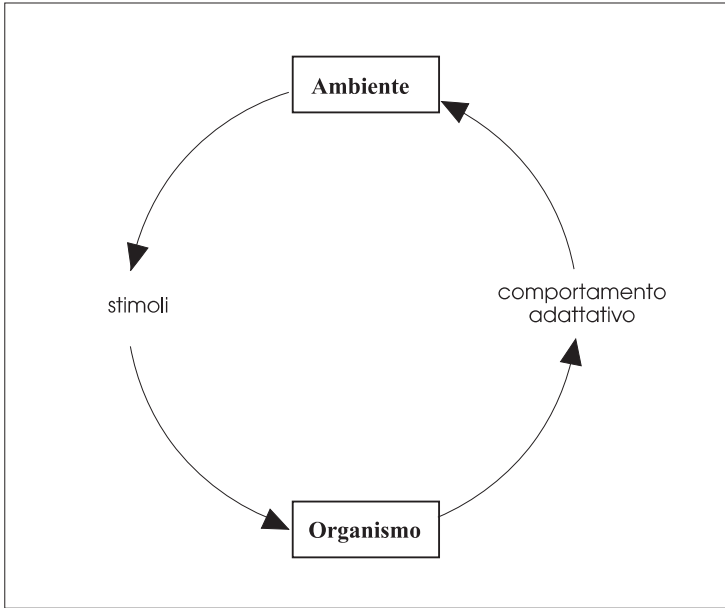


Fig. 1. Il comportamento come risposta adattativa dell'organismo agli stimoli percepiti dall'ambiente.

Per concludere questa introduzione, il cui scopo è quello di permettere un'adeguata comprensione reciproca, vorremmo ricordare che l'inevitabilmente lunga parte che riguarderà la descrizione del comportamento dei protozoi, va considerata come un'irrinunciabile premessa la quale non solo cercherà di dimostrare la fecondità degli studi condotti in materia, ma anche le potenzialità che essi possono avere per rivisitare con occhi e mente nuovi temi talora dati per scontati indebitamente.

II. Notazioni tecniche

Il comportamento esprime la profonda interazione tra le sfide/opportunità esterne ed i limiti morfofunzionali interni (Ricci, 1992b). Nella antesignana linea di pensiero di Jennings (1906), ci siamo proposti

lo studio analitico del comportamento dei protozoi, organismi ben più semplici di qualunque animale e, pertanto, capaci di esprimere comportamenti che, per quanto altamente complessi di per sé (Bonner, 1988) sono sempre più leggibili ed analizzabili di quelli degli animali.

In questa prospettiva di lettura naturalistica del comportamento dei protozoi (Ricci, 1989a, 1990) ci siamo sforzati inoltre di penetrare una serie di inattese loro strategie adattative, molto importanti per capirne le originali (e diverse dalle nostre, molto spesso) strategie adattative: scopo “finale” potrebbe essere quello di apprezzare a pieno e correttamente l’inserimento storico (come si originarono? quando apparvero?) e il contributo originale (sessualità meiotica; nicchie trofiche dei consumatori primari e secondari...) che questi organismi ebbero nella storia dell’evolversi della vita.

Un’acquisizione tecnica ed una culturale, ci hanno permesso di migliorare significativamente i contributi originali e fortissimi di Jennings (1906), Jahn & Bovee (1967), Grell (1973), Dryl (1974), Machemer (1989, 1996). La semplicissima (ed economica) tecnica della microvideoregistrazione in campo oscuro (Ricci, 1992b) ci ha offerto la possibilità di analizzare, fotogramma per fotogramma se necessario, anche i patterns comportamentali più complessi p.e. le mating dances di *Oxytricha bifaria* (Ricci, 1981). La definizione data da Eibl-Eibesfeldt (1967) di “etogramma” (il catalogo, cioè, più completo possibile di tutti i patterns comportamentali di una certa specie animale) si inseriva perfettamente nella linea di pensiero dell’“action system” di Jennings (1906): l’etogramma, in realtà rappresentò l’acquisizione culturale con cui divenne possibile descrivere il complesso del comportamento di una specie, sia in termini qualitativi (fu possibile individuare un certo numero di elementi-base del comportamento dei protozoi) che quantitativi (l’analisi delle tracce video-registrate ci fornì una quantità enorme di misure sperimentali di parametri “semplici”).

Il primo problema da discutere in questo contesto è l’ineluttabilità di un certo grado di approssimazione, soggettività e interpretazione ogniquale volta uno studioso di comportamento si cimenta nell’analisi di un qualunque “modulo” comportamentale (Hinde, 1966; Eibl-Eibesfeldt, 1967).

Per i protozoi l’*approssimazione* è veramente minima, perché, a causa delle loro ridotte dimensioni medie (25-250 μm) vivono e si muovono a numeri di Reynolds dell’ordine di 10^{-2} - 10^{-3} : questo fa sì che non manifestino né

inerzia, né sbandate, per cui ogni traccia registrata riflette punto per punto e istante per istante, la reale risultante di tutte le forze degli organuli motori dei protozoi (Purcell, 1977). Soggettività e interpretazione sono gli inevitabili scotti da pagare ad un'attività così interessante, ma bisogna tenere ben presente che il loro effetto tende a scomparire man mano che la cultura e l'esperienza dello studioso si consolidano e che, d'altra parte, la "bontà" dei risultati è sempre "controllata" dai positivi e innumerevoli riscontri che i dati ottenuti dai diversi approcci sperimentali, condotti su specie diverse in condizioni diverse ci forniscono nel tempo. D'altra parte un approccio riduzionistico ad un problema estremamente complesso, quale quello dell'etogramma (espressione della ricerca dei "dadi e bulloni" del comportamento, (Kung, 1976) così importanti per una sua adeguata comprensione (Van Houten et al., 1981; Fenchel, 1887) non può che originare quei problemi conoscitivi discussi da Ricci (1995).

In generale possiamo dire che l'approccio tecnico che abbiamo scelto (quello dell'etogramma, cioè) si adatta perfettamente alla nostra cultura naturalistica e sperimentale (la statistica ci permette di valutare i risultati), mentre in qualche modo, è alternativo alla cultura più matematica e teorica, in cui è la valutazione probabilistica ad avere la parola "conclusiva" usata tipicamente da Okubo (1980) e Berg (1983), per esempio: grandi risultati diventeranno possibili quando le due culture inizieranno a interagire proficuamente.

Resta invece totalmente vero che il fenomeno "comportamento" data la sua connaturata complessità non si presterà mai a studi "facili" neppure per il comportamento "semplice" dei protozoi: nessuna tecnica routinaria applicata passivamente porterà mai ad alcuna acquisizione scientifica di rilievo in questo campo.

La seconda tesi da affrontare è quella delle "condizioni di contorno" degli esperimenti in cui il comportamento viene descritto e misurato (Ricci & Erra, in prep.): le condizioni di Laboratorio (LABCON) debbono infatti essere costanti e standardizzate al massimo da una parte (come segnalato da Hinde, 1966 e Ricci, 1981a, per i protozoi). Non deve sfuggirci che queste condizioni di isotropia sono condizioni "innaturali", perché molto probabilmente, un protozoo non sperimenterà mai un angolo di ambiente naturale senza stimoli attrattivi ("vieni verso"!) o repellenti ("fuggi da"!). In altre parole un organismo in natura è molto probabile che esperimenti sempre tutta una serie dei due tipi di stimoli, tanto che il suo comportamento esprimerà l'output adattativo (su tempi brevi)

che l'organismo elabora di continuo, al continuo variare dei più diversi stimoli. Dunque, mentre le NATCON rappresentano per il protozoi il "traffico cittadino" per macchine diverse (quali una 500 e una Ferrari: nel traffico si differenziano solo relativamente), le LABCON possono essere considerate, invece una sorta di "pista di collaudo" nella quale le diverse potenzialità interne possono saltar fuori ed essere descritte e quantizzate, il che è poi preziosissimo per avere dati ripetibili e per condurre studi comparativi (Leonildi et al., 1998; Banchetti & Ricci, 1998). Per usare un paragone un po' scontato, potremmo dire che in LABCON si possono studiare le proprietà dell'hardware o del software del ciliato senza che alcuno preme alcun tasto, mentre in NATCON (qualora fosse possibile in futuro riuscire a dare una "sbirciatina" alla vera vita giornaliera di un protozoo reale) conosceremmo il prodotto dell'interazione tra le dita (l'ambiente ed i suoi stimoli) e "l'apparecchiatura" sotto studio (Fig. 1). Per concludere questa discussione, ci piace infine parlare delle condizioni "LABCON+1 stimolo" che, come vedremo, si prestano ottimamente ad analizzare le potenzialità interne dell'organismo al variare della natura e dell'intensità di uno stimolo scelto "ad hoc".

Quanto, infine, al problema dell'espressione delle misure spaziali, oltre a fornire dati in μm , e per la velocità in $\mu\text{m}/\text{s}$, ci è sempre sembrato utile esprimere le stesse quantità in Unità Relative (1 UR = la lunghezza media del corpo della specie considerata): è evidente, infatti, che lo spazio, per i viventi, ha un significato adattativo critico, in quanto un certo organismo sopravviverà e si riprodurrà fintanto che (e solo fintanto che) supererà un certo spazio Δs che lo separa dal cibo, in un tempo tale che vi giunga prima di esaurire le riserve energetiche o "fuggirà via da" un certo pericolo (o predatore) in un tempo tale che al momento del potenziale impatto esiziale, esso sia ben lontano e "in salvo": per questo, ci sembra che le UR sappiano esprimere il problema degli spazi e della loro copertura cinematica perfetta, in modo molto chiaro dal punto di vista del "sopravviveranno?".

III. Tratti qualitativi e misure quantitative: l'etogramma dei protozoi ciliati

Il comportamento rappresenta una delle espressioni più significative della biologia di qualunque specie capace di esprimerlo: prova immediata

per questa affermazione, solo apparentemente apodittica, è il fatto che (come già ricordato) nei protozoi, gli “inventori” della sessualità meiotica e della predazione, sono stati scoperti, descritti e misurati analiticamente proprio moduli comportamentali unicamente utilizzati per tali scopi (Ricci, 1992a; Ricci, et al. 1987; Ricci & Verni, 1988). È inoltre vero che per i ciliati la stragrande parte del comportamento è rappresentato dalla locomozione mirata, cioè dal loro trasferirsi nello spazio ambientale o a nuoto (swimming) o sul substrato (creeping).

L'analisi precisa e puntuale degli elementi base distinguibili sia nel swimming che nel creeping ci condusse a descrivere una serie di etogrammi per diverse specie: *O. bifaria* (Ricci, 1981b), *E. crassus* (Ricci et al., 1987), *L. lamella* (Ricci & Verri, 1988), *Blepharisma japonicum* (Ricci & Tortorella, 1990), *Tetrahymena pyriformis* e *T. malaccensis* (Ricci et al., 1995), *Uronychia transfuga* e *U. setigera* (Leonildi et al., 1998). L'intero campo è stato rivisto varie volte (Ricci, 1989, 1990, 1996) da diversi punti di vista e alcuni risultati generali vanno ricordati prima di passare ad una descrizione più specifica degli elementi alla base dei diversi etogrammi.

1. Sia il swimming che il creeping sono formati da tracce formate dal regolare alternarsi di due tipi diversi di elementi: i LLE (Long Lasting Elements: sono le parti delle tracce che si sviluppano nel tempo e nello spazio e corrispondono al reale “displacing” spaziale dell'organismo studiato) e gli SLE (Short Lasting Elements: corrispondono a reazioni più o meno puntiformi con le quali l'organismo cambia la direzione di moto seguita al momento). Questi due elementi base qualitativi (LLE, SLE) possono essere considerati molto vicini ai runs and tumbles dei batteri, rispettivamente (Berg, 1983; Berg & Brown, 1972).
2. La possibilità di una simile “riducibilità” delle tracce e “tratti” e “giunti”, ciascuno perfettamente misurabile nei suoi parametri geometrici (Δs , α° , ...) e temporali (Δt), ci ha messo in grado di scrivere un programma di simulazione delle tracce di protozoi (Oliveira-Pinto et al., 1993) che, con la perfezione delle tracce simulate (dall'analisi delle tracce simulate si risale univocamente alla specie oggetto della simulazione) ha a sua volta confermato la bontà della nostra analisi. In questo senso, bisogna ricordare che parte della fortuna della nostra analisi è legata alla natura stessa dei protozoi: essi infatti, organismi piccoli, che vivono a piccoli Re (come già ricordato) e il cui moto, pertanto, non richiede alcuna

approssimazione (a proposito di attrito, inerzia, peso) per essere simulato verisimilmente.

Venendo ora agli elementi del nuoto in sé (Fig. 2) l'unico tipo di LLE è l'elicoide (di cui si misura il raggio r , il passo p , e la velocità di percorrenza lungo esso, v) e l'unico SLE trovato è la Stop-and-Reorientation-Reaction (SRR), al cui livello l'organismo si ferma per un $\Delta t < 10^{-1}$ s, cambia la direzione dell'asse dell'elicoide di un angolo α° (in una qualunque direzione dello spazio) e riparte nella nuova direzione.

Più interessante, qualitativamente, si è dimostrata l'analisi del creeping in cui si sono descritti 3 LLE (Segmenti=S; Archi sinistrorsi=A⁻, Archi destrorsi=A⁺) e 4 SLE (CTC, cambio di traiettoria continuo, STC cambio di traiettoria progressivo, RTC cambio di traiettoria improvviso, SSR-reazione di scansamento). Come indicato in Fig. 2 ogni LLE è misurato dalla frequenza percentuale di esecuzione ($v\%$), dalla velocità dell'organismo lungo esso (v), dal tempo di percorrenza (Δt) e dalla lunghezza (l): per gli A⁺ e A⁻, inoltre, anche il raggio di curvatura (r) e l'angolo al centro (β°) sono misurabili affidabilmente.

