

Manc B 70/47

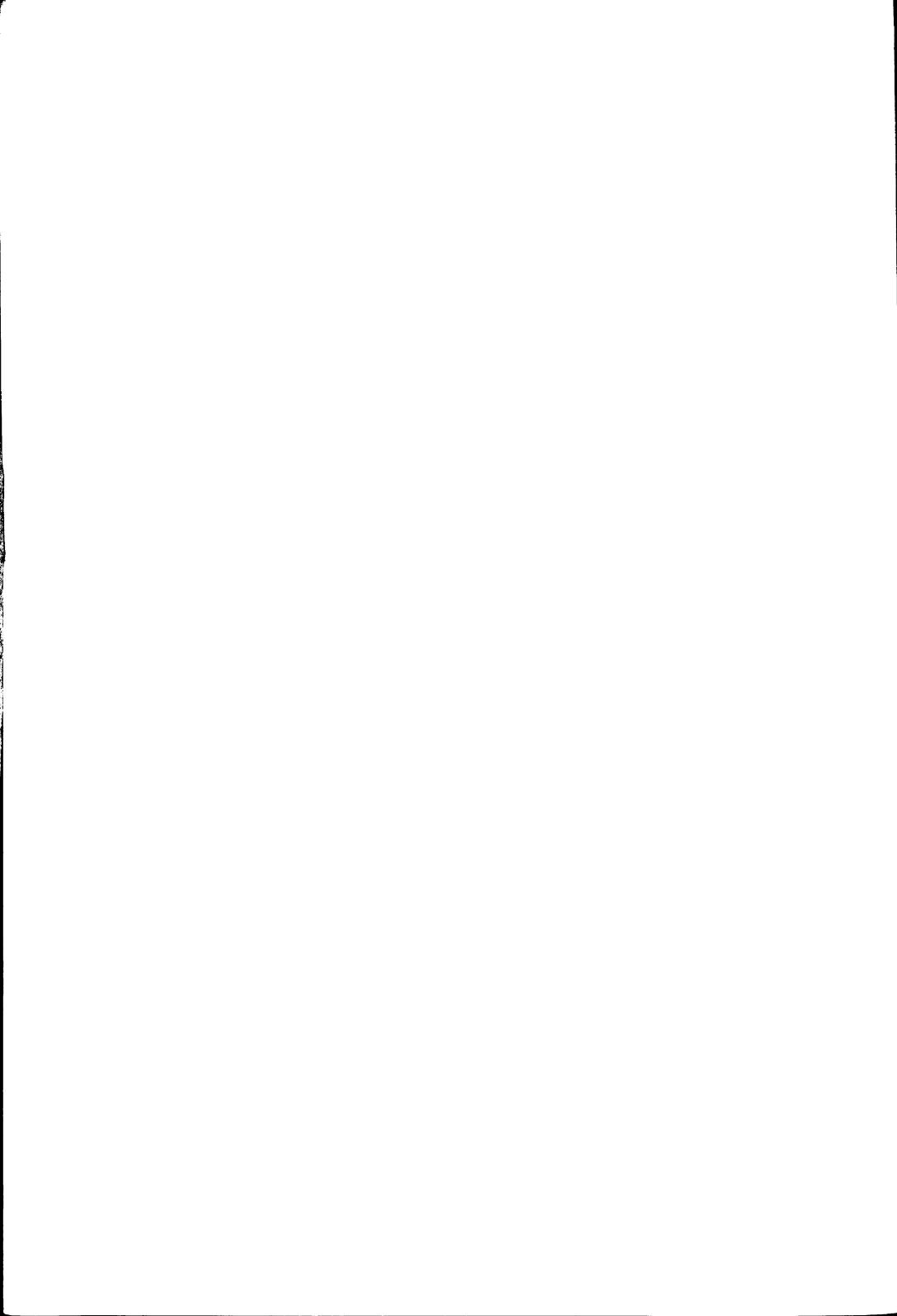
40



GIULIO COTRONEI

Principii di morfologia generale e
nuovi orientamenti della morfologia
moderna

ESTRATTO DA "MEDICINA E BIOLOGIA", - VOL. II, 1942-XX





GIULIO COTRONEI

Principii di morfologia generale e
nuovi orientamenti della morfologia
moderna

ESTRATTO DA "MEDICINA E BIOLOGIA", - VOL. II, 1942-XX

la disciplina...
legge.

