

Il Socio GRASSI una Nota dell'Ing. Emanuele Foa sul *Calore specifico dei liquidi secondo la Teoria degli stati corrispondenti*, e ne discorre brevemente.

Il Socio PANETTI un suo studio: *Sul cemento di struttura degli aeromobili in conseguenza della improvvisa variazione di carico di un loro punto*, interessando l'Accademia sui risultati da lui ottenuti.

LETTURE

Sull'orientamento dei primi stadii nei Cordati

Nota del Socio nazionale DANIELE ROSA

È noto che, soprattutto dopo i lavori di Cerfontaine (1906) sullo sviluppo del *Branchiostoma lanceolatum* (*Amphioxus*), si va facendo sempre più strada l'opinione che si debba dare all'ovo dei Cordati un orientamento affatto particolare.

Si ammette oramai quasi generalmente che, ponendo orizzontale, come è di fatto, l'asse principale del Branchiostoma adulto o della sua larva, si debba orientare il suo ovo in modo che esso abbia il polo animale in posizione, non già apicale, ma bensì antero-ventrale. Un orientamento simile si dà all'ovo degli Urocordati o Tunicati (anzi in questi il polo animale viene collocato in posizione interamente ventrale) e già parecchi danno anche all'ovo dei Vertebrati (almeno dei Vertebrati inferiori) un orientamento simile a quello che si ammette per l'ovo del Branchiostoma.

Per vero parecchi embriologi, che pure sostengono simili vedute, seguitano pur sempre a figurare l'ovo ed i primi stadii dei Cordati da loro studiati in modo che essi abbiano il polo animale in alto, ma essi arrivano allora ad una larva avente l'asse principale obliquo e la faccia ventrale in posizione antero-dorsale, il che vuol dire che l'orientamento che essi danno in tal modo alle loro figure non è che convenzionale.

Ora a me pare che, se non vi sono impellenti ragioni in contrario, noi dobbiamo considerare l'asse primario dell'ovo di un Cordato come omologo non solo all'asse primario dell'ovo di un altro Cordato ma anche a quello, almeno, dei prossimi Emicordati (*Balanoglossus* ecc.) ed Echinodermi, che dunque l'asse primario di tutte queste ova si debba orientare sempre allo stesso modo,

senza di che non ci sarebbe possibile istituire raffronti sull'angolo che quest'asse potrà eventualmente formare coll'asse principale dell'embrione, della larva o dell'adulto.

Appunto mi propongo qui di mostrare che si può perfettamente orientare l'asse primario dell'ovo di un *Branchiostoma*, di una ascidia o di una rana allo stesso modo che quello di un *Balanoglossus* o di un'oloturia (col polo animale in alto) e tuttavia giungere ad una larva (o ad un embrione) che abbia il suo asse principale orizzontale ed il ventre in basso e che con un tale orientamento noi possiamo ugualmente mantenere tutto quanto è stato recentemente acquisito circa i territori organogenetici dell'ovo e dei primi stadii di sviluppo dei Cordati.

A ciò infatti si può giungere facilmente pure accettando come esatti i risultati delle recenti ricerche su tale argomento; si tratta solo di dare dei medesimi fatti un'interpretazione alquanto diversa.

Appunto su questo argomento è comparso abbastanza recentemente (1921) un notevole scritto critico di K. HEIDER (*Ueber die Beziehungen der Körperachsen zur Eiaxe bei den Chordaten*) (1), nel quale però sono sostenute precisamente quelle idee che qui mi propongo di combattere.

Cefalocordati.

Per chiarire il mio concetto darò dapprima un riassunto dello sviluppo del *Branchiostoma* (*Amphioxus*) compilandolo sulla base dei dati più moderni (di Cerfontaine ed altri) ma adottando l'orientamento che risulta dall'interpretazione che io propongo di taluni di questi dati (Vedi la nostra figura 1, serie superiore).

Io oriento dunque l'ovo del *Branchiostoma* coll'asse primario in posizione verticale, in modo che il suo polo animale (cui sta aderente il 2° globulo polare) sia in alto, in posizione affatto apicale.

Dalla segmentazione si ha una morula, poi una blastula sferica nelle quali l'emisfero inferiore, vegetativo, ha cellule un po' più grandi e più ricche di deutoplasma (macromeri); poi questo

emisfero si appiattisce (le sue cellule diventando frattanto colonnari) e si trasforma in un disco che seguita per noi ad essere ventrale.

Questa regione piatta, ventrale (macromeri) comincia poi ad introflettersi per formare, insieme al resto della blastula, una poco profonda coppa a due strati, cioè una gastrula a calotta (*depula* di Haeckel) la cui ampia apertura (protostoma o blastoporo primitivo) è, per noi, rivolta verso il basso.

È da ricordare che quest'invaginazione incomincia eccentricamente, nella parte posteriore (destra nelle nostre figure) del disco dei macromeri, determinandovi la formazione del labbro cefalico o dorsale (*L*) del blastoporo. Questo labbro si mostra subito più tagliente, mentre l'opposto (per ora anteriore), che sarà poi il labbro caudale o ventrale (*l*) del blastoporo, è dapprima molto arrotondato.

Terminata l'invaginazione, possiamo chiamare entoderma primitivo (*archentoderma*) la parete invaginata della *depula* ed ectoderma primitivo (*archectoderma*) il rimanente.

Ma, prima ancora che l'invaginazione archentodermica sia compiuta, il labbro cefalico del blastoporo incomincia ad allungarsi, soprattutto per produzione di nuove cellule al suo margine libero, che così si comporta come un "meristema", (MacBride) dando origine esternamente a nuovo ectoderma ed internamente a nuovo entoderma i quali continuano l'ectoderma e l'entoderma preesistenti. (Chiamo *neoectoderma* e *neoentoderma* queste due nuove formazioni senza voler con ciò pregiudicare nulla circa il loro così discusso significato morfologico).