Ogni SLE è caratterizzato, oltre che da $v\%$, anche dall'angolo (α°) di cui, al suo livello, l'organismo ha corretto la rotta. Per la SSR si misura anche la lunghezza del rinculo (BM) che tale SLE caratterizza.

Qualunque discussione approfondita dei diversi elementi qualitativi e parametri quantitativi dell'etogramma si possono trovare sulla bibliografia citata e, comunque, esulano dallo scopo di questo articolo.

C'è solo da fare una considerazione importante per gli scopi che ci siamo prefissi a proposito dei LLE: ogni S corrisponde a uno spazio (e al corrispondente Δt) in cui i diversi organuli motori (cilia o cirri), pur posti più o meno lateralmente a destra/sinistra in modo irregolare, esprimono una risultante "*costantemente bilanciata*", mentre, negli A⁺/A⁻, tale risultante è "*costantemente sbilanciata*" (cioè l'organismo avanza esprimendo una coppia, costante per un certo Δs o Δt) (Fig. 3).

In particolare gli A⁺/A⁻ sono risultati assolutamente inattesi e molto più frequenti degli stessi S. Che esistano (Fig. 4) è dimostrato (a) da un'infinita serie di foto; (b) dall'analisi matematica cui sono stati sottoposti (Ricci 1981); (c) da tracce analizzate automaticamente da un software apposito (Lueken, in prep); (d) per assurdo, dal fatto che in tracce analoghe di gastrotrichi mai un A fu osservato, ma solo C, elementi s.l. circolari (Banchetti & Ricci, 1998); (e) infine, simulazioni di ciliati bidimensionali, in creeping sul substrato, percorrono

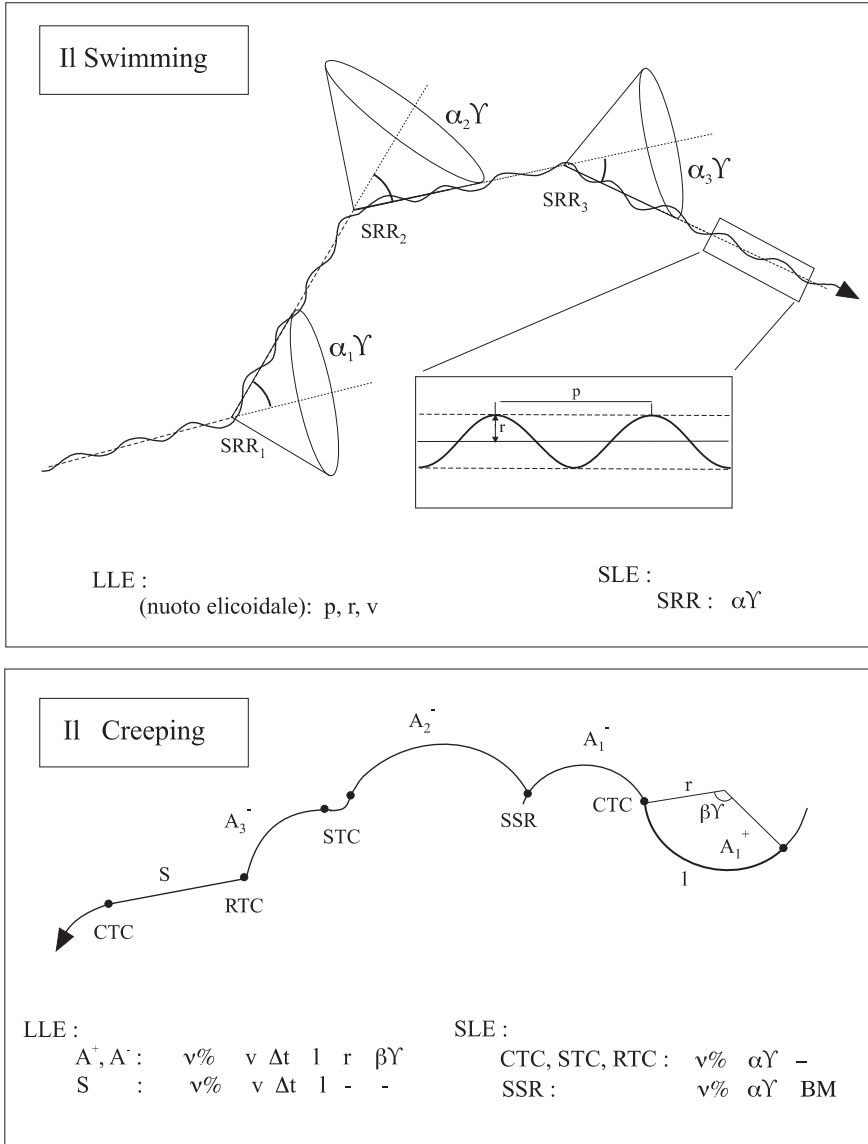


Fig. 2. Rappresentazione schematica delle tracce seguite da un ciliato nel nuoto (pannello superiore) e nel movimento su substrato (pannello inferiore). Le abbreviazioni e gli acronimi sono spiegati nel testo.

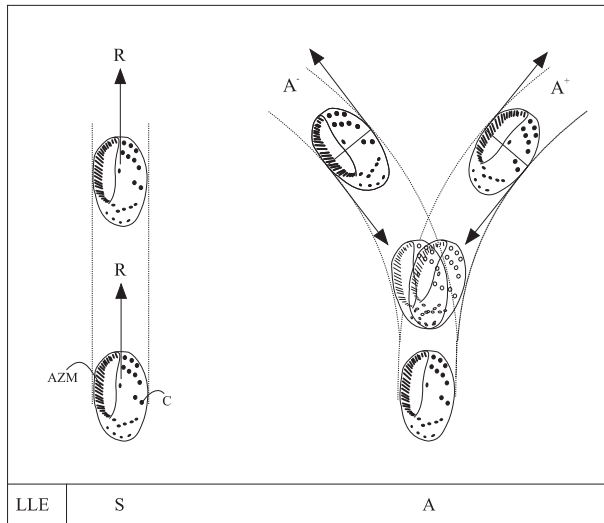


Fig. 3. Rappresentazione schematica del nuoto di un ciliato sul substrato, nell'eseguire un segmento (S) o un arco (A); AZM = Adoral Zone Membranelles; C = cirri.

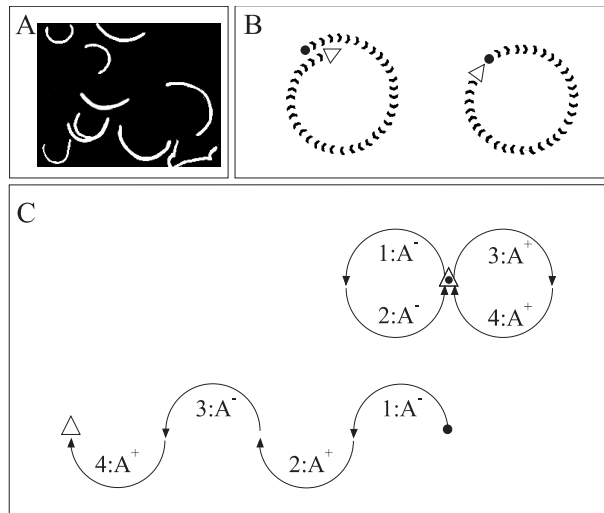


Fig. 4. L'arco nelle tracce dei ciliati; A: fotografie in campo oscuro di ciliati in movimento sul substrato; B: analisi automatica al computer fotogramma per fotogramma, di riprese TV di ciliati in movimento sul substrato; C: la diversa successione ($A^-A^+A^+A^- \neq A^-A^+A^-A^+$) degli stessi archi porta a risultati di dislocazione spaziale significativamente diversi.

traiettorie lungo archi geometricamente perfetti (Shapere & Wilczek, 1989; Cermelli, comunicazione personale). L'esistenza dell'arco è stata così approfonditamente discussa, perché comporta conseguenze non trascurabili. Prima di tutto la successione $A^-A^+A^-A^+$ comporta sviluppi spaziali ben diversi dalla successione degli stessi elementi ma cambiati di posizione $A^-A^+A^-A^+$ (Fig. 4c). Inoltre la presenza di elementi regolari ma curvi indebolisce grandemente l'approccio allo studio della dispersione spaziale di organismi proposto da Okubo (1980): l'autore prevedeva infatti una dispersione lungo spezzate casuali, ma non spezzate miste, con prevalenza di A^+/A^- su S! Da questo punto di vista non possiamo che dire che l'intero modello va ripensato e ricalcolato tenendo presente le singolarità dell'arco.

L'arco, infatti, presenta una singolarità che lo rende unico (Fig. 5): assomma in sé, in realtà, la duplice caratteristica di un LLE (= dislocazione spaziale) e di un SLE (rotazione, ρ° , della direzione del creeping uguale a β° , l'angolo al centro).

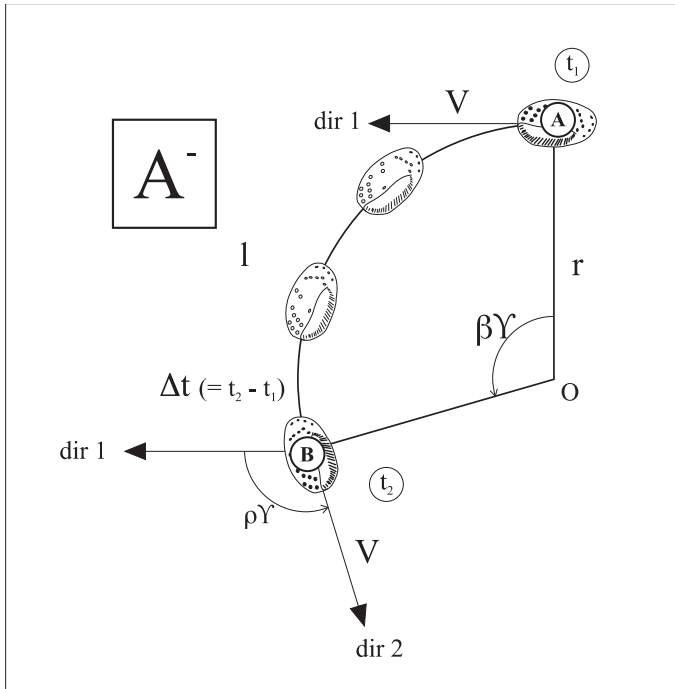


Fig. 5. Rappresentazione analitica degli elementi di un arco sinistrorso (A^-): i simboli sono spiegati nel testo.

Se ora consideriamo gli elementi dell'arco ($v \Delta t l r \beta$: fig. 5) ci accorgiamo che r e v sono definiti all'inizio dell'arco (Fig. 5, A) e tenuti costanti fino alla sua fine (Fig. 5, B) dove β , Δt e l si definiscono: r e v sono stati chiamati "elementi primari" e β , Δt e l "secondari".

Se consideriamo poi le coppie di elementi r/β e $v/\Delta t$ (Fig. 6) si è visto che essi tra loro correlati fortissimamente da una relazione di tipo $y=ax^b$: un ciliato tende dunque a muoversi su archi con raggi lunghi (o corti) e con angoli centrali corrispondenti stretti (o ampi) e muovendosi ad alta (bassa) velocità per un intervallo di tempo breve (lungo). Ciò che tende ad essere molto costante è l'elemento "l": se disponiamo i dati v , Δt e l su

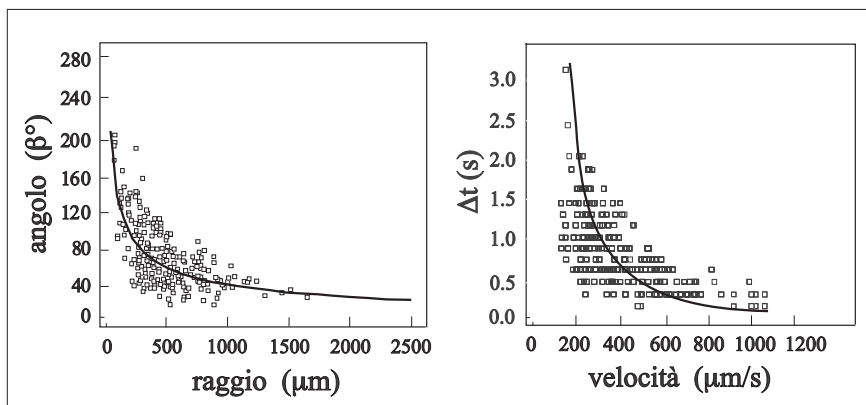


Fig. 6. Le correlazioni, fortissime, esistenti tra gli elementi r e β , v e Δt degli archi descritti da *O. bifaria* lungo le tracce studiate.

un sistema cartesiano (Fig. 7), si vede che si dispongono su una superficie a sella perfetta, il cui significato è tuttora non spiegato, come le fortissime correlazioni tra r e β , v e Δt ! Suggerimenti e collaborazioni sono non solo ben accette ma disperatamente ricercate: i dati numerici disponibili sono molto grandi e facilmente aumentabili! Perché (= "cosa significa"?) l'arco è tale che $\Delta t=av^b$?, Perché (= "cosa significa"?) questa curva (Fig. 6) si risolve, in realtà, in una superficie "a sella perfetta"?

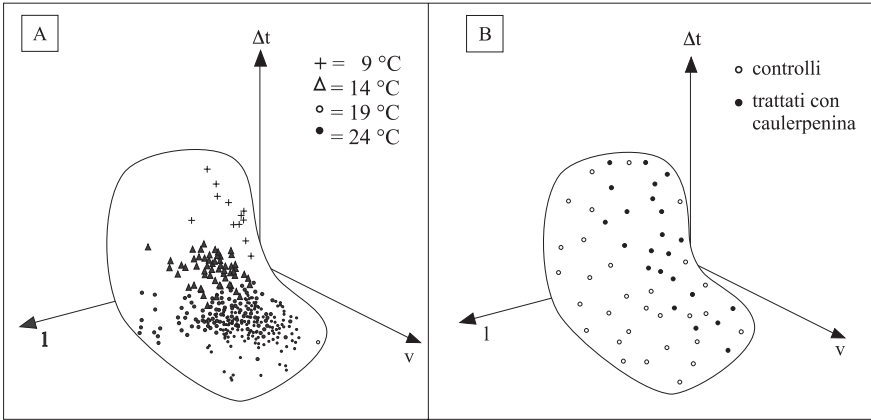


Fig. 7. A. Rappresentando i valori di v , Δt e l per diversi archi e segmenti di popolazioni sperimentali di *O. bifaria* a diverse temperature, in un sistema cartesiano a 3 assi, si osserva che i punti si distribuiscono su una superficie a sella: più bassa è la temperatura, più corta è la lunghezza del LLE, più bassa la velocità di percorrenza del LLE stessa, più lunga la sua durata.