GIULIO COTRONEI

PRINCIPII DI MORFOLOGIA GENERALE
E NUOVI ORIENTAMENTI DELLA MOR-
FOLOGIA MODERNA

CHE l'analisi comparativa sia essenziale per lo studio più approfondito della organizzazione dei viventi è cognizione di antica data: ma forse una visione concreta della necessità del metodo comparativo per lo studio formale degli organismi e degli organi la ritroviamo per la prima volta, tra le tante meravigliose intuizioni, in Leonardo. Tutti però riconoscono in Giorgio Cuvier il fondatore dell'Anatomia comparata, considerata come scienza organica, con una propria metodica di analisi che va dal più semplice al più complesso, con la graduazione delle varie condizioni strutturali, in modo da stabilire le affinità e le classificazioni. L'anatomia comparata di Cuvier coordinava i risultati del metodo descrittivo applicato alle singole forme, onde il grande incremento che ne venne allo studio anatomico (con l'anatomia interna) dei più svariati animali, ma fu essenzialmente ravvivata da alcuni principi fondamentali, che ebbero enorme influenza per lo sviluppo delle scienze biologiche, come il principio della legge di correlazione, per cui tutto l'organismo è considerato come un'unità superiore, dove tutte le parti rappresentano tanti elementi necessariamente collegati per reazione reciproca, per concorrere all'azione del tutto: un organismo si comprende soltanto dalla conoscenza dell'insieme e d'altra

parte il singolo organo è così fatto perchè fa parte d'una determinata organizzazione unitaria.

Se lasciamo da parte le considerazioni trascendentali e poetiche di Goethe possiamo ritrovare in questi principi fondamentali di Cuvier la base delle modernissime teorie sulla totalità dell'organismo di Haldane (1932-36), di Meyer (1935) e di tanti altri, teorie che si basano sul concetto (già noto) che l'organismo è un sistema nel quale il tutto è assai più che la somma delle singole parti, concetto fecondo che trova la sua illustrazione nella moderna teoria cellulare, e nei rapporti che nello studio funzionale collegano organismi e ambiente.

Ma lo studio di Cuvier dimostrava che la comparazione degli organi, intesa con un significato più rigoroso, ha valore nel quadro complessivo delle graduazioni, e quindi delle affinità, solo se limitata a un determinato tipo di organizzazione, ad esempio, i Vertebrati oppure gli Artropodi. Solo così l'Anatomia comparata può mettere in risalto le differenze e somiglianze e contribuire così efficacemente, come ha contribuito, allo studio naturale degli organismi. Un nuovo indirizzo si schiude per l'Anatomia comparata soltanto con l'opera di Gegenbaur. Quelle affinità che Cuvier metteva in evidenza prescindendo da ogni considerazione filogenetica e quindi da ogni presupposto grado di parentele, parentele che naturalmente il ricercatore non poteva, come non può verificare, vengono invece studiate da Gegenbaur sotto questo nuovo punto di vista. Con Gegenbaur l'Anatomia comparata diventa la base della Morfologia, anzi può dirsi che viene ad identificarsi con questa, perchè trae profitto tanto dallo studio anatomico e microscopico come dall'Embriologia comparata, e si avvale dello studio dei rapporti fra gli organi specialmente durante lo sviluppo come, ad esempio, la valutazione che si può desumere dallo studio dell'innervazione.

Se tutto questo rappresentò un enorme progresso permettendo di mettere in luce tanti risultati di molto interesse, d'altra parte la Morfologia di Gegenbaur e dei suoi seguaci andò sempre più allontanandosi dallo studio fisiologico; eppure all'inizio della sua opera Gegenbaur non aveva trascurato osservazioni che mettevano in giusta luce alcuni rapporti tra le condizioni anatomiche e quelle funzionali, in relazione anche al modo di vivere degli animali.