Ora qui sorge una differenza importante fra la mia interpretazione e quella, ora generalmente accettata, di Cerfontaine. Secondo la mia interpretazione, il labbro cefalico, malgrado il suo continuo allungarsi, non procede affatto verso il labbro caudale, ma rimane fisso nella sua posizione (che, come si è detto, è per noi, fin dall'inizio, posteriore).

Avviene infatti, secondo il mio modo di vedere, una rotazione delle pareti esterne ed interne della gastrula, la quale rotazione procede in direzione inversa di quella nella quale dovrebbe avanzarsi il labbro dorsale, il cui margine libero, sebbene non sia mai identico a se stesso (appunto come non lo è l'apice di un meristema), rimane dunque sempre allo stesso punto (come

(1) "Sitzungsber. d. Preuss. Akad. d. Wissenschaften", XXIV.

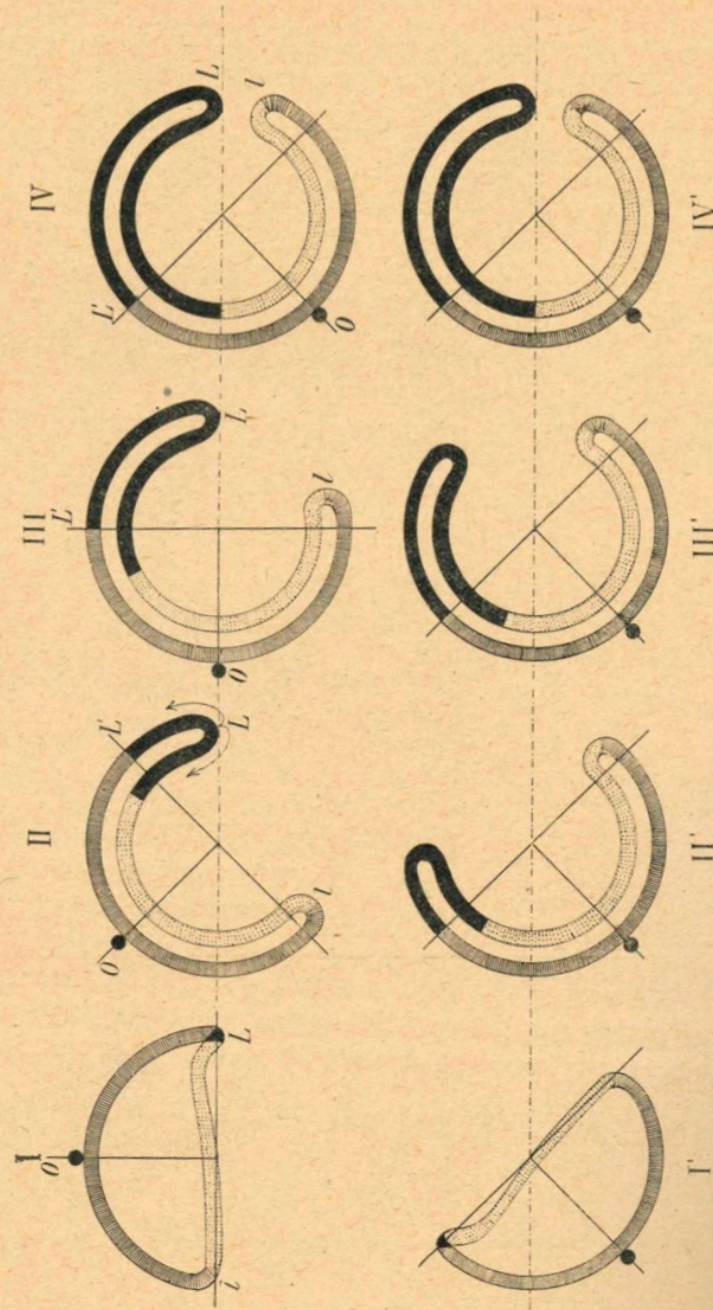


Fig. 1. — Schema dello sviluppo del Branchiostoma (*Amphioxus*). Serie superiore (I-IV) secondo il mio orientamento. Serie inferiore (I'-IV') secondo l'orientamento di Cerfontaine. O polo animale; L labbro caudale; L' labbro cefalico; L' posizione precedente del labbro cefalico; z labbro caudale. Striato l'archentero; punteggiato l'archentero; nero pieno: esternamente il neoectoderma, internamente il neoectoderma.

rimarrebbe sempre allo stesso punto chi camminasse su un *tapis roulant* che si spostasse con uguale velocità in senso opposto). Così il labbro cefalico rimane un punto fisso rispetto allo spazio circostante o, almeno, rispetto all'asse primario (orizzontale) del corpo della larva (1); esso conserva dunque la sua posizione primitiva, costituendo, sempre allo stesso punto, il labbro cefalico o dorsale del blastoporo.

Per questa rotazione il tratto ectodermico anteriore (O-L) che stava fra il polo animale (O) ed il futuro labbro caudale (per ora anteriore) del blastoporo si sposta in avanti e poi in basso ed all'indietro (verso il labbro cefalico) e va a costituire quasi tutta la parete ventrale della gastrula; il tratto ectodermico successivo (O-L'), che stava fra il polo animale e il labbro cefalico, segue questo movimento e viene a costituire la parete anteriore (O-L') della gastrula stessa; naturalmente, man mano che questo tratto si sposta all'avanti, esso viene sostituito dal neoectoderma (L'-L) d'origine labiale, il quale così viene a costituire la massima parte della parete dorsale della gastrula.

Il globulo polare ci dà la misura di questi spostamenti; esso, che prima era in posizione apicale, al limite fra la metà anteriore (l-O) e la metà posteriore (O-L) dell'ectoderma primitivo o archentero, viene trascinato dalle pareti cui sta aderente e si sposta con esse giungendo dapprima al punto che segnerà l'estremità anteriore della larva e poi oltrepassandolo per raggiungere un punto collocato in posizione antero-ventrale, punto che oramai corrisponde morfologicamente al polo animale primitivamente superiore.