B. Una rappresentazione analoga per LLE di *E. crassus* trattato con *caulerpenina* mette in evidenza come tale sostanza tende a colpire la sola lunghezza dei LLE eseguiti.

Gli “Indici di locomozione” e i Polarigrammi.

Recentemente ci siamo accorti che l’analisi del tipo etogramma non riesce a descrivere diversi aspetti più generali di una traccia: quanto allontana un organismo dal punto iniziale? che sviluppo spaziale e temporale ha la traccia seguita?

Abbiamo così proceduto (Ricci et al., 1998b) alla scelta di alcuni indici e rapporti (Fig. 8) che riescono a distinguere una traccia “distesa” da una “circonvoluta”, una “esplorativa” da una “di fuga”. Abbiamo concluso che avendo di ogni traccia la sua lunghezza L , la distanza (D) tra i suoi estremi e il tempo (t) di percorrenza, si può proporre (a) un **indice geometrico** (I_g) che riassume lo sviluppo spaziale della traccia: $I_g = D/L$; (b) un **indice cinetico** (I_k) che riassume lo sviluppo della traccia nel tempo: è una velocità media diversa dalle v di percorrenza dei singoli LLE ($I_k = L/t$); (c) un “rate”, $R_d = D/L \times L/t = D/t$, che in realtà stima di quanto si allontani in media dal punto iniziale della traccia l’organismo,

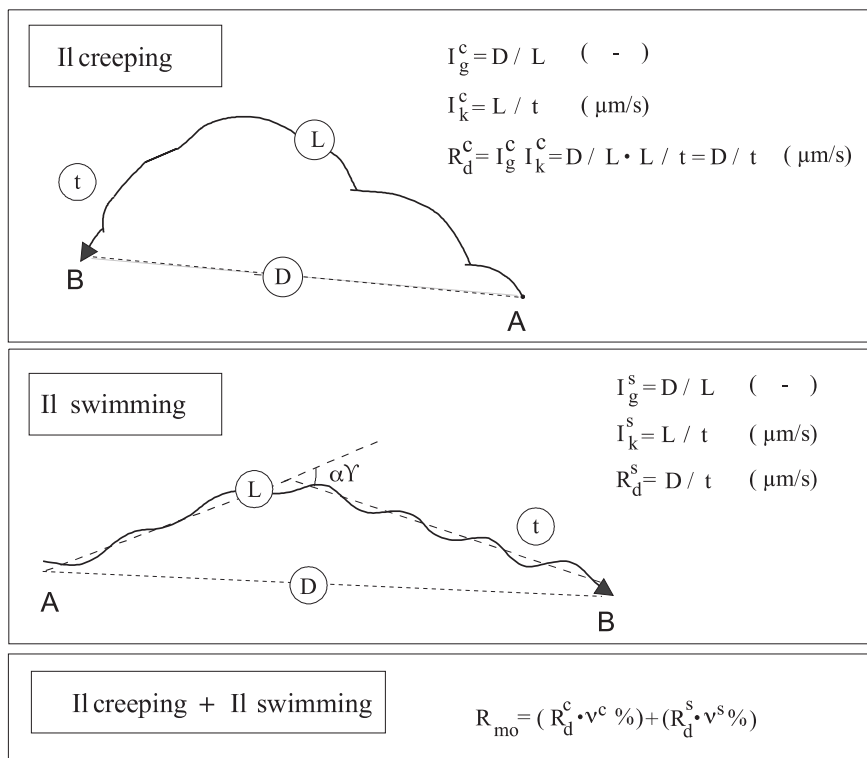


Fig. 8. Rappresentazione schematica di due tracce di un ciliato durante il suo creeping (pannello superiore) e il suo swimming (pannello centrale); sono indicati i semplici elementi base da considerare per calcolare gli indici ed i tassi discussi nel testo: L = lunghezza reale della traccia; t = tempo necessario a percorrerla; D = distanza tra i suoi estremi. Nel pannello inferiore R_{mo} (tasso di mobilità della specie) si riferisce non più a singole tracce ma ai loro valori medi: per ulteriori chiarimenti riferirsi al testo.

nell'unità di tempo: è, questa, una buona valutazione delle potenzialità della specie di andare “verso” o “via da” un certo punto, a seconda dei casi, così cogliendo una occasione favorevole o sfuggendo un pericolo in “tempo utile”.

Benché la discussione della loro natura e convenienza sia lasciata a quanto riportato nel lavoro citato, ricordiamo che una traccia “distesa” avrà un I_g (geometric index ($I_g = D/L$)) tendente a 1 e una

“circonvoluta” lo avrà tendente a 0; così come una traccia esploratoria avrà un I_k ($I_k=L/t$) basso, mentre una di fuga avrà un I_k alto. Quello che a noi interessava di più era una combinazione dei due indici per riuscire ad apprezzare di quanto un organismo si allontana dall’inizio della traccia (fuga) o, simmetricamente, si avvicini alla sua fine (ricerca) nell’unità di tempo: ciò è stato chiamato R_d (**Rate of displacement**). Infine nel tentativo di creare un super rapporto capace di riassumere le potenzialità di dispersione (s.l.) di una specie abbiamo suggerito un R_{mo} (**Rate of mobility**), dato dalla somma di due fattori: l’ R_d del swimming moltiplicato per la frequenza di esecuzione e l’ R_d del creeping moltiplicato per la sua frequenza di esecuzione. Questa valutazione ponderata si riferisce ovviamente ad una popolazione intera e non più alle singole tracce.

Infine, per giudicare se e quanto le tracce studiate abbiano un orientamento spaziale, si è pensato di usare la classica tecnica dei polarigrammi e la relativa statistica polare (Zar, 1984). L’uso degli indici combinato con i polarigrammi ci ha permesso uno studio estremamente articolato della reotassi di *Uronychia setigera* (Ricci et al., 1999b) brevemente schematizzato in fig. 9, dove si vede che, al crescere della velocità del flusso dell’acqua, l’organismo reagisce dapprima orientando il moto controcorrente (Fig. 9B), poi “raddrizzando” la traccia (I_g tende a 1: Fig. 9C) ed infine aumentando la velocità (I_k passa da 235 a 1878 $\mu\text{m/s}$).

La lunga e approfondita conoscenza dei temi legati al comportamento ha condotto a considerare diversi aspetti di problemi ad esso strettamente connessi e, tuttavia un po’ trascurati finora: (a) le potenzialità “interne” connesse con l’espressione del comportamento (forma del corpo, strategie propulsive, organuli motori, loro interazione col substrato...); (b) i fattori esterni, nuovi o inaspettati che modulano le potenzialità interne; (c) il contributo dello studio del comportamento dei protozoi; (d) il comportamento dei protozoi nel contesto più ampio del fenomeno “locomozione” s.l. degli organismi viventi e nella sua storia evolutiva.

Questi tre temi saranno brevemente illustrati e discussi nei tre prossimi paragrafi, in quella prospettiva che considera il comportamento come tratto adattativo molto importante e ad alta integrazione funzionale (Jennings, 1906; Heinroth, 1930).

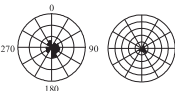
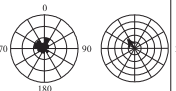
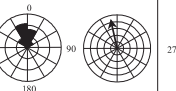
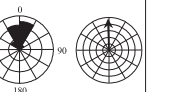
(A) velocità del flusso	0 $\mu\text{m/s}$	400 $\mu\text{m/s}$	500 $\mu\text{m/s}$	900 $\mu\text{m/s}$
(B) creeping orientato	 $p = 0.12$	 $p < 0.01$	 $p < 0.001$	 $p < 0.00001$
(C)				
I_g	0.41 ± 0.23	0.74 ± 0.14 $p < 0.001$	0.97 ± 0.02 $p < 0.001$	0.96 ± 0.002 $p < 0.001$
I_k ($\mu\text{m/s}$)	235 ± 55	215 ± 37 $p = 0.08$	169 ± 35 $p < 0.001$	1878 ± 650 $p < 0.001$
R_d ($\mu\text{m/s}$)	94 ± 41	159 ± 41 $p < 0.01$	164 ± 34 $p = 0.006$	1779 ± 811 $p < 0.001$
(D) FBBS	0%	0%	16%	75%

Fig. 9. L'analisi del fenomeno reotassi di *Uronychia setigera*, al crescere (A) della velocità del flusso dell'acqua; B: i polarigrammi delle tracce indicano che gli organismi si muovono controcorrente a partire dai flussi di 400 $\mu\text{m/s}$ ($p < 0.01$); C: I_g subisce un forte incremento (gli organismi risalgono controcorrente lungo tracce virtualmente rettilinee, $I_g = 0.97$); I_k indica che per flussi di 900 $\mu\text{m/s}$ la velocità di risalita cresce significativamente, così permettendo l'espressione di tracce con R_d altissimi (1779 $\mu\text{m/s}$); D: ad alte velocità di flusso compare in grande percentuale il nuovo pattern comportamentale FBBS (vedi testo).

V. Lo studio del comportamento: le potenzialità interne del modello biologico

Come mostrato in fig. 10(ABC) le forme-base dei ciliati (Ricci, 1989a) sono rapportabili alla sfera (lunghezza=larghezza=spessore), al sigaro (lunghezza>larghezza=spessore) ad una specie di moneta differenziata dorso ventralmente (lunghezza>larghezza>spessore). I ciliati delle prime due forme sono coperti da una fitta "pelliccia", per così dire, di cilia in battito metacronico (Sleigh, 1974): nel loro complesso, queste

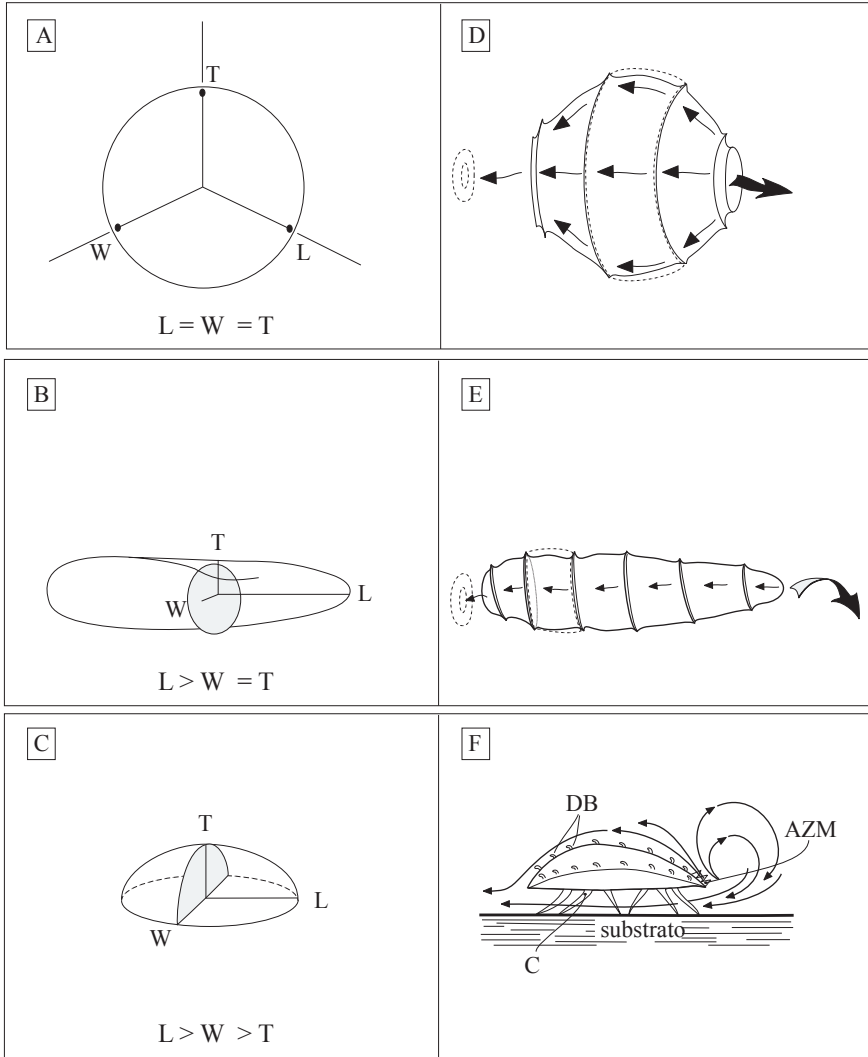


Fig. 10. Le forme base del corpo dei ciliati: sferoidale, A, a sigaro, B, a semiellissoide, C; L = lunghezza; W = larghezza; T = spessore; mentre le prime due tendono a muoversi con superficie di involuppo cangianti (D, E, rispettivamente), la terza, tipica degli ipotrichi, usa invece la logica propulsiva dei cirri (C); DB = dorsal bristler; AZM = Adoral Zone Membranelles, C = cirri.

cilia costituiscono una “superficie d’inviluppo” la cui forma generale è in continuo cambiamento. Caratteristica di questa propulsione è la “forma cangiante”, con ciò intendendo la serie di creste trasversali (che, in qualche modo, ricordano i filetti di una vite) le quali a due a due intrappolano un certo volume d’acqua, la spingono verso l’indietro, mediante il loro stesso scorrere nella stessa direzione, con ciò ottenendo il moto in avanti dell’intero organismo. La diversa inclinazione rispetto all’asse longitudinale delle diverse creste di battuta delle cilia origina poi diverse spinte più o meno angolate e tangenziali, così ottenendo moti elicoidali a diverso raggio e passi.