Ben presto nell'opera del grande morfologo tedesco l'indirizzo filogenetico soprafecce lo studio delle attività biologiche che possiamo direttamente riconoscere. Il così detto significato morfologico annullò il significato comparativo fisiologico ed ecologico, che anche l'esame strutturale lascia scorgere. Pur riconoscendo il progresso conseguito dall'applicazione alla comparazione anatomica dei nuovi metodi d'indagine dobbiamo oggi riconoscere che tutto un intero lato della visione morfologica, che dalle relazioni funzionali sarebbe stato illuminato, fu trascurato. L'indirizzo di Gegenbaur partendo dal concetto che l'Anatomia comparata può mettere in risalto la parentela degli organismi e l'evoluzione graduale delle forme, vede nella complicazione graduale degli organi la prova dell'ipotesi evolutiva e della filogenesi, così che per molti il significato morfologico suona sinonimo di significato filogenetico, mentre, pensiamo, lo studio embriologico unito con quello dei rapporti anatomici, che è in fondo lo studio delle omologie, può avere un valore reale, lasciando da parte, perchè non affrontabili direttamente, le disquisizioni sulle origini delle forme.

È stato detto da molti che era naturale che l'indirizzo sperimentale e la valutazione delle forze fisiche e chimiche che agiscono sui viventi dominasse prima nel campo fisiologico per poi passare a quello morfologico: se teniamo conto del grande sviluppo degli studi biologici nel secolo decimonono troviamo che fu infatti così: ma non dobbiamo dimenticare tutto un indirizzo di studi che, iniziatosi con le mirabili intuizioni di Leonardo e con le profonde deduzioni di Galilei, si affermò con più ampio sviluppo nell'opera di Borelli. È opportuno ricordare che se Galilei si limitò ad alcune sole considerazioni, queste tuttavia bastano a delineare tutta una visione degli studi biologici, con l'applicazione della meccanica e della fisica, che se fosse stata seguita, avrebbe potuto anticipare di qualche secolo l'evoluzione dei nostri studi. Aveva Galilei chiaramente anti-veduto il valore di alcune strutture anatomiche a carattere funzionale: così Galilei applica alla struttura delle ossa il principio della maggiore resistenza dei solidi vuoti, e questi stessi concetti di meccanica alle limitazioni di grandezza che la Natura pone agli organismi viventi e passando alle comparazioni tra organismi che vivono in ambienti diversi, nell'aria, nell'acqua e sulla terra, Galilei acu-

tamente scorge le profonde relazioni esistenti tra l'organizzazione dei viventi e l'ambiente in cui vivono. Così Galilei (*) spiega le possibilità di grosse moli negli animali acquatici, come la balena, mediante « l'artificio di cui si è prevalsa la natura nella fabbrica dei pesci facendo le ossa e le polpe non solamente assai leggere ma senza veruna gravità ». E in pochi periodi spiega le differenze esistenti tra animali acquatici e terrestri, perchè in questi ultimi tocca alle ossa di sostenere il proprio peso: « E perciò deve cessare la meraviglia come nell'acqua possono essere animali vastissimi ma non sopra la terra, cioè nell'aria ». Molte di queste idee riferentisi al moto degli animali furono riprese con una nuova trattazione più sistematica da Alfonso Borelli; Galilei, che pur ne aveva divisato il proposito, più non vi ritornò.

Ma per quanto si fosse così già delineato un indirizzo di studi che basava lo studio delle strutture sulle manifeste influenze delle leggi fisiche, e quindi sui rapporti funzionali, abbiamo pure visto che la Morfologia, intesa nel suo significato più generale, si volse verso altri indirizzi. L'applicazione del metodo sperimentale e i progressi che ne seguirono nel campo fisiologico soltanto più tardi si riversarono anche nel campo morfologico, dapprima nell'Embriologia, poi in tutti gli altri settori della Morfologia non escluso, per quanto per ultimo, il campo proprio dell'Anatomia comparata.