Contemporaneamente avviene nell'interno una rotazione analoga: la gastrula infatti si è frattanto maggiormente incavata (presentando inoltre un allungamento antero-posteriore che nel nostro schema non è rappresentato) e l'archentero, che prima la tappezzava tutta, ruota anch'esso nello stesso senso che l'arche-

(1) La posizione rispetto allo spazio può infatti variare, perchè l'embrione del *Branchiostoma* nei suoi primi stadii va continuamente rotando, per mezzo delle sue ciglia vibratili, entro il suo invoglio. Del resto è probabile che, anche allo stato di riposo, il dislocamento dei macromeri produca (come avviene nella gastrulazione della rana) dei mutamenti transitori nell'orientamento complessivo.

ctoderma e finisce per non formare più che il pavimento della cavità gastrulare, mentre dorsalmente esso cede man mano il posto a quell'entoderma secondario o neoentoderma che, si è prodotto dal labbro cefalico parallelamente all'esterno neoectoderma e che così forma la volta della cavità stessa. [Da questo neoentoderma si differenziano poi anche la notocorda ed il mesoderma propriamente detto, mentre esternamente dall'ectoderma dorsale, certo solo da quella sua porzione posteriore o neoectodermica che è d'origine labiale, si differenzia la piastra neurale].

Per effetto dei sovraesposti fenomeni l'amplissimo blastoporo primitivo, ventrale, si va gradatamente riducendo ad una stretta apertura collocata al polo posteriore, dopo essersi mostrato successivamente circoscritto da cerchi (1) sempre più piccoli, interni gli uni agli altri, i quali sono rimasti sempre tangenti in un punto collocato (sulla linea mediana) al margine del labbro cefalico, la posizione del quale non si è mai mutata (2). [Più tardi, per un ulteriore allungamento della regione ventrale, il blastoporo si potrà spostare più o meno verso il dorso].

Per noi dunque il labbro cefalico del blastoporo, malgrado il suo allungamento progressivo, rimane un punto fisso rispetto all'asse principale della larva, si avanzano invece verso di esso l'opposto labbro caudale (primitivamente ventrale-anteriore) ed i margini laterali del blastoporo primitivo.

Ma bisogna tenere ben presente che l'avanzamento del labbro caudale (come pure dei margini laterali) del blastoporo non è che in minima parte attivo e dovuto ad un accrescimento proprio; in massima parte esso è invece passivo, *come se* esso fosse la conseguenza di una spinta esercitata *a tergo* sull'archectoderma e sull'archentoderma dal continuo accrescimento di quel neoectoderma e di quel neoentoderma che si producono dal labbro cefalico, il quale accrescimento avviene naturalmente con intensità massima lungo la linea mediana e con intensità man mano decrescente verso i fianchi.

(1) Propriamente, anzi che cerchi, sono ellissi coll'asse maggiore longitudinale.

(2) Questa forma di chiusura si può designare brevemente come *chiusura concoide* per analogia con *frattura concoide*.

Ho adoperato l'espressione "*come se*", perchè di fatto la formazione di nuovo ectoderma e di nuovo entoderma dal labbro cefalico non può esercitare una spinta contro l'ectoderma ed entoderma preesistenti, dal momento che il labbro cefalico accrescendosi potrebbe benissimo spostarsi nel senso del suo allungamento, cioè verso l'estremità posteriore. Piuttosto che di una spinta bisogna dunque parlare di un allentamento che avviene *a tergo* in seguito alla continua produzione di neoectoderma e di neoentoderma. Questo allentamento permette all'archentoderma (fatto di macromeri) di rotare in avanti ed in basso e di ridursi così alla parete ventrale della cavità gastrulare, trascinando nella sua rotazione gli strati coi quali esso è in connessione.

In tal modo si comprende come il margine libero del labbro cefalico rimanga un punto fisso. È infatti naturale che l'allungamento del labbro sia esattamente controbilanciato dalla rotazione che avviene in senso opposto, poichè questa rotazione è appunto in funzione di quell'allungamento.

Confronto coll'interpretazione di Cerfontaine. — È facile scorgere che l'interpretazione precedente non differisce sostanzialmente da quella, ora generalmente accettata, di Cerfontaine che in due punti:

Al Cerfontaine era riuscito di ritrovare il 2° globulo polare (segnante il polo animale) anche su gastrule già molto inoltrate e lo aveva trovato su queste in posizione antero-ventrale; egli considerò questo globulo come un punto fisso, e perciò orientò allo stesso modo tutti gli stadii precedenti, compreso l'ovo stesso.

Così, partendo da un ovo avente il polo animale in posizione antero-ventrale, egli giunse ad una gastrula primitiva (*depula*) avente l'ampio blastoporo aperto in direzione postero-dorsale, dimodochè, per giungere poi ad una gastrula più inoltrata avente uno stretto blastoporo posteriore, egli dovette ammettere che il labbro cefalico (per lui originariamente antero-dorsale) allungandosi portasse il suo margine libero sempre più all'indietro, procedendo direttamente verso il labbro caudale (che per lui era postero-dorsale).

Basta dare ai nostri schemi (fig. 1, serie superiore) l'orien-

tamento ammesso dal Cerfontaine (fig. 1, serie inferiore) perchè essi esprimano anche il suo concetto (1).

Noi invece abbiamo lasciato all'asse primario dell'ovo la sua posizione solita, col polo animale in alto; da quest'ovo siamo giunti ad una gastrula primitiva (*depula*) avente l'ampio blastoporo in basso. Per giungere poi ad una gastrula più inoltrata avente uno stretto blastoporo posteriore noi abbiamo ammesso che il labbro cefalico (per noi fin dal principio posteriore) malgrado il suo allungamento progressivo mantenesse sempre allo stesso punto il suo margine libero, l'allungamento essendo per noi compensato da una rotazione in senso inverso, la quale appunto è resa possibile da questo allungamento stesso. Per effetto di questa rotazione il labbro caudale si avanza ventralmente verso il labbro cefalico, limitando in ultimo con esso uno stretto blastoporo posteriore; in pari tempo il globulo polare viene portato in posizione antero-ventrale, dove segna il punto che morfologicamente corrisponde al primitivo polo animale.