Questa breve premessa sul moto dei ciliati coperti da cilia (migliaia) su tutta la loro superficie (i più tipici e noti possono essere *Paramecium* e *Tetrahymena*) è stata fatta per illustrare la logica funzionale motoria dei protozoi ciliati al loro sorgere: è ben noto, d’altra parte, che tra i ciliati, il gruppo degli ipotrichi è quello più differenziato e più evoluto. Anche dal punto di vista comportamentale questo è perfettamente vero (Fig. 10F): gli ipotrichi, infatti alla loro forma inusitata (a causa dei margini “vivi” con cui si presentano a “perforare” l’acqua) uniscono una sofisticatissima differenziazione degli organuli ciliari. Le cilia, gli organuli cellulari cioè, caratteristici dell’intero gruppo, danno origine ad una serie di “metaorganuli” estremamente originali (le Adoral Zone Membranelles, AZM, le Undulating Membranelles, UM ed i cirri) sia per la soluzione morfologica che per quella funzionale, tanto che, abbandonata la logica del ciliato “a superficie di inviluppo”, acquisiscono quella “dell’ipotrico” a propulsione “a cirro e membranelle”. Che abbandonino la superficie di inviluppo è fortemente indicato anche dal differenziamento che le cilia dorsali subiscono divenendo più corte e tozze, assumendo una funzione recettiva (Goertz, 1982): esse sono dette Dorsal Bristles (DB) e si flettono in risposta alle sollecitazioni meccaniche dei flussi d’acqua sulla superficie dorsale dell’ipotrico esposto ad una qualunque corrente esterna. Tale complesso di funzioni non può che indicare l’acquisizione di una nuova strategia adattativa che prevede un moto in avanti molto efficiente e pertanto svincolato dal moto del volume d’acqua in contatto immediato con l’organismo stesso! Un ciliato ipotrico, dunque, sperimenta per la prima volta nella storia dell’evoluzione la resistenza dell’acqua al proprio avanzamento spaziale. Tornando ai cirri, ciascuno di essi può essere paragonato ad un sottile pennello, le cui setole sono le cilia che il cirro stesso compongono e che sono ben organizzate spazialmente

(giustapposizione fittissima dei corpuscoli basali) e funzionalmente. Essi funzionano come specie di “arti” ante litteram (essendo ciascuno di essi capace di flettersi e controflettersi nello spazio della sua stessa lunghezza) e debbono il loro successo, come nuovo modello di propulsione, al fatto che sono in grado di esercitare una forte “presa” sul substrato con la quale possono spingere in avanti l’organismo, semplicemente “muovendosi” essi stessi all’indietro.

Le considerazioni sin qui fatte a proposito delle forme-base dei ciliati ci portano inevitabilmente a riflettere su quella degli ipotrichi che non può che essere considerata molto “costosa” dal punto di vista del suo impianto cito-architettonico (l’impalcatura di microtubuli che la mantiene raggiunge livelli di una complessità estrema, Nanney, 1980): tale “spesa” evolutiva d’altra parte ha senso “solo” unitamente a quelle dell’acquisizione del cirro e della sua capacità adesiva.

Lo studio recente del ciclo di battuta di 4 cirri frontali di esemplari di *E. crassus* in reale creeping sul substrato (Ricci et al., in prep.) ce ne ha mostrato alcune caratteristiche “nuove”, rispetto a quanto fino ad oggi noto in materia, dallo studio di esemplari fissati al vetrino per mezzo della loro superficie dorsale (Fig. 11A: schema sulla sinistra vs schema sulla destra). La prima grossa acquisizione è che circa il 30% della lunghezza totale del “passo” (cioè della distanza che separa due successivi punti di adesione dello stesso cirro) è dovuta ad un “contributo passivo” (Fig. 11 C) che corrisponde al trasporto in avanti del cirro, ad opera delle altre analoghe strutture in fase di spinta attiva: questa fase corrisponde a circa il 70% dell’intero ciclo di battuta. Durante la spinta attiva (Fig. 11 C, fasi 1→7) il cirro adeso perfettamente al substrato, compie il “colpo efficace” e, cioè, spinge in avanti l’intero organismo, muovendosi esso stesso verso l’indietro. Nella successiva fase di trasporto passivo in avanti, il cirro, staccatosi dal substrato, si flette lateralmente in avanti (“colpo di recupero”: Fig. 11 C, fasi 8, 9, 10), finendo per fissarsi all’estremo di un nuovo passo (n+1) (Fig. 11 C, fase 11). La seconda acquisizione conoscitiva sul ciclo di battuta di un cirro frontale in condizioni “naturali” di creeping sul substrato (Fig. 12, D), rispetto a quanto noto finora da esemplari fissati con la superficie ventrale verso l’alto (Fig. 12, A), è che il passo completo, nel suo complesso, non corrisponde ad una vera superficie circa conica, ma, comunque chiusa (Fig. 12, B: 1=11). Ad un passo (Fig. 12, C) corrisponde invece una superficie irregolare aperta (Fig. 12, F: 1≠11), in cui un lato è sublineare (fase di spinta attiva: fig. 12,

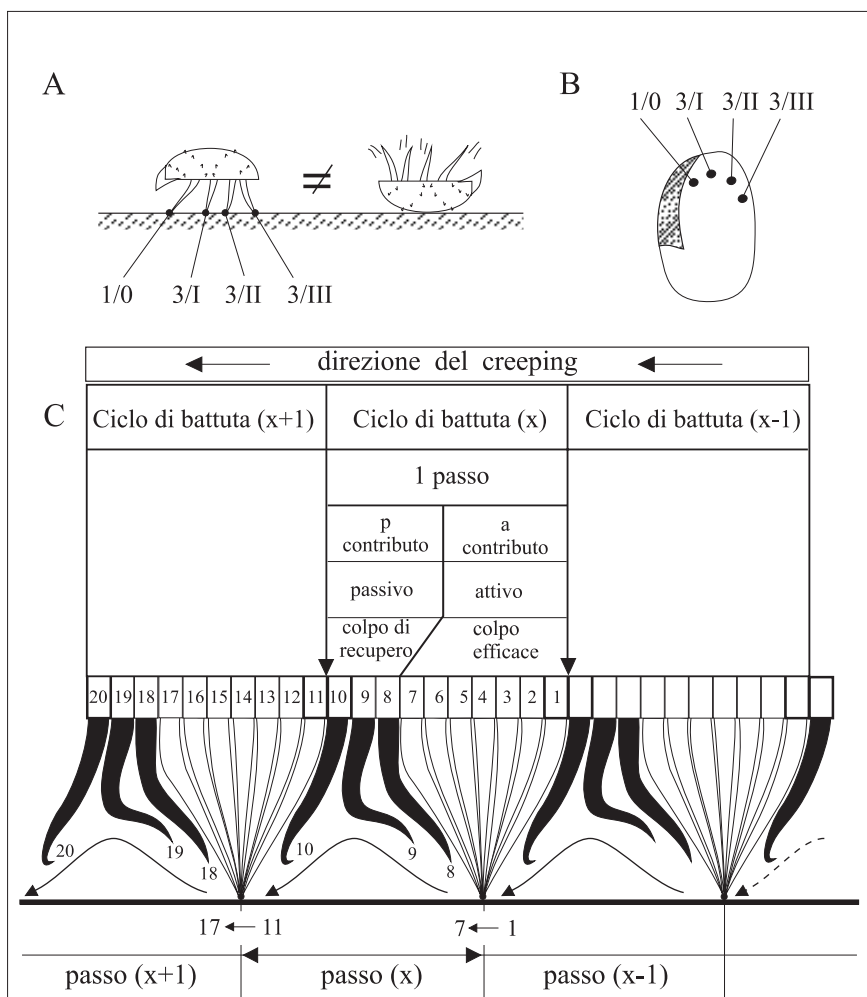


Fig. 11. A. I cirri frontali studiati nel loro movimento reale sul substrato e, B, la loro posizione sulla superficie ventrale di *E. crassus*; C: 3 cicli di battuta di un cirro frontale sono stati rappresentati; in quello centrale si sono indicate le 10 fasi successive di un passo (corrispondente spaziale di un ciclo di battuta funzionale): le fasi 1-7 corrispondono alla spinta attiva del colpo efficace del cirro ben fissato al substrato; le fasi 8, 9, 10 corrispondono allo spostamento in avanti della base del cirro, operato passivamente da tutti gli altri cirri che spingono l'euplotes, e corrispondono al colpo di recupero, mediante il quale il cirro si fissa in una nuova posizione anteriore (11).

E, fasi 1→7) ed una è subcircolare, più lunga della precedente di circa il 30% (Fig. 12, E, fasi 8→10), come schematizzato in fig. 12, F).

Un funzionamento così efficiente del cirro come organulo propulsore (la complessità del ciclo funzionale è molto superiore e analizzata in Ricci et al., in prep.) è legato inevitabilmente alla capacità che i suoi estremi distali hanno di stabilire sul substrato forti legami facilmente “annullabili”, capaci cioè di reggere la enorme spinta in avanti su di esso esercitata e, tuttavia, al contempo facilmente reversibili (alla fine del colpo efficace, il cirro deve potersi svincolare dal suo ancoraggio con grande facilità ed efficienza energetica). Il tema della spontanea capacità di aderire ad uno substrato e su di esso muoversi con grande efficienza da parte degli ipotrichi è noto ai ciliatologi, sin dai lavori dei precursori,

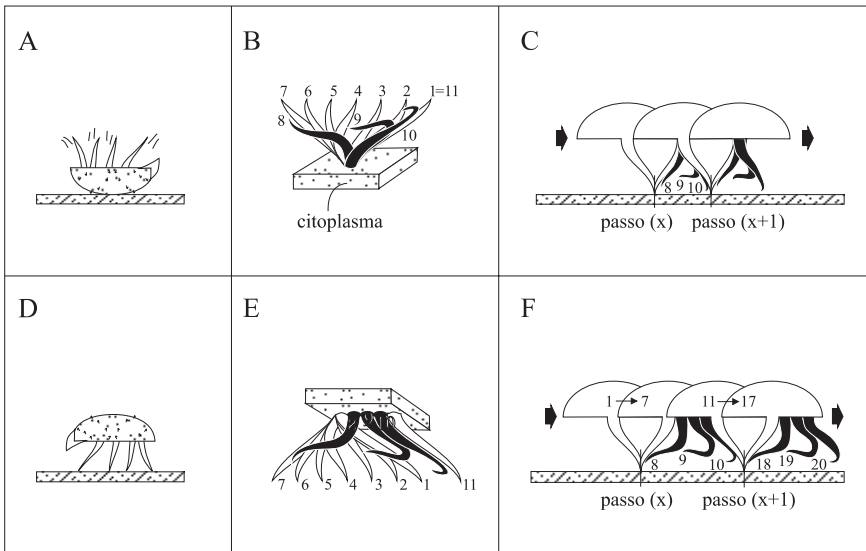


Fig. 12. A: studiando il moto dei cirri di un euplotes fissato al substrato per la sua superficie, si giunge ad una visione generale, B, del suo ciclo di battuta chiuso (1=11) che, a sua volta, suggerisce un creeping quale indicato in C; dallo studio di euplotes in creeping reale (D) si perviene ad un concetto di ciclo di battuta aperto (1≠11) mostrato in E; la chiara conseguenza è nel modello finale di creeping (F), in cui il passo è più lungo che in C, a parità di oscillazione del cirro, per quel 30% di contributo passivo illustrato in Fig. 11.

con il termine di tigmatattismo: il problema, tuttavia è che nulla di certo si sa sulla natura di questo fenomeno (per esempio a livello molecolare), e ci sembra maturo il tempo per uno studio di questo tipo. Tutta una serie di fatti indicano che esso è un fenomeno di adesione molto efficiente a carico di molecole specifiche: (a) trattamenti enzimatici capaci di inibire l'adesione preconiugativa in *O. bifaria* ne impediscono anche il creeping sul substrato (Ricci et al., 1980a); (b) colture di *O. bifaria* sono raccolte per centrifugazione molto più facilmente se, prima dell'inizio della rotazione, i volumi contenuti nelle ampolline da centrifuga vengono agitati energicamente: in altre parole, organismi (sospesi e natanti dall'azione di agitazione) sono molto più sensibili all'accelerazione di alcuni g che non quelli attivamente adesi alla superficie di vetro dell'ampollina (Ricci et al., 1980b); (c) l'etogramma di cellule singole e quello di coppie di *Aspidisca* (Ricci et al., in prep.) sono molto simili, e ciò a causa del fatto che i due partners di una coppia di *Aspidisca* hanno una disposizione spaziale tale che solo il partner sinistro è a contatto sul substrato e, pertanto, l'intera coppia manovra realmente sul substrato con gli stessi modi e punti di adesione che ha il singolo individuo; (d) lo stadio V della forma doppia di *O. bifaria* consiste in due cellule unite ormai solo per la parte posteriore e che spingono violentemente in direzioni opposte, fortemente aderendo e facendo forza sul substrato (Banchetti & Ricci, 1986; Banchetti et al., 1997); (e) le SSR (Fig. 2) degli ipotrichi sono molto più stereotipate di quelle degli altri ciliati (Ricci, 1990); (f) quando un ipotricho si muove lungo un arco (destrorso o sinistrorso, A⁺ o A⁻, Fig. 2) su di un substrato solido, esso lo fa conservando una posizione rigorosamente tangenziale all'arco (cioè forma un angolo di 90° col raggio dell'arco, in ogni punto dell'arco stesso: quando lo stesso ipotricho esegue A⁺ o A⁻ spostandosi al di sotto del menisco aria-acqua, il suo corpo è sempre obliquo rispetto al raggio, di angoli > o < 90° ma sempre ≠ 90°. D'altra parte, l'altissima viscosità dell'acqua che in ciliato sperimenta (a causa dei piccoli Re a cui vive: 10⁻²-10⁻³) unitamente ad un peso corporeo assolutamente irrilevante (il quale a sua volta non permette nessun attrito di alcuna utilizzabilità dal punto di vista di una spinta locomotoria) non possono che far presupporre l'esistenza di sistemi di adesione al substrato altamente efficienti se si cerchi di spiegare una locomozione sofisticata come è, appunto, quella dei ciliati ipotrichi.