Questo indirizzo biologico sperimentale, pur dopo le ricerche di Morfologia sperimentale di Lazzaro Spallanzani, che non trovarono nel loro tempo la necessaria e giusta comprensione, ebbe larga diffusione, nel campo morfologico, soltanto dopo l'opera di Guglielmo Roux (1881), specialmente dopo la fondazione (1895) di un giornale scientifico esclusivamente dedicato agli studi di meccanica dello sviluppo.

Verso la fine del secolo scorso la Morfologia intesa nel modo di Gegenbaur, decisamente filogenetica, comincia a mostrare i primi segni di decadenza, ma sono quasi esclusivamente i giovanissimi biologi (Driesch, Herbst, Zoia, Wilson) che applicano il nuovo indirizzo sperimentale causale all'Embriologia, abbandonando le

(*) Si consulti: BARBENSI G., *Saggio di Biologia Galileiana*. La « Rassegna di Clinica, Terapia e Scienze affini », Anno XLI, 1942.

vane dissertazioni filogenetiche. È giusto qui ricordare le benemerite della Stazione Zoologica di Napoli: Antonio Dohrn nel 1873 aveva nel programma di fondazione accennato al pericolo che la Morfologia statica (nell'indirizzo allora dominante di Gegenbaur) potesse mettersi per una via senza uscita; ma più che con la sua opera personale di ricercatore fu un benemerito fautore del nuovo indirizzo, incoraggiando i giovani studiosi a sperimentare sugli organismi viventi e a valutare e cimentare direttamente le forme organizzate.

Guglielmo Roux aveva quasi all'inizio della sua opera riformatrice messo in risalto che nello sviluppo dell'organismo si possono considerare in modo ben distinto due stadi ontogenetici: uno iniziale, di autodifferenziamento, in cui la forma si plasma indipendentemente dalla funzione, e l'altro, successivo, in cui la forma subisce l'influenza funzionale. Oggi, forse, si potrebbe modificare questo principio, che conserva tuttora un valore fondamentale, dicendo che nel primo periodo l'autodifferenziamento è indipendente dalla funzione specifica che già richiede un determinato grado di differenziamento strutturale. Un gran numero di ricerche ha verificato specialmente nello sviluppo degli organi, in cui prevalgono le strutture meccaniche, la validità di questo principio: così nello sviluppo delle ossa e del tessuto osseo sono stati messi in risalto alcuni fatti fondamentali. Galilei, H. Meyer, Wolff e molti altri avevano indagato come l'osso risponde alle necessità meccaniche perchè col minimo impiego di materiale, e quindi di peso, si ottiene il massimo di resistenza: fatto questo che si verifica colla massima evidenza nelle osse cave. Lo studio microscopico aveva poi fatto osservare, per opera di Meyer e di Wolff, che realmente le trabecole del tessuto spugnoso sono disposte secondo le linee di carico, ossia secondo la direzione delle pressioni: la natura, fa nè più nè meno quello che si fa in pratica nell'utilizzazione dei materiali da costruire. Queste ricerche ebbero una bella conferma da tutti quegli studi che dimostrarono un nuovo orientamento delle trabecole in rapporto a nuove condizioni di pressione che si possono determinare artificialmente. Le ricerche successive furono rivolte nelle più svariate direzioni per indagare i rapporti fra forma e funzione. Basta solo ricordare, nell'ampia letteratura, i lavori di Gebhardt, Triepel, Braus, Carey,

Petersen, Benninghoff, Olivo, Amprino e Bairati. Le ricerche di Gebhardt, specialmente, misero in risalto con copiose ricerche analitiche che là dove nell'osso si esercitano più intense azioni meccaniche c'è maggiore ricchezza di osteoni e che la direzione delle fibre collagene è anch'essa in rapporto alle azioni meccaniche. Tutti questi studi sono stati ampiamente discussi nei loro aspetti teorici: è certo che il tessuto osseo è naturalmente architettato per rispondere al suo scopo, ma si è cercato di determinare fin dove giunge l'influenza degli stimoli funzionali. Essi certamente influiscono negli adattamenti che possono provocare tanto nella disposizione degli osteoni come in quelle delle fibre collagene. Ma numerose ricerche mettono pure in risalto l'influenza dei fattori intrinseci che si attuano nel corso dello sviluppo, anche se questi vengono modificati dall'intensità degli stimoli funzionali (Amprino e Bairati, 1938).