Si tratta dunque di due diverse interpretazioni delle medesime apparenze. La nostra è meno semplice di quella di Cerfontaine (o di quella di MacBride, che, come già altri, orienta l'ovo del Branchiostoma col polo animale in avanti), ma, come ho detto, ha, fra altro, il vantaggio di permettere che si istituiscano raffronti con tutti gli altri gruppi per ciò che riguarda i rapporti fra l'asse primario dell'ovo e l'asse primario dell'embrione, della larva o dell'adulto. Vedremo però che la nostra interpretazione si raccomanda anche per più altri lati.

Urocordati o Tunicati.

Gli Urocordati (Ascidie) hanno per noi speciale interesse, perchè, a differenza di quanto si osserva nel Branchiostoma, in parecchi di essi sono già riconoscibili in precocissimi stadii di

(1) Vedi le corrispondenti figure originali (non schematizzate) in CERFONTAINE ("Arch. de Biologie", 1906). Esse si trovano riprodotte in KORSCHOLT u. HEIDER (*Lehrbuch der vergl. Entwicklungsgesch.*, allg. Theil, IV Lief., 1910, pag. 31), in GRAHAM KERR (*Text-Book of Embryology*, 1919, pag. 31), in VEIT (*Ergebnisse der Anatomie u. Entwicklungsgesch.*, herausg. von Kallius, 1923, pagg. 424, 425) ed altrove.

sviluppo svariati territori organogenetici; così, p. es., nella *Cynthia (Stiela) partita*, sulla quale specie abbiamo un mirabile lavoro di Conklin (1905), al quale soprattutto mi riferirò.

Anche l'ovo delle Ascidie è considerato da Conklin (come omai da quasi tutti) come avente il polo animale (cui aderiscono qui due globuli polari) in basso, anzi in posizione assolutamente ventrale, cosicchè l'asse primario dell'ovo sarebbe bensì verticale, ma avrebbe in posizione superiore, apicale, il polo vegetativo (1).

Da un ovo così orientato si ha naturalmente una gastrula primitiva (*depula*) avente l'ampio blastoporo in posizione dapprima dorsale, poi dorsale-posteriore, come nel Branchiostoma, dimodochè, malgrado talune differenze secondarie, lo sviluppo dell'Ascidia, per quanto riguarda l'orientamento ed il modo di comportarsi del labbro cefalico, viene interpretato in modo analogo a quello che è stato adottato da Cerfontaine per il Branchiostoma.

Ora, l'interpretazione da me proposta per il Branchiostoma si può estendere con tutta facilità alle Ascidie. Basta prendere i successivi stadii figurati da Conklin ed orientarli come quelli rappresentati nella serie superiore (I-IV) del nostro schema precedente.

La fig. 2 qui appresso (presa da Conklin, ma colle indicazioni in parte mutate) rappresenta in sezione sagittale uno stadio di sviluppo di *Cynthia (Stiela) partita* disposto secondo il nostro orientamento. In questa sezione s'incontrano già, in corrispondenza del labbro cefalico (*L*), tre delle cellule iniziali (*n*) della piastra neurale ed una (*ch*) delle cellule iniziali della notocorda; inoltre, in corrispondenza del labbro caudale (*l*), due delle cellule iniziali (*m*) del mesoderma.

Questo stadio, sebbene i macromeri vi conservino ancora la disposizione colonnare che precede l'invaginazione, corrisponde pressapoco allo stadio II (1ª fila) del nostro schema precedente, e perciò il polo animale (*O*), coi globuli polari, vi occupa già

(1) Non è qui da dimenticare che anche Conklin, malgrado l'orientamento da lui ammesso, figura poi convenzionalmente l'ovo ed i successivi stadii col polo animale in alto, il che (poichè la sua interpretazione dello sviluppo non contempla la rotazione da noi ammessa) lo conduce in ultimo ad una larva che ha la piastra neurale in posizione ventrale.

una posizione antero-dorsale. La linea orizzontale $A'-B'$, sulla quale sta posteriormente il labbro cefalico (L) del blastoporo, corrisponde all'asse longitudinale del corpo della larva (posta orizzontalmente col capo a sinistra e il dorso in alto).

In uno stadio precedente, quando dal labbro cefalico non si erano ancora prodotte le cellule iniziali (n) della piastra neurale, il polo animale (O), coi globuli polari, era invece in posizione apicale e la linea orizzontale corrispondente all'asse longitudinale della larva passava per $A-B$, e su questa linea poggiava posteriormente il labbro cefalico, che allora corrispon-

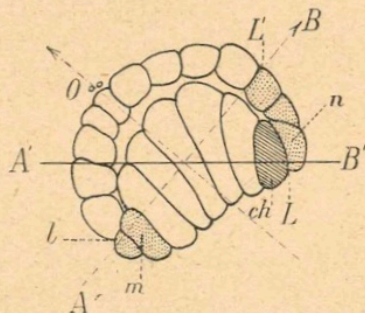


Fig. 2. — Uno stadio di sviluppo di una ascidia, *Cynthia (Stiela) partita*, corrispondente allo stadio II delle nostre figure 1 e 3 (figura presa da Conklin ma disposta secondo il mio orientamento). Vedi la spiegazione nel testo.

zione che si osserva all'esterno è da ricondursi alla rotazione che compiono internamente i macromeri per giungere a formare la sola parete ventrale della cavità gastrulare].

Si vede dunque che l'interpretazione da noi data dello sviluppo del Branchiostoma (Cefalocordati) si applica benissimo anche allo sviluppo delle Ascidie (Urocordati). Anche qui, partendo da un ovo col polo animale in alto, si giunge facilmente ad una larva orizzontale avente in alto il lato dorsale.

deva al punto (L') ove è nella figura il passaggio fra le cellule iniziali della piastra neurale (neoectoderma) e l'antico ectoderma dorsale (archectoderma).