Una ricerca bibliografica estesa, d'altra parte, ci ha rivelato l'estrema importanza e la vastissima ricorrenza del fenomeno "adesione cellulare"

nel mondo vivente.

Tra i protozoi si è visto che l'adesione cellulare può mediare l'invasione parassitaria di *Plasmodium falciparum* (Aikawa et al., 1990; Berendt, 1991; Butthep et al., 1992; Crandall et al., 1993; Crandall & Shermann, 1994; Day et al., 1993; Howard et al., 1990; Ochenhouse et al., 1991) di *Entamoeba histolytica* (Adams & Robson, 1993; Carrero, 1994; Zhang & Snell, 1994), di *Trichomonas vaginalis* (Arroxa et al., 1993) e di *Trypanosoma cruzi* (Ortega & Barria, 1991). D'altra parte l'adesione cellulare gioca un ruolo critico nel ciclo vitale di *Dyctiostelium discoideum* (Barondes et al., 1985; Brov & Siu, 1993; Vince & Gingeogl, 1980; Ziska & Henderson, 1988) e di *D. purpureum* (Springer, 1989) così come nella biologia adattativa di *Naegleria gruberi* (King et al., 1978; 1979, 1983; Preston et al., 1990), di *Acantamoeba castellani* (Preston & King, 1984), di *Paramoeba pemaquidensis* (Martin, 1987). Tra i ciliati, l'adesione attiva al substrato è stata studiata per *Condylostoma auriculatum* (Andrews, 1945; Faurè-Fremiet, 1936 a,b), *Paramecium candidatum* (Kitamura, 1984) e *Urocentrum turbo* (Faurè-Fremiet, 1954). Bibliografie altrettanto ricche sono disponibili per Funghi, Piante e Animali a proposito degli infiniti ruoli che l'adesione cellulare è stata dimostrata giocare nei più diversi fenomeni nel mondo dei pluricellulari.

Nella scia di quanto discusso da Lackie (1986) abbiamo condotto uno studio sulla locomozione di *O. bifaria* nel suo creeping su superficie a diverse bagnabilità: il controllo (vetro: 2nN) e il Gelbond® (12nN).

Gli etogrammi ottenuti, così come gli indici e i tassi locomotori hanno chiaramente dimostrato che *O. bifaria*. si muove su Gelbond® (a) con v , ridotta significativamente, rispetto ai controlli, (b) con SSR più frequenti ma con a° stretti, (c) con Rd (Fig. 8) ridottissimi rispetto ai controlli. Il quadro emerso dagli esperimenti è ovviamente ben più complesso e articolato (Ricci et al., in prep.). Ma anche questi soli risultati maggiori chiaramente rivelano la criticità del rapporto tra cirri e substrato nel determinare la qualità del movimento spaziale.

Per concludere (Fig. 13) il "salto evolutivo" della biologia adattativa degli ipotrichi è riportabile, dal punto di vista della prospettiva comportamentale, al felice combinarsi di tre fattori: forma del corpo, metaorganuli propulsivi, capacità di adesione delle estremità distali degli stessi.

Una volta di più ci sembra doveroso concludere che uno studio adattativo-comportamentale ci permette non solo di evidenziare molti

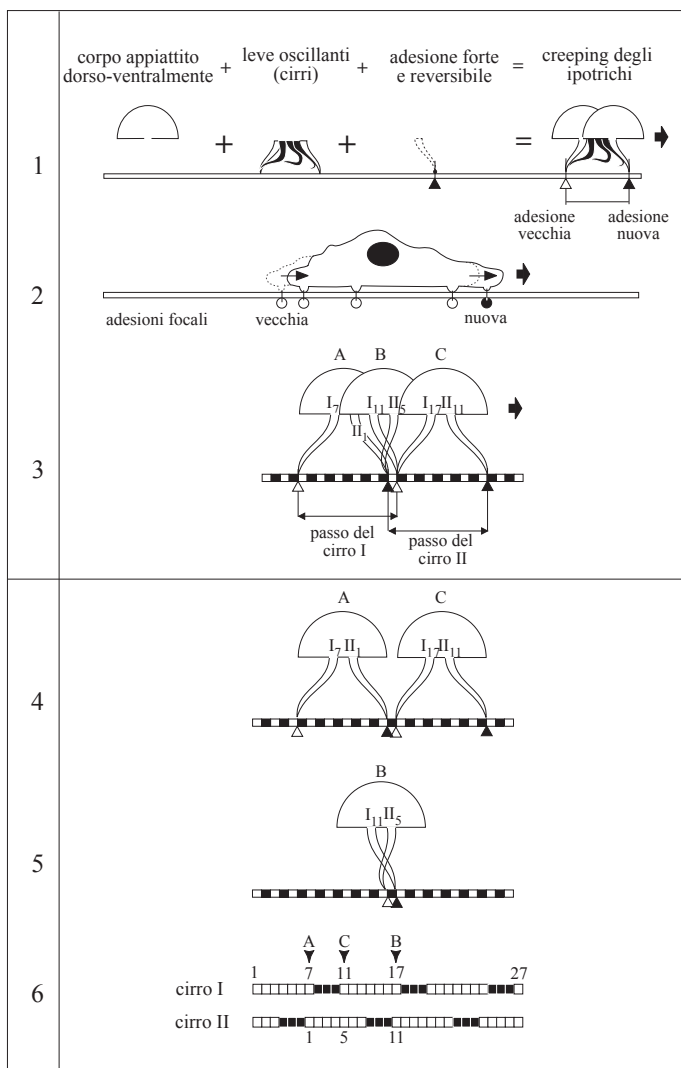


Fig. 13. 1: l'analisi del creeping degli ipotrichi sembra il risultato di una soluzione citoarchitettone (corpo appiattito), di una citologica (l'acquisizione del cirro come metaorganello) e di una chimica (l'adesione, salda – ma – facilmente reversibile). 2: un'ameba si muove molto lentamente per "adesioni focali" molto forti, ma estremamente difficili da annullarsi. 3: il creeping di un ipotricho può dunque essere visto come quello di un'ameba che sposta le sue adesioni focali all'estremità distale di leve molto peculiari, i cirri. 4, 5, 6: illustrazione schematica e analitica di quanto rappresentato in 3, sinteticamente.

fenomeni nuovi, ma anche di mettere in luce relazioni reciproche nuove tra elementi morfologico-funzionali già così noti da essere ormai divenuti “invisibili” all’occhio del ricercatore non allenato!

VI. Lo studio del comportamento: le modulazioni esterne delle potenzialità interne dei protozoi

Come illustrato in Fig. 1, il comportamento è l’espressione integrata delle reazioni dell’organismo ai diversi stimoli ambientali, in funzione anche dei diversi parametri dello stato funzionale interno.

Tutto questo, ovviamente, andrebbe inquadrato in una serie di contesti più specifici e appropriati: dal concetto di “comportamento adattativo” (Meyer & Wilson, 1991; McFarland, 1991), a quello altrettanto essenziale di eto-ecologia (Krebs & Davies, 1981), alla più recente problematica della distinzione LABCON vs NATCON (Ricci & Erra, in prep.). La difficoltà di discutere con proprietà tutte queste tematiche assieme alla vastità della bibliografia, tuttavia, non permette qui di estenderne la trattazione: a noi interessava segnalarne l’importanza al lettore che ne volesse approfondire diversi aspetti. A mo’ di esemplificazione sperimentale (“LABCON + 1 stimulus”, discusso in § II Notaz. Tecniche) quattro casi sono illustrati in Fig. 14 in cui lo studio del comportamento ha rappresentato la chiave di volta per la soluzione dei problemi via via messi a fuoco.

Due diverse strategie adattative (*O. bifaria* adattata a substrati bidimensionali, *E. crassus* adattato agli spazi intergranulari della sabbia) furono dimostrate esistere nel contesto dell’unico fenomeno già noto del tigmotattismo (Fig. 14, A): al di là dell’interesse per gli specialisti, questo risultato mostra come una sola foglia marcescente affondata su di un substrato sabbioso finisce per creare due habitats diversissimi che, per quanto estremamente vicini spazialmente ospiteranno popolamenti diversissimi (Ricci, 1989b).

Studiando poi la sensibilità di *O. bifaria* a diversi gradi di ruvidità del substrato (Fig. 14, B) si è giunti a dimostrare che la specie distingue tra substrati con ornamentazioni di 2.0 μm da altri con ostacoli di 2.8 μm : un ipotrico può dunque dirigersi sul substrato più favorevole, la differenza essendo di 0.8 μm ! (Ricci et al., 1989). Di nuovo, risultati di questo tipo dimostrano come anche una “semplice” spiaggia sabbiosa, per il solo fatto di avere granulometrie diverse in micropatches anche molto vicini e

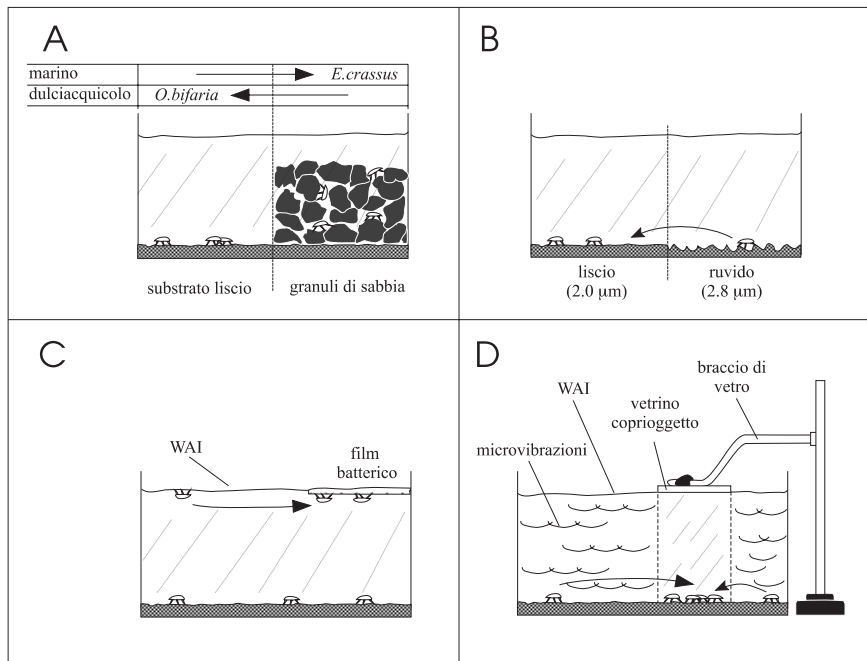


Fig. 14. A: schema di un esperimento che verifica come *O. bifaria* si raduna sul substrato bidimensionale, mentre *E. crassus* “preferisce” gli spazi tra i granuli di sabbia; B: *O. bifaria* riesce a distinguere differenze di ruvidità di $0.8 \mu\text{m}$; C: *O. bifaria* tende ad evitare la superficie acqua aria (WAI) libera, raggruppandosi piuttosto sul film batterico; D: un oggetto capace di immobilizzare un tratto di WAI induce un raggrupparsi di ciliati (*O. bifaria* e *Paramecium caudatum*) al di sotto di quel tratto stesso.

frammisti, a pelle di leopardo, può ospitare una biodiversità incredibile! Si è poi potuto dimostrare sperimentalmente (Fig. 14, C; Ricci et al., 1991) che la superficie aria-acqua coperta da film batterico rappresenta per gli ipotrichi dulciaquicoli un micro-ambiente preferenziale, tanto che vi si sviluppano popolazioni così ricche che sostengono, a loro volta, un anello trofico superiore, rappresentato dalle larve dei ditteri

Dixidae, caratteristici per cibarsi della biomassa che si sviluppa proprio a livello dell'interfaccia aria-acqua. Se ora consideriamo che circa il 2% della superficie delle terre emerse è occupata da acque stagnanti coperte da sconfinati film batterici (Goldacre, 1949; Armentano, 1980), ci rendiamo conto non solo dell'importanza ecologica dei ciliati ipotrichi dulciaquicoli ma anche della vastità dei flussi trofici cui essi danno un contributo essenziale in termini di energia e di sostanze!

Ma un'intera nuova categoria di stimoli è stata dimostrata esistere e giocare un ruolo primario nell'indurre e determinare il comportamento adattativo dei ciliati, *O. bifaria* e *Paramecium caudatum* (Fig. 14, D; Ricci et al., 1992): ostacoli che interagiscono con l'interfaccia aria-acqua immobilizzandola, riducono le microvibrazioni dell'interfaccia stessa e creano, al di sotto di essa, aree "favorevoli" dove i ciliati finiscono per accumularsi (effetto "Shelter", Ricci & Erra, 1995), così ottenendo diversi vantaggi adattativi: (a) trovano ricchi film batterici, (b) si originano ricche popolazioni favorevoli all'innesco dei fenomeni sessuali (coniugazione); (c) si accumulano in aree "difese" che, in caso di asciuttore, permettono loro di godere di un periodo extra nel quale portare avanti fenomeni differenziativi complessi quali l'incistamento.

L'esempio in cui un'analisi accurata dei parametri più diversi dei tratti comportamentali si è dimostrata estremamente esauriente, tuttavia, è il caso della reotassi di *Uronychia setigera* (Ricci et al., 1999b). Come mostrato in fig. 9, in questo caso è stato possibile dimostrare che, al semplice crescere in intensità dello stimolo (la v del flusso d'acqua) il comportamento esprime una crescente resistenza allo stimolo stesso usando in successione diverse strategie adattative: all'inizio si assiste ad un orientarsi delle tracce in direzione opposta a quella del flusso stesso; segue un creeping su tracce virtualmente rettilinee e, infine, un moto particolare ad altissima velocità (12.000 $\mu\text{m}/\text{sec}$!).