E non è questa, di certo, l'unica serie di fatti in cui i fattori ereditari mettono in luce disposizioni strutturali che rispondono a condizioni funzionali che si verificheranno successivamente. Con questi elementi si cercò di spiegare e di giustificare l'eredità delle proprietà acquisite: si cercò anche di conciliare la nuova morfologia sperimentale con alcune dottrine filogenetiche (Beurlen, 1932, Nowikoff, 1933-1937).

Molti autori, e tra questi il Nowikoff, cercarono di conciliare l'influenza della funzione sulla forma che riporta al lamarchismo, con quella della selezione nel senso del darwinismo. Non è a dire che non riportino argomenti, che presi a parte, hanno il loro valore, ma la tesi, nel complesso, non riesce ad avere carattere dimostrativo. La selezione, secondo Nowikoff, non può agire che sulle forme già costituite; sotto la sua influenza le forme nuove possono essere conservate o eliminate quando non sono più utili: la selezione rappresenterebbe la seconda fase del processo evolutivo. Beurlen dalle sue ricerche paleontologiche ha tratto il convincimento che per ogni gruppo sistematico durante lo sviluppo filogenetico si incontrano tre fasi. La prima in cui c'è indipendenza dalla funzione e in cui domina la selezione. Nella seconda domina l'adattamento: ogni forma secondo il suo adattamento, si sviluppa in un senso determinato. Questa seconda fase si può anche intendere, così, in senso ortoge-

netico. Infine Beurlen considera una terza fase filogenetica, caratterizzata dalla degenerazione della forma, che finisce con l'estinzione: in questa terza fase la forma torna ad essere indipendente dalla funzione e dall'ambiente. Nowikoff che pur dissente da Beurlen sull'influenza, nell'ordine di successione, della selezione, mette in risalto che nelle prime due fasi di Beurlen c'è una corrispondenza con i due periodi ontogenetici di Roux; il primo con indipendenza dalle funzioni, e il secondo periodo in cui la forma viene influenzata dalle azioni meccaniche.

Io trovo perfettamente naturale che mentre da principio si cercò di spiegare l'Embriologia comparata con la filogenesi, successivamente, secondo lo sviluppo storico della scienza, si cercasse di vedere una corrispondenza tra l'Embriologia causale e la filogenesi. Senza dubbio non mancherà, poi, chi vedrà una stessa corrispondenza, con la nuova Embriologia chimica e chimico-fisica! Ma è assurdo o vano paragonare quanto è cimentabile con l'esperimento con quanto è solo frutto di deduzioni ipotetiche non controllabili. Se noi non sappiamo spiegare perchè l'autodifferenziamento conduce a un determinato sviluppo e dobbiamo contentarci di riconoscere lo svolgimento di proprietà intrinseche ereditarie, le cui modalità possano, però, in molti casi tentarsi con l'esperimento o studiare coi metodi della chimica e della chimica-fisica, questo non vuol dire che sostituendo alla parola eredità l'altra, filogenesi, abbiamo fatto un passo avanti nella conoscenza obbiettiva dell'argomento. Lo sviluppo della Morfologia fu proprio inceppato dalla confusione tra ciò che è realizzabile e spesso deducibile con l'osservazione e quegli elementi concettuali che non essendo dimostrabili non possono, poi, servire di base, senza evidente petizione di principio, per ulteriori dimostrazioni! L'applicazione severa della logica non può essere disgiunta nelle scienze positive dalla ricerca obbiettiva, e questo non sempre si tiene presente!

Proprio per questi elementari principi non riconosciamo l'interpretazione lamarchiana delle proprietà acquisite, che, se dimostrate, ci spiegherebbero tante cose, unicamente perchè finora, ed è ormai la conclusione generale, tutti i tentativi fatti per dimostrarla sono caduti nel vuoto: è egualmente vero che così molte domande possono rimanere senza risposta, ma io penso che non è meno vasto

il campo dei nostri studi anche se può essere amaro, come sembra al Nowikoff, non poter dare risposta a certi quesiti.