Per tal modo, a misura che fra il labbro cefalico (L) del blastoporo e l'archectoderma dorsale si interpongono nuove cellule (neoectoderma), il primitivo polo animale (apicale) subisce una rotazione che lo porta in ultimo in posizione antero-ventrale od anche ventrale [E anche qui la rota-

* * *

Sono in obbligo di aggiungere che, per quanto riguarda l'orientamento da dare all'ovo ed ai primi stadii delle Ascidie, idee simili a quelle da me qui sostenute erano state accennate fin dal 1898 da DELAGE et HEROUARD (*Traité de zoologie concrète*, T. VIII, *Prochordés*).

Infatti in una nota a pie' di pagina (p. 146) questi autori osservano che anche l'ovo delle Ascidie si deve orientare col polo animale in alto, e che se il blastoporo si trova più tardi ad essere dorsale ciò dipende da un maggiore accrescimento che si produce al lato ventrale. Questa è, in fondo, la mia tesi, salvo che per me la vera sede di questo maggiore accrescimento è dorsale. È strano che questi autori non abbiano estese queste loro vedute ai Cefalocordati, del cui sviluppo trattano poche pagine prima.

Vertebrati.

Per ciò che riguarda i Vertebrati mi limiterò a saggiare la mia interpretazione sugli Anfibi (specialmente sulla rana), perchè, se ciò che vale per i Cefalocordati ed Urocordati vale anche per gli Anfibi, esso deve, nelle sue linee essenziali, valere anche per tutti i Vertebrati.

A stabilire negli Anfibi i rapporti fra l'asse primario dell'ovo e gli assi dell'embrione o della larva servono, in difetto dei globuli polari, dei segni prodotti ad arte con lesioni od anche con innesti. Applicando tali metodi gli embriologi (Kopfsch ed altri) avevano già riconosciuto che anche nell'embrione di rana il primitivo polo animale ha posizione antero-ventrale.

Ora, dopo il lavoro di Cerfontaine (1906), parecchi autori già si sono accordati per interpretare lo sviluppo degli anfibi in modo analogo a quello del Branchiostoma e per orientare anche l'ovo degli anfibi col polo animale in posizione antero-ventrale, ottenendo così una gastrula che ha primitivamente l'ampio blastoporo (virtuale) in posizione postero-dorsale. Tale orientamento si trova difatti adottato da Graham-Kerr (1919), Heider (1921), Brachet (1921), Delsman (1922) ed altri (Per le

figure di Brachet ricordare l'osservazione che è stata anche ripetuta poco sopra, in nota, a proposito degli Urocordati).

Volendo applicare anche agli Anfibî l'interpretazione che abbiamo proposta per i Cefalocordati ed Urocordati noi ci imbattiamo in due complicazioni.

La prima complicazione è questa, che negli Anfibî (come, del resto, in altri Vertebrati inferiori) il primo accenno del labbro cefalico si trova alquanto al disotto dell'equatore della blastula. Mi pare però che ciò si possa intendere considerando che il margine del labbro cefalico rappresenta solo la convessità esterna d'una piega (qui molto spessa, data da molti strati di cellule) che si va delineando nell'interno della blastula, piega la cui concavità interna si trova dunque molto più in alto e si deve far corrispondere al fondo cieco di quella "fessura di segmentazione", (o *clivage gastruléen*) che, già prima che appaia il labbro cefalico, separa (nella blastula della rana) gli strati esterni della "zona marginale", dalla massa degli interni macromeri. Più tardi, quando le pareti della piega si sono (relativamente) assottigliate, il margine del labbro cefalico diventa equatoriale.

La seconda complicazione nasce da quei mutamenti transitorii nell'orientamento complessivo che avvengono durante la gastrulazione e che furono fotograficamente analizzati (nella rana) da Kopfsch. Essi consistono dapprima in una rotazione globale in senso antero-posteriore e dorso-ventrale (per la quale il labbro cefalico è portato in basso ed il blastoporo, che allora è già ben delimitato tutto all'intorno, viene a trovarsi in posizione inferiore, anzi un po' antero-inferiore) e poi in una seconda rotazione in senso inverso della precedente (per la quale il blastoporo, oramai divenuto strettissimo, viene a trovarsi in posizione posteriore, equatoriale, cosicchè il labbro cefalico ritorna alla sua posizione primitiva, anzi, poichè il suo spessore è frattanto diminuito, ha il suo margine libero più alto di prima, cioè sull'equatore).

Ma è noto che questi mutamenti transitorii nell'orientamento complessivo non sono che l'espressione di spostamenti, parimente transitorii, del centro di gravità determinati dalla invaginazione della massa dei macromeri, la quale massa, ventrale nella blastula, deve ridiventare ventrale, ma in posizione capovolta, nella gastrula a termine.

Noi dunque dobbiamo fare astrazione da questi movimenti e collocare sempre il labbro cefalico (più precisamente il centro dello spessore di esso) su una stessa retta orizzontale la quale rappresenta per noi la direzione dell'asse longitudinale della larva. Però nelle nostre figure indicheremo con un segno (\rightarrow) la reale direzione dall'alto al basso che si ha durante questi spostamenti.

Eliminate queste due difficoltà, quanto si sa della rana si lascia facilmente ricondurre allo schema che ci ha servito per il Branchiostoma, come si vede dalla fig. 3 qui appresso.

Questa figura rappresenta schematicamente quattro stadii dello sviluppo della rana, più o meno strettamente corrispondenti a quelli dello schema (fig. 1) dato per il Branchiostoma. [Si è trascurata, come non necessaria per il nostro scopo, l'indicazione dei differenzamenti secondarii (*Deckschicht*, Zona marginale, ecc.), come pure quella dei primi abbozzi del mesoderma, della piastra neurale e della notocorda].

In *I* è rappresentata una blastula all'inizio della gastrulazione; tale stadio differisce essenzialmente da quello corrispondente (*I*) del Branchiostoma solo perchè in esso vi sono più strati di micromeri e perchè i macromeri, anzichè formare un disco unistratificato, vi formano una massa emisferica.