La conclusione di questo breve capitoletto ci piacerebbe che fosse una considerazione duplice: da una parte gran parte del "mondo" dei protozoi è tuttora da esplorare e da conoscere, dall'altra è pure vero che ciò che troviamo è talora assolutamente "inspiegabile": un'uronichia che nuota a 12.000 $\mu\text{m}/\text{sec}$ corrisponde ad un uomo che nuota nel miele a 1.300 km/h: come spiegarlo in termini termodinamici e strutturali rigorosi?

VII. Dall'etologia degli Eucarioti unicellulari alla locomozione dei viventi: senso ed evoluzione del fenomeno

La lunga (solo apparentemente!) trattazione delle acquisizioni nel campo dell'etologia dei protozoi che è stata fatta sin qui ha la funzione di dimostrare come anche lo studio di un fenomeno apparentemente "semplice" se condotto sistematicamente con esperimenti volti ad ottenere risultati sinergistici si presta ad affrontare ed analizzare la miriade di problemi ad esso strettamente connessi e, pure, troppo spesso ignorati in quanto apparentemente ovvi o scontati. Lo sviluppo di questa continua rielaborazione e un ininterrotto ripensare su tanti temi così interconnessi e, pure, così spesso diversi tra loro, non poteva che condurre a riconsiderare anche il fenomeno locomozione nei suoi aspetti più generali: (a) la sua natura ed il suo significato per gli organismi che lo hanno acquisito, (b) il suo evolvere nella storia stessa della vita.

Tra i molti modi di considerare, e definire, il comportamento (p.e. il comportamento come tratto fenotipico di una specie, Jennings, 1906; Heinroth, 1930), i nostri studi analitici delle tracce dei ciliati ci condussero a tracciare quegli etogrammi di creeping sulla cui base fu possibile giungere a simulazioni di tracce specie specifiche indistinguibili dalle vere, mediante un programma elaborato per guidare un personal computer (Oliveira Pinto, 1993).

Il fatto di poter riuscire a simulare tracce perfettamente simili (per i parametri etografici qualitativi e quantitativi) a quelle vere della specie considerata, ci pose il problema drammatico della apparentemente semplice "simulabilità" di un fenomeno così complesso come il comportamento: una successiva riflessione ci portò dunque a considerare che il "comportamento" di un ciliato in movimento su un substrato è espresso sì dalla traccia seguita, ma che tale traccia (perfettamente analizzabile e descrivibile geometricamente e, di conseguenza, facilmente simulabile da questo punto di vista) nulla dice sul suo senso adattativo per l'organismo che la sta percorrendo (Ricci, 1995). Questa serie di considerazioni estremamente robuste (in quanto fondate su una sconfinata quantità di dati sperimentali e prodotta da un continuo ripensare al complesso di esperimenti condotti, risultati ottenuti e indicazioni emerse) ci indicarono il comportamento come un tratto biologico di una specie capace di metterla in grado di "reagire adattativamente" su tempi brevi e brevissimi alle sfide/opportunità ambientali, in funzione dello stato

funzionale dell'organismo, considerato questo come centro primario di analisi e "valutazione" degli stimoli esterni, della loro integrazione reciproca e con gli indicatori di stato interno, e della elaborazione finale in termini di risposta comportamentale.

Questa linea di pensiero ci ha condotto a vedere il comportamento come una sorta di "facilitatore evolutivo", capace di trovare rapide soluzioni ottimali per aumentare la probabilità di sopravvivenza; più complesso è l'insieme delle risposte comportamentali, più ampio è il range delle situazioni ambientali cui l'organismo è capace di tener testa con successo.

Questa strettissima interdipendenza tra evoluzione, complessità strutturale e funzionale e comportamento è chiaramente dimostrata dal già ricordato caso dei protozoi, che acquisiscono la sessualità meiotica e la nicchia trofica dei consumatori secondari e che, puntualmente evolveranno "mating dances" (Ricci, 1981a, 1982; Ricci et al., 1987) e "hunting patterns" (Ricci & Verni, 1988, 1994; Morelli et al., 1999) esclusivamente usati per far fronte alle singolari esigenze biologiche di tali due radicali innovazioni evolutive.

Ricordata e stabilita dunque la profondissima interdipendenza tra storia evolutiva di un organismo e suo comportamento (l'approccio eto-ecologico discusso più ampiamente da Krebs & Davies, 1981, e per i protozoi da Ricci, 1992b, nella scia del capolavoro di Fenchel, 1987 e illustrato schematicamente in fig. 1) possiamo ora spingerci a riflettere più approfonditamente sui protozoi nel loro essere "ponte evolutivo" tra i procarioti da una parte e gli eucarioti multicellulari (gli animali) dall'altra. Con i procarioti, i protozoi condividono la natura unicellulare dell'organismo, mentre con gli animali hanno in comune l'organizzazione eucariotica. In questa prospettiva bisogna subito chiarire una volta per tutte che il comportamento di un protozoo corrisponde sì a quello di un batterio, ma non a quello di un fibroblasto, di un linfocita o simili: espressioni quali il comportamento dei linfociti (o simili), sono molto frequenti e, talora, abusati (Lackie, 1986), ma, secondo noi, sono scorrette e fuorvianti! La cellula protozoo è, di fatto, un organismo, capace di andare in giro nel suo ambiente fortemente variabile, imprevedibile, rischioso, cavandosela più o meno brillantemente nel rispondere a quelle istanze fondamentali di ogni vivente, quali "cerca cibo!", "cerca condizioni esterne più favorevoli!", "fuggi il predatore!", "evita condizioni di pejus ambientale", "cerca il partner sessuale!", ecc.

ecc. Mentre questo corrisponde al comportamento di una chiocciola, di un'ape, di una lampreda o di un lupo, ben diversa è la situazione delle cellule di metazoo capaci di muoversi e di svolgere un compito anche complesso quale quello dei linfociti, ad esempio! Queste cellule infatti, hanno un comportamento molto singolare, in quanto si muovono in un ambiente particolarissimo: l'interno del corpo, dove parametri fisici e chimici sono molto costanti e per lo più estremamente favorevoli! Tutto questo è stato discusso più ampiamente da Ricci & Banchetti (1993).

Stabilito dunque che l'intero protozoo sa comportarsi adattivamente come l'intero lupo (e non come una sua cellula, che, in fondo, si muove in condizioni che ricordano condizioni LABCON+1 stimolo, come discusso in precedenza!) diviene ora possibile fare un salto di approccio e vedere il comportamento dei protozoi (i viventi più vicini ai primi eucarioti comparsi circa $2.2 \cdot 10^9$ anni fa, Nanney, 1980) come il tema base del comportamento, sul quale per i metazoi hanno realizzato le più incredibili "variazioni sul tema" comportamento animale. Entrambi i comportamenti rappresentano veramente quei "pinnacoli di complessità" che Bonner (1988) discute così brillantemente e con grande capacità: tuttavia resta anche vero che il comportamento dei protozoi ha un livello di complessità più "basso" rispetto a quello degli animali. È indubbio infatti che i due tipi di organismi (per i protozoi, 1 organismo corrisponde a 1 cellula, mentre per i metazoi, 1 organismo è costituito anche da svariati miliardi di cellule differenziate in forme e funzioni diverse, ciascuna rispondente a diversi aspetti del comportamento stesso, quali la contrazione, il sostegno meccanico, gli organi di senso, il sistema nervoso centrale ecc.) non possono che avere potenzialità sconfinatamente diverse dal punto di vista del comportamento. La più evidente diversità qualitativa tra le due diverse situazioni è che il comportamento dei protozoi è, per lo più riducibile ad una serie lineare di successivi patterns comportamentali ($LLE_n \rightarrow SLE_n \rightarrow LLE_{n+1}$ etc.), mentre un animale col suo comportamento svolge compiti complessi e dà soluzioni diverse a problemi diversi nello stesso periodo di tempo: questo aspetto è ciò che ha in qualche modo reso vano operativamente il concetto di etogramma (Eibl Eibesfeldt, 1967) per gli animali, mentre ne ha rafforzato enormemente l'utilità per i protozoi. Al di là di queste considerazioni, resta valido il fatto che, in qualche modo, il comportamento dei protozoi è un perfetto comportamento eucariotico e comprende in sé, in nuce, tutti gli aspetti del comportamento animale più complesso (cfr. le "mating dances" e gli "hunting patterns" pluri ricordati).

È d'altra parte anche vero che per i protozoi la stragrande parte del comportamento coincide con la loro locomozione, e questo ci conduce a ragionare sul ruolo, natura, costo, utilità del movimento per chi ne è dotato. È utile ora ricordare, a questo proposito, la serie di definizioni date nella Premessa, a proposito di immobilità, mobilità ecc. Comportamento è la proprietà di cambiare la propria posizione nello spazio con un preciso scopo adattativo, una proprietà, come abbiamo visto veramente conveniente! Tuttavia, questa acquisizione evolutiva così utile è anche molto costosa! Dobbiamo infatti considerare che la capacità di esprimere un comportamento implica inevitabilmente costi evolutivi (con ciò intendendo la dispendiosità dei tentativi fatti per ottenere organuli propulsori, strutture metaboliche, apparati di analisi sensoriale e sistemi di controllo capaci di coadattarsi in un funzionamento utile) ed i costi energetici (per quanto diverse taglie corporee implicino spese energetiche di dislocazione spaziale molto diverse, resta il fatto che una parte più o meno consistente del budget energetico di un organismo viene "investita" nella locomozione, se se ne vuole trarre vantaggio). D'altra parte, il fatto che nel regno Animalia, una buona parte di organismi sia sessile (cioè incapace di locomozione, essendo fissato al substrato) ci deve far pensare: questi organismi sono tutti a vita subacquea e vivono filtrando il ricco pabulum sospeso nell'acqua. Questi filtratori sembrano suggerire fortemente che anche gli animali, e tra essi forme molto evolute e complesse come i Tunicati (appartenenti al *Phylum Chordata*, come noi mammiferi...!) non appena riescono "a farne a meno" a causa di risorse ambientali largamente disponibili, rinunciano a tutti i dispendiosi apparati necessari al comportamento, scegliendo piuttosto una filosofia di vita "vegetativa" e "inerte", ma anche molto "economica" nella prospettiva qui discussa cioè, quella del filtratore. Banale conclusione di questo ragionare è che il comportamento *deve* rendere bene in termini di convenienza adattativa, se il suo costo è *di fatto* di un certo rilievo, mai trascurabile!

Ora la "convenienza" biologica del comportamento non può che essere espressa in termini di "compiti assolti": questo tema è affrontato e discusso in modo estremamente brillante da Bell (1991) il quale, parlando di "searching behaviour" s.l., distingue il "searching" (di risorse immediate nel "patch" ambientale occupato) dal "ranging" (da un patch all'altro) e dal "migrating" (da un habitat al prossimo). Mentre il III livello va escluso per i protozoi, in quanto implica capacità quali

memoria, orientamento, apprendimento (tutte mai segnalate, ancorché a lungo cercate, nei protozoi). Per quanto riguarda gli altri due livelli, invece, perfettamente descritti nella biologia comportamentale dei protozoi, dobbiamo introdurre una tematica centrale della locomozione, quella cioè del “random walking” (Ricci & Erra, in prep.). Questo fenomeno è stato studiato, descritto e discusso in molti modelli viventi diversi: i batteri (Berg & Brown, 1972; Berg, 1978), le amebe (Hall, 1977), le cellule di metazoo (Peterson & Noble, 1972; Boyarsky et al., 1978; Hall & Peterson, 1970). I nostri stessi studi più che ventennali del comportamento di molte specie di ciliati sembrano indicare che anche questi sofisticati organismi si muovono lungo tracce casuali, sia come composizione in termini di elementi succedutisi lungo di esse (Ricci, D'Arrigo, Erra, dati non pubblicati), sia come orientamento spaziale (Barbanera et al., in prep.).

Come conciliare questa osservata, comunissima esecuzione di locomozione “random” nei sistemi studiati, con le considerazioni fatte sopra a proposito del rapporto costi/benefici del fenomeno “comportamento”? Ci sembra che la risposta più plausibile, ancorché di una ovvietà disarmante, sia che tutte le osservazioni di random walk sopra ricordate si riferiscono di fatto, ad osservazioni sperimentali in condizioni LABCON, cioè condizioni isotropiche: in assenza di “stimoli guida” di “gradienti direzionali”, gli organismi, di fatto, non “sanno che fare”. Possiamo ricordare, a supporto di questa ipotesi, che in tutti gli esperimenti da noi condotti in cui le popolazioni erano in condizione di “scegliere” tra due diverse possibilità (Fig. 14), gli organismi si sono dispersi o raggruppati secondo chiare logiche tipo “allontanati dall'area sfavorevole x” o “avvicinati alle condizioni favorevoli y”!

Simili conclusioni si sono tratte da recenti studi condotti mediante microgradienti termici applicati a popolazioni raffreddate sperimentalmente a 9°C di *O. bifaria*: questo organismo reagisce adattativamente all'arrivo di fronti caldi (“dirigersi verso il caldo!”) e freddi (“allontanarsi dal freddo!”) così confermando che i protozoi possono anche mostrare stati neutri di comportamento (a 9°C le oxytriche sono virtualmente immobili), corrispondenti ai “moti random” osservabili a temperature “normali”, ma che li abbandonano immediatamente non appena giungono in contatto con un'informazione ambientale capace di condurli a migliorare le condizioni ambientali o, almeno, a ridurne il peggioramento (Barbanera et al., 1999, 2000 a,b).