Anche qui l'invaginazione incomincia nel territorio dei macromeri, in posizione eccentrica, posteriore, determinandovi la formazione del labbro cefalico *L* (Abbiamo già visto perchè il margine di questo è sotto-equatoriale). L'opposto labbro caudale, arrotondato nel Branchiostoma, non è qui, al principio, che virtuale, come è al principio virtuale l'ampio blastoporo, il quale è rappresentato da tutto il cerchio che separa i micromeri dai macromeri.

L'invaginazione non dà dapprima origine che ad una fessura le cui pareti son fatte tutte di macromeri e che perciò rappresenta un *archenteron*. Potremmo in questo stadio chiamare archentoderma solo questa parte invaginata, ma è meglio chiamare fin d'ora archentoderma tutta quanta la massa dei macromeri, invaginata o no, chiamando in pari tempo archectoderma lo strato (multiplo) dei micromeri.

Nei tre stadii successivi si assiste alla formazione di un neoectoderma (*L-L'*) dal labbro cefalico, la quale formazione

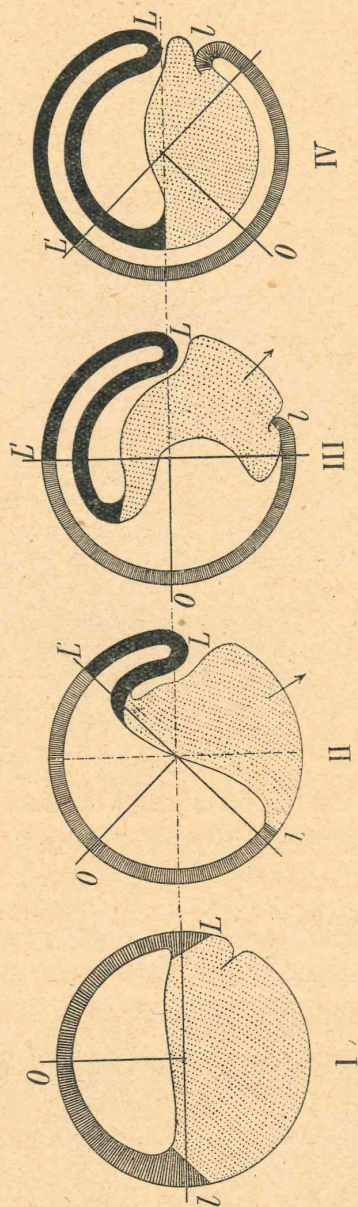


Fig. 3. — Schema di quattro stadii di sviluppo della rana corrispondenti agli stadii I-IV della fig. 1. Stesse indicazioni. Negli stadii II e III (causa lo spostamento transitorio del centro di gravità) la vera direzione verso il basso e quella segnata dalla freccia →).

permette all'archectoderma di rotare man mano verso l'avanti, il basso e l'indietro in modo che il suo margine anteriore venga in ultimo a trovarsi in posizione posteriore, presso il labbro cefalico, limitando inferiormente, come labbro caudale (*l*), il blastoporo oramai strettissimo. Così l'archectoderma (dorsale nella blastula) forma in ultimo tutta la parete esterna ventrale della gastrula ed anche (poichè esso stesso si è alquanto accresciuto) tutta la parete anteriore di essa; la rimanente parete dorsale è naturalmente formata dal neoectoderma (d'origine labiale) che ha gradatamente sostituito quell'archectoderma. Si comprende che, in seguito alla detta rotazione, il polo animale (*O*) seguitando a segnare il punto mediano dell'archectoderma, venga in ultimo a trovarsi in posizione antero-ventrale.

Negli stessi schemi II, III, IV si vedono i fatti analoghi che succedono frattanto nell'archenteron e che anzi si devono considerare come la causa dei primi.

Vi si vede infatti che la superficie convessa (esterna ed inferiore) della massa archenteronica (macromeri), come se fosse spinta dall'archectoderma che si avvanza, ruota nello stesso senso di questo e poi, presso al labbro cefalico (*L*), si introflette seguitando l'invaginazione già precedentemente iniziata. Al termine di questa rotazione e della relativa invaginazione la massa archenteronica si trova rovesciata, in modo che quella che era precedentemente la superficie inferiore ed esterna di questa massa ne diventa la superficie superiore ed interna formando il pavimento della cavità gastrulare che frattanto si è allargata.

Quanto a quella parte dell'archenteron che formava la parete dorsale del primitivo archenteron a fessura, essa deve seguire questa rotazione ed è man mano sostituita da un neoenteron che è nato (parallelamente al neoectoderma) dal labbro cefalico, cosicchè la volta della cavità gastrulare è formata in ultimo da questo neoenteron e la cavità stessa cessa di essere un tipico archenteron. [Da ricordare che durante questo rovesciamento della massa archenteronica avvengono quegli spostamenti transitorii del centro di gravità di cui si è detto sopra].

Come si vede, la differenza, apparentemente grande, fra la gastrulazione della rana e quella del Branchiostoma dipende essenzialmente dallo spessore che ha nella rana l'archenteron,

il quale perciò non s'invagina che poco alla volta e solo presso il labbro cefalico, il resto seguitando frattanto ad essere convesso verso l'esterno.

Quanto al blastoporo, il suo progressivo restringersi è per noi determinato dalle stesse cause che producono il progressivo restringimento del blastoporo del Branchiostoma, e perciò deve avvenire secondo le stesse modalità fondamentali, presentandoci cioè quella chiusura eccentrica che abbiamo chiamata "concoide", con questa differenza che qui l'apertura del blastoporo è dapprima otturata, fuori che presso il labbro cefalico, dalla superficie convessa dell'archentoderma, il quale anzi, negli ultimi stadii, fuoriesce alquanto sotto forma di "tappo vitellino".