Per trarre, dunque, una conclusione generale a proposito del problema dei costi/benefici della locomozione in relazione all'altro del "random walk" degli organismi studiati, ci sembra logico e corretto, concludere che il "random walk" è eseguito da un organismo come una sorta di "routine di default", ogniqualvolta un ambiente isotropico (estremamente raro in natura) cessa di modularne i recettori e, di conseguenza, il comportamento s.s.: a queste condizioni il comportamento "adattativamente mirato" diviene locomozione casuale, un tentativo da parte di un organismo che non sa che fare, di trovare nuovi stimoli che gli dicano di nuovo "vai là!" "allontanati da qua!" ecc.

Resta casomai da considerare come organismi così semplici, come quelli considerati a proposito del "random walk", riescano a ottenere un "random walk" reale: tutti sappiamo la difficoltà enorme di generare una serie di numeri veramente casuale anche con macchine ed algoritmi molto sofisticati! Ed un euplotes come riesce a farlo, allora? Uno studio recentissimo di Fronzoni et al. (2000) ha messo in luce il probabile coinvolgimento di fenomeni di risonanza stocastica nel determinare il periodico verificarsi delle SSR (v. Fig. 2), a loro volta elementi critici nel "rompere" casualmente la traccia seguita dal ciliato.

Prima di concludere questa discussione generale sul "random walk", due punti vanno sottolineati. (I) Il "random walk" di oggetti non viventi, quali le molecole di un fluido, è sostanzialmente diverso dal "random walk" di oggetti viventi: mentre il primo è inevitabile e porta ineluttabilmente alla dispersione delle molecole stesse, il secondo è eseguito, comunque, con un preciso scopo adattativo: trovare una nuova traccia guida, se mai accadesse di essere in condizioni di isotropia ambientale! (II) Il "random walk" dei viventi che lo eseguono pur essendo una sorta di "artefatto" rivelato da condizioni innaturali come le LABCON, ha in realtà un significato adattativo ("cerco di sapere cosa fare di nuovo, una volta che non so più cosa devo fare") in natura tenuto come "potenzialità di riserva" per casi di "emergenza". Resta solo da capire bene per quale ragione questi microrganismi abbiano scelto, in caso di assenza di input, di muoversi a caso alla ricerca di informazioni utili (stimoli direzionali), così spendendo energia metabolica, invece di fermarsi ed attendere l'arrivo degli stessi stimoli (come si è visto accadere solo a 9°C per *O. bifaria*). Anche questo punto va considerato come provocazione scientifica proposta allo scopo di stimolare collaborazioni interessate.

Passando ora al secondo tema generale che ci siamo proposti di trattare, per quanto rapidamente e mediante generalizzazioni forse esagerate, ma, comunque, fatte solo a scopi euristici, il tema, cioè, della storia della locomozione nel contesto dell'evoluzione della vita, la prima considerazione da fare è la seguente: come mostrato in Tavola 1, se osserviamo la presenza di forme incapaci (o capaci) di locomozione nei diversi grandi gruppi viventi, possiamo concludere che i Procarioti hanno

		forme immobili	forme con locomozione
PROCARIOTI		+	+
EUCARIOTI:			
UNICELLULARI (a vita libera)		-	+
MULTICELLULARI	Plantae	+	-
	Fungi	+	-
	Animalia	+	+

Tavola I. La capacità di muoversi nello spazio nei principali gruppi di viventi.

entrambe le forme, i Protozoi a vita libera hanno perlopiù forme mobili, i Funghi e le Piante hanno forme immobili, gli animali hanno entrambe le possibilità. Sulla base di questa generalizzazione, si può concludere che (1) la locomozione non è necessaria alla vita e che (2) la locomozione è tuttavia molto utile dato che (a) circa metà dei viventi l'acquiesce e che (b) la storia dell'evoluzione può essere seguita nell'evolvere delle potenzialità locomotorie dei viventi.

Come mostrato nella Tavola 2, infatti, si può tentare di analizzare comparativamente una serie di elementi più o meno direttamente collegati col fenomeno “comportamento”, considerando i gruppi dei Batteri, Protozoi e Metazoi: in questo modo è possibile giungere a ipotesi di lavoro nuove a proposito di meccanismi adattativi, ruoli e significati del comportamento stesso.

La sinossi di Tavola 2 è uno schema molto semplificato di una materia in realtà molto complessa: non abbiamo la pretesa di fare trattazioni

	BATTERI	PROTOZOI	ANIMALI
ELEMENTI GENERALI			
Dimensioni	2-10 µm;	20-200 µm;	>2000 µm;
Numero di Reynolds	10 ⁴	10 ³ - 10 ²	>10 ²
Condizioni di moto	Viscoelastiche	Viscoelastiche	Inerziali
Nicchia trofica	Produttori (P); Decompositori (D);	P + D + Consumatori(C)	P + D + C
Sessualità meiotica	Assente	Presente	Presente
ELEMENTI SPECIFICI			
Motore	Rotore spinto da protoni	Actina / Miosina (A/M); Tubulina / Dineina (T/D)	A/M ; T/D
Propulsore	Flagello rigido (esterno)	Organuli flessibili (interni)	Muscoli; Arti (interni)
Controllo	Elettrico	Elettrico	Elettrico
Corpo	Procariotico, unicellulare	Eucariotico, unicellulare	Multicellulare
Azione su	Acqua (attrito viscoso)	Acqua (attrito viscoso), substrato (adesione attrito)	Fluidi (attrito), substrato (adesione attrito)
TRACCE			
	Successioni di stati alternati, discreti (A, B): A = run B = tumble	Successioni di stati alternati, discreti (A, B): A = LLE = (A+, A-, S) B = SLE = (CTC, STC, RTC, SSR)	Successione continua di diversi patterns interagenti e/o sovrapposti, molto complessa
SCOPI ADATTATIVI			
	Ottimizzazione dell'Ambiente (OA) Ricerca di Cibo (RC)	OA + RC + Predazione (P) + Mating Dances (MD)	OA + RC + P + MD + migrazione, comportamenti sociali...

Tavola 2. Schema estremamente generale di alcuni fattori coinvolti nell'espressione del comportamento.

esaurienti, ma vorremmo invece proporre all'attenzione dei “non addetti ai lavori” argomenti generali su locomozione e comportamento.

Come mostrato nella Tavola 2 le soluzioni locomotorie dei Batteri sono, perlopiù, diverse da quelle dei Protozoi e Metazoi, che condividono la natura eucariotica: i Batteri sono estremamente piccoli (e questo rende la loro vita a bassissimi numeri di Re, totalmente diversa e unica) e unici quanto a soluzioni biologiche della propulsione (v. Tavola 2: motore, propulsori).

Dalla parte opposta della Tavola 2 i Metazoi chiaramente dimostrano di portare agli estremi più complessi le potenzialità del modello eucariotico, sfruttando anche le potenzialità del corpo pluricellulare! Prima di tutto, coi loro corpi “grandi”, gli animali hanno sperimentato per primi (e unici!) il mondo dell’inerzia. Naturalmente, corpi così complessi strutturalmente possono articolarsi in complessi sistemi multicellulari; ciascuno specializzato per una unica funzione (sistema muscolare, scheletrico, sensoriale, venoso) ed interagenti profondamente tra loro nell’espressione del comportamento, che può divenire estremamente complesso, come nel caso del comportamento sociale o di quello migratorio.

I Protozoi, infine, mostrano un comportamento molto sofisticato nelle sue caratteristiche: da una parte condividono coi batteri l’unicellularità del corpo, i piccoli Re, la locomozione lungo tracce formate (s.l.) da “runs” e “tumbles”, dall’altra sono accomunati con i Metazoi da tratti eucariotici essenziali, quali la nicchia di consumatore secondario, la sessualità meiotica, i motori molecolari acto-miosinici e tubulo-dineinici.

Possiamo concludere questa comparazione asserendo che se è vero che l’aspetto essenziale della Vita è ovviamente, la sua capacità di riprodursi, è anche vero che immediatamente dopo essa ha acquisito la capacità di spostarsi nello spazio allo scopo di migliorare le proprie possibilità di sopravvivenza (comportamento) ed ha continuato ad affinarne ed ampliarne la potenzialità di risposta tanto che possiamo ritrovare nei caratteri essenziali del comportamento dei diversi gruppi il progredire stesso delle soluzioni evolutive considerate.

Concludendo questa lunga riflessione critica e discorsiva, si può affermare che lo studio del comportamento dei Protozoi ha fornito una inaspettatamente vasta messe di risultati conoscitivi (e questo è molto importante per la “biologia adattativa” dei ricercatori coinvolti...!) ma ci sembra di rilievo sottolineare il gran numero di problemi aperti, di dubbi sollevati, di sicurezze incrinata!

Chiudiamo dunque proponendo lo studio dell’etologia dei Protozoi come un campo estremamente fertile di interazioni o tra culture, mentalità e tecniche diverse come una preziosa sorgente di idee provocatorie e di questioni da risolvere!

BIBLIOGRAFIA

- Alberts, B., Bray, D., Lewis, J., Raff, M., Roberts, K. & Watson, J.D. (1994): *Molecular Biology of the Cell*. 2nd ed. Garland Publishing Inc., New York, London. 1575 pp.
- Adams, S.A. & Robson, S.C. (1993): Immunological similarity between the 170 Kd amoebic adherence glycoprotein and human beta 2 integrin. – *Lancet*, 341 (8836): 17-19.
- Aikawa, M., Iseki, M., Barnwell, J., Taylor, D. & Howard, R. (1990): The pathology of human cerebral malaria. – *Am. J. Trop. Med. Hyg.*, 43: 30-37.
- Andrews, E.A. (1945): *Stentor's* anchoring organs. – *J. Morphol.*, 77: 219-232.
- Armentano, T.V. (1980): Drainage of organic soils as a factor in the world carbon cycle. – *Bioscience*, 30: 825-830.
- Arroxa, R.A. & Gonzales-Gdoles, L. (1993): Signaling of *Trichomonas vaginalis* for amoeboid transformation and cytoadherence. – *Mol. Microbiol.*, 2: 299-309.
- Azam, F., Fenchel, T., Field, J.G., Gray, J.S., Meyer-Reil, L.A. & Thingstad, F. (1983): The ecological role of water-column microbes in the sea. – *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 10: 257-263.
- Banchetti, R. & Ricci, N. (1986): The doublet of *Oxytricha bifaria* (Ciliata, Hypotrichida). I. Morphology and development. – *Protistologica*, 22: 161-168.
- Banchetti, R. & Ricci, N. (1998): The behavior of *Heterolepidoderma* sp. (Gastrotricha). – *Zool. Sc.*, 15: 131-137.
- Banchetti, R., Bisogni, S. & Ricci, N. (1997): The morphology of the doublet of *Oxytricha bifaria*: further studies. – *Cytobios*, 90: 203-218.
- Barbanera, F., Erra, F. & Ricci, N. (1999): Warm microgradients elicit adaptive behavior in isotropically cooled, inert populations of *Oxytricha bifaria* (Ciliophora, Hypotrichida). – *J. Euk. Microbiol.*, 46: 532-541.
- Barbanera, F., Erra, F. & Ricci, N. (2000,a): The effects of heating on the behaviour of *Oxytricha bifaria*. – *Can. J. Zool.*, 78: 1-11.
- Barbanera, F., Erra, F. & Ricci, N. (2000,b): Cold microgradients elicit adaptive behaviour in isotropically cooled, inert populations of *Oxytricha bifaria*. – *J. Euk. Microbiol.*, 47: 359-367.
- Barondes, S.H., Haywood-reid, P.L. & Cooper, D.N.W. (1985): Discoidin I an endogenous lectin is externalized from *Dictyostelium discoideum* in multi-layer bodies. – *J. Cell Biol.*, 100: 1825-1833.

- Bell, W. J. (1991): Searching behaviour. Chapman & Hall, London, New York, Tokyo, 358 pp.
- Berg, H.C. (1983): Random Walks in Biology. Princeton Univ. Press, Princeton. 152 pp.
- Berg, H.C. & Brown, D. A. (1972): Chemotaxis in *Escherichia coli* analysed by three dimensional tracking. – Nature, 239: 500-504.
- Bonner, J.T. (1988): The evolution of complexity. Princeton Univ. Press. 259 pp.
- Boyersky, A., Noble, B. & Peterson, S.C. (1976): Chemotaxis in vitro. – Biophys. J., 16: 249-258.
- Bror, S.K. & Siu, C.H. (1993): Characterization of the cell adhesion molecule SP 24 in *Dictyostelium discoideum*. – J. Biol. Chem., 268: 24902-24909.
- Butthep, P., Bunyaratvej, A., Kitaguki, H., Funahara, Y. & Fucarhoen, S. (1992): Interactions between endothelial cells and thalassemic red cells in vitro. – Southeast Asian J. Trop. Med. Public Health, 23: 101-104.
- Carrero, J.C. & Diazzi, Y. (1994): Human secretory immunoglobulin A anti-*Entamoeba histolytica* antibodies inhibits adherence of amoebae to MDCK cells. – Infect. Immun., 62: 764-767.
- Crandall, I., Collins, W.E. & Gysin, J. (1993): Synthetic peptides based on motifs present in human band 3 protein inhibit cytoadherence sequestration of *P. falciparum*. – Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A., 90: 4703-4707.
- Crandall, I., Land, K.M. & Sherman, I.W. (1994): *Plasmodium falciparum* pfalesin and CD36 form an adhesin receptor pair that is responsible for the pH dependant portion of cytoadherence sequestration. – Exp. Parasitol., 78: 203-209.
- Day, K.P., Karamalis, F., Thompson, J., Barnes, D., Peterson, C. (1993): Genes necessary for expression of a virulence determinant and for transmission of *P. falciparum* are located on a 0.3 megabase region of chromosome 9. – Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A., 90: 8292-8296.
- Dryl, S. (1974): Behavior and motor response of *Paramecium*. In: Van Wagtenonk, W.J. (ed.) *Paramecium: a current survey*, pp. 165-218. Elsevier Sci. Publ. Co., Amsterdam.
- Eibl-Eibesfeldt, T. (1967): Grundriss der vergleichenden Verhaltensforschung Ethologie. R. Piper, Verlag, München. 530 pp.
- Faurè-Fremiet, E. (1936a): *Condylostoma auricolatus* (Gruber). – Bull. Soc. Zool. De France, 41: 511-519.

- Faurè-Fremiet, E. (1936b): La famille des Folliculinidae in: *Mèlanges Paul Pelsenner*. – *Memoires du musee Roy d’Hist. Nat. De Belgique*, 2: 1129-1175.
- Faurè-Fremiet, E. (1954): Morphogenese de bipartition chez *Urocentrum turbo*. – *J. Embryol. And exper. Morphol.*, 2: 227-238.
- Fenchel, T. (1987): Ecology of Protozoa. *The Biology of Free-Living Phagotrophic Protists*. Science Tech. Publishers, Madison, Wisconsin. 197 pp.
- Fronzoni, L., Krüppel, T., Lueken, W., Nieri, L. & Ricci, N. (2000): A statistical study of the dynamics of the Voltage Membrane in protozoa *Euplotes vannus*. – *Chaos, Solitons & Fractals*, 11: 1917-1922.
- Goertz, H.D. (1982): The behaviour and fine structure of the dorsal bristles of *Euplotes minuta*, *E. aediculatus*, and *Stylonychia mytilus* (Ciliata, Hypotrichida). – *J. Protozool.*, 29: 353-359
- Goldacre, R.J. (1949): Surface films on natural bodies of water. – *J. Anim. Ecol.*, 18: 36-39.
- Grell, K.G. (1973): *Protozoology*. Springer Verlag, Berlin, 554 pp.
- Hall, R.L. (1977): Ameboid movement as a correlated walk. – *J. Math. Biol.*, 4: 327-335.
- Hall, R.L. & Peterson, S.C. (1979): Trajectory of human granulocytes. – *Biophys. J.*, 25: 365-372.
- Hausmann, K. & Bradbury, P.C. (1996): *Ciliates: Cells as Organisms*, Gustav Fischer, Stuttgart, 485 pp.
- Heinroth, O. (1930): Ueber bestimmte Bewegungsweisen der Wirbeltiere. *Sitzungsberichte der Gesellschaft naturforschende Freunde*.
- Hinde, R.A. (1966): *Animal behaviour*. McGraw-Hill Book Company, New York, St. Louis, London. 534 pp.
- Howard, P.K., Sefton, B.M. & Firtel, R.A. (1993): Tyrosine phosphorylation of actin in *Dictyostelium* associated with cell-shape changes. – *Science*, 259: 241-246.
- Jahn, T.L. & Bovee, E.C. (1967): Motile behavior of Protozoa. In: Chen, T.T. (ed.) *Research in protozoology*, pp. 41-200. Pergamon Press, Oxford, London.
- Jennings, H.S. (1906): *Behaviour of the lower organisms*. Indiana Univ. Press, Bloomington, London. 366 pp.
- King, C.A., Heaysman, J.E.M. & Preston, T.M. (1978): Experimental evidence for the role of long range forces in fibroblast-substrate interaction. – *Exp. Cell Res.*, 119: 406-410.

- King, C.A., Westwood, R., Cooper, L.G. & Preston, T.M. (1979): Speed locomotion of the soil amoeba *Naegleria gruberi* in media of different ionic compositions with special reference to interactions with the substratum. – *Protoplasma*, 99: 323-334.
- King, C.A., Preston, T.M., Miller, R.H. & Grose, C. (1983): The cell surface in amoeboid locomotion. Studies on the role of cell substrate adhesion. – *Cell Biol. Int. Reports*, 6: 893- 899.
- Kitamura, A. (1984): Evidence for an increase in hydrophobicity of the cell during sexual interactions of *Paramecium*. – *Cell Struct. Funct.*, 19: 91-96.
- Krebs, J.R. & Davies, N.B. (1981): An introduction to behavioural ecology. Blackwell Sci. Publ., Oxford, London. 344 pp.
- Kung, C. (1976): Preface. In: Jennings, H.S. (ed.) *Behavior of the lower organisms*, Indiana Univ. Press, Bloomington, London.
- Lackie, J.M. (1986): Cell movement and cell behaviour. Allen & Unwin Publ., London, Boston, Sydney. 316 pp.
- Leonildi, A., Erra, F., Banchetti, R. & Ricci, N. (1998): The ethograms of *Uronychia transfuga* and *Uronychia setigera* (Ciliata, Hypotrichida): a comparative approach for new insights into the behaviour of Protozoa. – *Eur. J. Protistol.*, 34: 426-435.
- Lorenz, K.Z. (1952): King Salomon's Ring. Crowell, New York. 158 pp.
- Machemer, H. (1989): Cellular behaviour modulated by ions: electrophysiological implications. – *J. Protozool.*, 36: 463-487.
- Machemer, H. (1996): Behavior of Protozoa. In: Hausmann, K. & Hülsmann, N. (eds.) *Protozoology*, pp. 260-271. Georg Thieme Verlag, Stuttgart, New York.
- Machemer, H. & Deitmer, J. W. (1987): From structure to behaviour: *Stylonychia* as a model system for cellular physiology. In: Corliss, J. O. & Patterson, D. J. (eds.) *Progress in Protistology*, Vol. 2, pp. 213-330. Biopress, Bristol.
- Martin, E.R. (1987): Adhesion, morphology and locomotion of *Paramoeba pemaquidensis* page: effects of substrate charge density and external cations. – *J. Protozool.*, 34: 345-349.
- McFarland, D. (1991): What it means for robot behaviour to be adaptive. In: *From animals to animats*, pp. 22-28. The MIT Press, Cambridge, Massachusetts.
- Meyer, J.A. & Wilson, S.W. (1991): From animals to animats. The MIT Press, Cambridge, Massachusetts, 551 pp.

- Morelli, A., Ricci, N. & Verni, F. (1999): Orthokinetic and klinokinetic reactions in the behaviour of *Litonotus lamella* predated on *Euplotes crassus*. – *Europ. J. Protistol.*, 35: 168-174.
- Nanney, D.L. (1980): *Experimental Ciliatology*. Wiley & Sons, New York, 304 pp.
- Ockenhouse, C.F., Ho, M. & Tandon, N.N. (1991): Molecular basis of sequestration sequestrin severe and uncomplicated *Plasmodium falciparum* malaria: differential adhesion of infected erythrocytes to CD36 and ICAM-1. – *J. Infect. Dis.*, 164: 163-169.
- Okubo, A. (1980): *Diffusion and Ecological Problems: Mathematical models*. Springer Verlag, Berlin, 253 pp.
- Oliveira-Pinto, F., Ricci, N. & Nieri, L. (1993): Simulation of creeping movements of ciliated protozoa. – *J. theor. Biol.*, 163: 365-372.
- Ortega, E. & Barria, M. E. (1991): A novel *T. cruzi* heparin-binding protein promotes fibroblast adhesion. – *Cell*, 67: 411-421.
- Peterson, S.C. & Noble, P.B. (1972): A two-dimensional random-walk analysis of human granulocyte movement. – *Biophys J.*, 12: 1048-1055.
- Preston, T.M. & King, C.A. (1984): Amoeboid locomotion of *Amoeba castellanii* with special reference to cell-substratum interactions. – *J. Gen. Microbiol.*, 130: 2317-2323.
- Preston, T.M., Cooper, L.G. & King, C.A. (1990): Amoeboid locomotion of *Naegleria gruberi*: the effects of cytochalasin B on cells substratum interactions and motile behaviour. – *J. Protozool.*, 37: 6-11.
- Purcell, E.M. (1977): Life at low Reynolds number. – *Amer. J. Phys.*, 45: 3-11.
- Ricci, N. (1981a): Preconjugant cell interactions in *Oxytricha bifaria* (Ciliata, Hypotrichida): a two step recognition process leading to cell fusion and the induction of meiosis. In: O'Day, D.H. & Horgen, P.A. (eds.) *Sexual interactions in Eukaryotic Microbes*, pp. 319-350. Academic Press, New York.
- Ricci, N. (1981b): The ethogram of *Oxytricha bifaria* (Ciliata, Hypotrichida). The motile behaviour. – *Acta Protozool.*, 20: 393-410.
- Ricci, N. (1982): The ethogram of *Oxytricha bifaria* (Ciliata, Hypotrichida). II. The mating behaviour. – *Acta Protozool.*, 21: 13-23.
- Ricci, N. (1989a): Locomotion as a criterion to read the adaptive biology of Protozoa and their evolution toward Metazoa. – *Boll. Zool.*, 56: 245-263.
- Ricci, N. (1989b): Microhabitats of Ciliates: specific adaptations to different substrates. – *Limnol. Oceanogr.*, 34: 1089-1097.

- Ricci, N. (1990): The behaviour of ciliated protozoa. – *Anim. Behav.*, 40: 1048-1069.
- Ricci, N. (1992a): Qualitative study and quantitative analysis of behavior of ciliated protozoa: principles, techniques, tricks. In: Lee, J.J. & Soldo, A.T. (eds.) *Protocols in Protozool.*, pp. B-14.1-14.16. Allen Press, Lawrence, Kansas.
- Ricci, N. (1992b): Etho-ecology of Ciliates: a reappraisal of their adaptive biology, an insight in their environmental constraints – *Acta Protozool.*, 31: 19-32.
- Ricci, N. (1995): The behavior of ciliates and a perfectly working simulation program: can the complexity of life be simulated? 4th Asian Conference on Ciliate Biology, 27-29 March 1995, Waseda University, Tokyo. 107 p.
- Ricci, N. (1996): Ethology of Ciliates. In: Hausmann, K. & Bradbury, P.C. (eds.) *Ciliates: Cells as Organisms*, pp. 403-416. Gustav Fischer, Stuttgart.
- Ricci, N. & Banchetti, R. (1993): The peculiar case of the giants of *Oxytricha bifaria* (Ciliata, Hypotrichida): a paradigmatic example of cell differentiation and adaptive strategy. – *Zool. Sc.*, 10: 393-410.
- Ricci, N. & Erra, F. (1995): The crowding effect: an ethologic analysis. – *Eur. J. Protistol.*, 31: 302-308.
- Ricci, N. & Tortorella, V. (1990): The ethogram of *Blepharisma japonicum* (Protozoa, Ciliata). – *Acta Protozool.*, 29 (1): 1-21.
- Ricci, N. & Verni, F. (1988): The ethogram of *Litonotus lamella*, a predator ciliate. – *Can J. Zool.*, 66:1973-1981.
- Ricci, N., Banchetti, R. & Cetera, R. (1980b): Messa a punto di una tecnica di cultura per il ciliato ipotrico *Oxytricha bifaria* Stokes. – *Atti Soc. Tosc. Sci. Nat. Mem., Serie B.* 87: 211-218.
- Ricci, N., Barbanera, F. & Erra, F. (1998b): A quantitative approach to movement, displacement, and mobility of protozoa. – *J. Euk. Microbiol.*, 45: 606-611.
- Ricci N., Cetera, R. & Banchetti, R. (1980a): Cell to cell contacts mediating mating-type dependent recognition(s), during the preconjugal cell interactions of *Oxytricha bifaria* (Ciliata, Hypotrichida). – *J. Exp. Zool.*, 211: 171-183.
- Ricci, N., Cionini, K., Banchetti, R. & Erra, F. (1999b): Rheotaxis in *Uronychia setigera* (Ciliata, Hypotrichida). – *J. Euk. Microbiol.*, 46: 268-277.

- Ricci, N., Erra, F., Russo, A. & Banchetti, R. (1989): Substrates determine spatial distribution of *Oxytricha bifaria* (Ciliata, Hypotrichida). – J. Protozool., 36: 567-571.
- Ricci, N., Erra, F., Russo, A. & Banchetti, R. (1991): The air-water interface: a microhabitat for hypotrichous settlers (Protista, Ciliata). – Limnol. Oceanogr., 36: 1178-1188.
- Ricci, N., Erra, F., Russo, A., Banchetti, R. (1992): The interface between air and water: a perturbation source eliciting adaptive behaviour in Ciliates. – J. Protozool., 39: 521-525.
- Ricci, N., Giannetti, R. & Miceli, C. (1987): The ethogram of *Euplotes crassus*. I. The wild type. – Eur. J. Protistol., 23: 129-140.
- Ricci, N., Russo, A., Banchetti, R. & Kovács, P. (1995): The ethograms of *Tetrabymena pyriformis* GL and *T. malaccensis*. – Cytobios, 83: 139-158.
- Shapere, A. & Wilczek, F. (1989): Geometry of self-propulsion at low Reynolds number. – J. Fluid Mech., 198: 557-585.
- Sleigh, M.A. (1974): Cilia and Flagella. Academic Press, London, 500 pp.
- Springer, W.R. (1989): Developmentally regulated cell-cell adhesion in *Dictyostelium purpureum* is mediated by a glycoprotein synthesized in non adhesive cells. – Dev. Biol., 133: 447-455.
- Van Houten, J., Hauser, D.C.R. & Levandowsky, M. (1981): Chemosensory behavior in protozoa. In: Levandowsky, M. & Hutner, S.H. (eds.) *Biochemistry and physiology of Protozoa*, 2nd ed. pp. 67-124. Academic Press, New York.
- Vince, S. & Gingell, D. (1980): Cationic modulation of *Dictyostelium discoideum* amoebae with glass. – Exp. Cell Res., 126: 462-465.
- Zar, J.H. (1984): Biostatistical analysis. Prentice Hall Int. Edit., 423-469 pp.
- Zhang, Y. & Snell, W.J. (1994): Flagellar adhesion-dependent regulation of *Chlamydomonas* adenylyl cyclase in vitro. – J. Cell Biol., 125: 617-624.
- Ziska, S.E. & Henderson, E.J. (1988): Cell surface oligosaccharides participate in cohesion during aggregation of *Dictyostelium discoideum*. – Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A., 83: 817-821.