Il processo sin qui descritto, del quale almeno si intravedrebbero le determinanti, ci offrirebbe dunque uno stretto parallelismo con quello che abbiamo ammesso per il Branchiostoma e per le Ascidie, e in pari tempo, concorderebbe bene colle conclusioni sulle quali sembra che, in seguito a molte osservazioni ed esperienze, gli embriologi si vadano poco alla volta accordando.

Così si vede, p. es., dal nostro schema che il processo da noi ammesso si accorda interamente colle tesi: 1° che il polo animale dell'ovo abbia nella gastrula completamente invaginata una posizione antero-ventrale come nel Branchiostoma; 2° che quello che al primo inizio della gastrulazione era il labbro cefalico del blastoporo (o meglio, il foglietto esterno di questo labbro) si trova, ad invaginazione compiuta, collocato in un punto (L') che sta pressappoco a mezza strada fra la metà del dorso e l'estremità anteriore della gastrula e che corrisponde alla "piega cerebrale trasversa", la quale è dunque di origine labiale come tutta la piastra neurale. [Nel valutare la distanza $L-L'$ percorsa dal punto che corrisponde al primo accenno del labbro cefalico per arrivare a quello ove si trova la piega cerebrale trasversa bisogna anche tener conto di quanto si è detto sopra riguardo alla posizione primitivamente sotto-equatoriale del labbro stesso].

I Cordati quali "stauroassonii".

Se si ammette la nostra interpretazione, non rimane più esatto il dire, come si fa ora da tante parti, che, p. es., nel Branchiostoma o nella rana l'asse primario dell'ovo taglia sotto un angolo acuto l'asse longitudinale del corpo.

Per noi il polo animale (apicale) compie durante lo sviluppo una rotazione di 90° portandosi anteriormente sull'asse longitudinale del corpo e poi prosegue questa rotazione descrivendo ancora un arco di almeno 45°, ma tale rotazione interessa solo quel polo e da essa non segue affatto che tutto l'asse abbia rotato in modo corrispondente. Anzi, data la nostra interpretazione, non si può più ritrovare nell'embrione dei Cordati un asse del corpo che ancora rappresenti l'asse primario dell'ovo; tutt'al più, durante la gastrulazione, l'asse dell'ovo sarebbe rappresentato da quella linea brevissima (e presto incerta) che unisce il centro dell'archectoderma al centro dell'archentoderma.

Piuttosto dalla nostra interpretazione risulta chiaro un carattere, riferentesi appunto agli assi, che separa nettamente i Cordati dai prossimi Emicordati e, in generale, da tutti gli altri Metazoi ciliati.

Difatti nel *Balanoglossus* (Emicordati) dall'ovo, leggermente telolecitico, si svolge una blastula che inferiormente si appiattisce (come nel Branchiostoma) e si invagina a formare una gastrula tipica il cui asse principale è sempre quello dell'ovo; al posto del blastoporo (inferiore) che si chiude si forma l'ano, mentre al polo opposto appare la piastra apicale, non lungi dalla quale si forma ventralmente lo stomodeo. Così l'asse primario dell'ovo è quello della larva, che sarà poi anche quello dell'adulto. [E non importa se il *Balanoglossus* adulto striscia poi sul fondo tenendo orizzontale anzichè verticale il suo asse principale].

Negli Echinodermi, che si collegano così strettamente cogli Emicordati (sono stati recentemente riuniti con essi in un tipo unico: *Ambulacraria*), gli adulti han simmetria raggiata e sono variamente orientati rispetto alle loro larve. Ma queste larve (*Antedon*, *Auricularia*, *Bipinnaria*, *Pluteus*) sono tutte bilaterali e foggiate sullo stesso stampo e l'asse primario di una qua-

lunque di esse è manifestamente omologo a quello di ciascuna delle altre. Ora è ben noto che quest'asse è, in fondo, quello medesimo della gastrula, della blastula e dell'ovo stesso.

Gli Echinodermi e gli Emicordati sono dunque *ortoassonii*, chiamando così quei Metazoi nei quali l'asse primario dell'ovo coincide coll'asse principale, se non dell'adulto, almeno dell'embrione o della larva. [I miei "ortoassonii", corrispondono in parte ai "protoassonii" di Hatschék, ma costituiscono una categoria più ampia che questi, perchè i protoassonii di Hatschék comprendono solo le forme in cui l'asse primario dell'ovo coincide anche con quello dell'adulto, cioè, secondo lo stesso Hatschék, solo il *Balanoglossus* ed i Celenterati in largo senso].

Oltre agli Echinodermi ed Emicordati, appartengono pure agli ortoassonii, secondo la definizione datane qui, tutti gli altri Metazoi ciliati, cioè i Celenterati (stretto senso), Ctenofori, Pro-nefridiati (= Platelmini + Scolecidi ciliati), Molluscoidi, Molluschi ed Anellidi. [Nei Metazoi non ciliati, essenzialmente Nematelminti ed Artropodi, vi sono a tale riguardo disposizioni speciali ancora non ben chiarite].

Ricordate queste cose, ritorniamo ai Cordati.

Se noi orientiamo le ova dei Cordati in modo che il loro asse primario sia parallelo a quello delle ova degli Emicordati e di tutti gli altri Metazoi ciliati, allora ci risulterà che i Cordati non sono più, come questi, ortoassonii, ma bensì *stauroassonii*, poichè in essi l'asse primario dell'adulto o, almeno, dell'embrione o della larva, incrocia ad angolo retto l'asse primario dell'ovo (1).

Così ponendo verticale, come è veramente, l'asse primario dell'ovo di gallina noi vediamo che il suo polo animale (superiore) segna pressapoco il centro del disco germinativo. Ora da questo disco si forma un embrione il cui asse primario (cefalo-caudale) è orizzontale, cioè sta ad angolo retto col primo.

Cose simili si osservano in tutti gli altri Vertebrati con ova meroblastiche (oppure con ova oloblastiche secondarie, quali

(1) Questi miei "stauroassonii", non sono che una minima parte degli "eteroassonii", di Hatschék, i quali comprendono tutte le forme che non rientrano nei suoi ortoassonii (Vedi sopra).

sono quelle dei mammiferi superiori ai Monotremi), come anche in tutti i Vertebrati con ova oloblastiche primarie, salvo che, a misura che si discende da quelli a questi, si trova l'asse primario dell'embrione sempre più affondato e tendente ad incrociarsi coll'asse primario dell'ovo nel centro dell'ovo stesso.

Ma noi sappiamo già che queste stesse cose sono vere anche per i Cefalocordati e per gli Urocordati.

Se noi infatti poniamo verticale, col polo animale in alto, l'asse primario dell'ovo del Branchiostoma o dell'Ascidia, alloar anch'esso farà un angolo retto coll'asse primario dell'adulto o almeno (Ascidia) della larva.

Quest'ultimo asse è invero orizzontale e bisogna tener presente che qui non siamo più davanti al caso del *Balanoglossus* (Emicordati) che, da adulto, striscia sul fondo tenendo orizzontale il suo asse principale, che negli stadii precedenti, natanti, teneva (in stato di riposo) verticale; qui la posizione orizzontale dell'asse principale dell'embrione o della larva (spesso anche dell'adulto) rispetto a quella, posta verticale, dell'asse primario dell'ovo è dovuta a spostamenti che si compiono in seno allo stesso organismo che si va sviluppando.

Riassumendo: se noi orientiamo l'ovo dei Cordati in modo che il suo asse primario sia parallelo a quello dell'ovo degli Emicordati e di tutti gli altri Metazoi ciliati, noi troviamo che *tutti quanti i Cordati* (Vertebrati, Cefalocordati ed Urocordati), a differenza degli Emicordati e di tutti gli altri Metazoi ciliati, sono *stauroassonii*, cioè che in essi l'asse principale dell'adulto (o almeno dell'embrione o della larva) fa un angolo retto coll'asse primario dell'ovo.

Così la nostra interpretazione dello sviluppo mette anche in chiaro una differenza netta fra i Cordati (che sono stauroassonii) ed i prossimi Emicordati (che sono invece ortoassonii).

Per chi invece orienti l'ovo dei Cordati col polo animale in posizione antero-ventrale questa differenza tende a svanire, tanto che lo Heider (1921), che adotta tale orientamento, considerato che l'angolo acuto che fa, in tal caso, l'asse dell'ovo con quello dell'embrione deve coll'ulteriore allungamento del corpo diminuire sempre più, dichiara di essere in dubbio se i Vertebrati siano, nel senso di Hatschék, da considerarsi come protoassonii, come il *Balanoglossus*, oppure come eteroassonii (l. c., pag. 397).

Il significato biologico della disposizione stauroassonia e della speciale notogenesi dei Cordati.

Il riconoscimento che i Cordati sono stauroassonii fa nascere l'interessante problema del significato biologico di questa disposizione che così nettamente li differenzia dai prossimi Emicordati. Questo problema è strettamente collegato con quello della speciale notogenesi dei Cordati stessi, del fatto cioè che in essi la volta dell'intestino e la parete dorsale del corpo, colle strutture da esse derivate, sono una nuova formazione derivata dal labbro cefalico del blastoporo.

La nostra interpretazione dello sviluppo dei Cordati ci conduce a ritenere che queste due particolarità riunite rappresentano primitivamente un adattamento alla vita natante, facendo sì che la larva possa presto prendere la sua naturale posizione orizzontale.

Infatti nel *Balanoglossus* (Emicordati), che è ortoassonio, la larva ha, come l'ovo, l'asse primario verticale e l'adulto, per strisciare sul fondo, deve mutare il suo orientamento complessivo riguardo all'ambiente, come un uomo che si butti bocconi a terra.

Ora anche il Cordato (si parla di Cordati inferiori, anche, p. es., di Anfibi), se non avesse quella sua speciale notogenesi, sarebbe ortoassonio, cioè la sua larva avrebbe l'asse primario verticale, perchè allora il suo archentoderma (macromeri) rivestirebbe uniformemente tutta la cavità dell'intestino come nel *Balanoglossus*. Ma invece codesta sua peculiare notogenesi permette, secondo la nostra interpretazione, quella rotazione dell'archentoderma (fatto di macromeri) per cui questo viene a formare la sola parete ventrale dell'intestino primitivo, cosicchè la faccia ventrale della gastrula può, pel maggior peso dei macromeri, diventare subito inferiore e dare modo alla larva di assumere la sua posizione naturale orizzontale. Si comprende poi che questa disposizione stauroassonia si mantenga anche nelle forme più evolute e non natanti.

È anche possibile che la speciale notogenesi dei Cordati, la quale porta con sè che la volta dell'intestino non sia d'origine archentodermica, sia anche in relazione causale col fatto che in

tali animali si formi una notocorda. Questa struttura, che dà rigidità all'animale, non si comprende in origine (in esseri privi di arti) che collegata con una vita natante; essa sarebbe inconcepibile in un *Balanoglossus*. L'abbozzo (archentodermico) di una pretesa notocorda nel *Balanoglossus* non può essere omologo alla notocorda dei Cordati.

Incidentalmente è qui il caso di rilevare una curiosa convergenza fra Cordati ed Artropodi. In questi ultimi la massa vitellina non è più ventrale, ma dorsale (epicotiledonei di Von Baer); ma questa massa (almeno nelle larve natanti dei Crostacei, soprattutto inferiori), invece di essere più pesante del protoplasma, come nei Cordati, è più leggera di esso e piena di bolle oleose, e perciò funge da galleggiante permettendo all'Artropodo di assumere presto la sua posizione orizzontale. Essa ha dunque lo stesso ufficio equilibratore che ha (oltre al suo ufficio trofico) il deutoplasma dei Cordati.

* *

Concludendo, sembra che l'interpretazione da me proposta dia una spiegazione unitaria di molti fatti differenti, per cui confido che gli embriologi vorranno prendere queste mie vedute in benevola considerazione.

Modena - R. Istituto Zoologico.