« Nous ne pouvons pas par exemple résoudre la question pourquoi les organes respiratoires des baleines ne se sont pas adaptés au fonctionnement dans l'eau, ce qui serait de grande importance pour eux, tandis que la cavité branchiale, si typique pour les crustacés supérieurs, c'est transformé en cavité pulmonale chez le crabe terrestre *Birgus latro* ». Ma non si tratta soltanto di questo, non sappiamo ancora risolvere molte altre questioni! Ma pur riconoscendo troppo semplicistico il presupposto che la funzione crei l'organo e l'organismo, non possiamo non mostrarci esitanti davanti alle affermazioni di forma indipendenti della funzione. Rabaud e altri autori hanno citato alcuni casi, negli Artropodi, in cui l'analisi delle appendici prensili potrebbe mettere in risalto un differente comportamento di vita tra varie specie, e in cui la forma prensile non corrisponderebbe necessariamente a un modo funzionale. Inoltre Rabaud giudica che i fenomeni di convergenza dell'aspetto pisciforme di organismi acquatici come quelli che investono l'organizzazione degli animali volanti non sono collegati alla maniera di vivere né, quindi, alla funzione. Si tratterebbe, pertanto, di sole convergenze morfologiche, ma queste hanno poca importanza biologica, le convergenze fisiologiche hanno più importanza, ma sarebbero senza rapporti necessari con le disposizioni anatomiche; per Rabaud l'animale subisce un'attrazione che lo conduce a un modo di esistenza quale che sia la sua forma e spesso a dispetto di questa. Veramente, e in questo d'accordo con Nowikoff, noi pensiamo che quest'attrazione di Rabaud sia senza il più piccolo accenno di spiegazione, e nemmeno che valga a giustificare una pretesa indipendenza tra forma e funzione. Troppi studi, e ne abbiamo già accennato di fondamentali, dimostrano questi stretti rapporti, torniamo a dirlo, indipendentemente da ogni interpretazione lamarchiana. Naturalmente in questi studi di convergenze morfologiche e fisiologiche non dobbiamo prescindere dal piano strutturale di organizzazione. Le idee di Cuvier, e anche alcuni principi fondamentali di Gegenbaur, possono in questo caso essere ancora riveduti con profitto, così organi analoghi che rispondono a certe identiche condizioni funzionali possono appartenere ad organismi differenti e, nello stesso piano

strutturale, organi della stessa natura morfologica, che possiamo dire omologhi come gli arti dei Vertebrati tetrapodi, possono in vari casi compiere diverse funzioni per il movimento nell'aria, nell'acqua, per la deambulazione. Ma chi esamina questi differenti organi omologhi vi scorge le profonde differenze, collegate ai differenti rapporti funzionali delle diverse condizioni di vita.

Qui conviene soffermarsi su un punto cruciale degli studi di Morfologia. I concetti di omologia e di analogia rappresentavano per la Morfologia di cinquant'anni or sono l'espressione delle maggiori aspirazioni. Stabilita una morfologia comparata di un dato organo si poteva dedurre la storia filogenetica di una determinata organizzazione; una qualsiasi organizzazione strutturale si studiava non per quello che rappresentava in sè stessa, per le sue qualità, per i suoi attribuiti, per le sue possibilità funzionali, ma unicamente per stabilire le origini e le derivazioni. Sarebbe interessante rilevare le interferenze che questo procedimento di studiare il divenire di una forma (non in senso embriologico) aveva con indirizzi culturali simili che già dominavano nel campo delle scienze morali, filosofiche e storiche. Ma in Biologia noi possiamo ben rilevare un'organizzazione per quella che è, e studiarla così com'è, e raggiungiamo risultati interessanti anche senza conoscere la sua storia. Un puro sangue è quello che è, con le qualità che riesce a dimostrare, anche se si perde la conoscenza della sua genealogia. E in questo caso non si tratta di filogenesi, ma di dati obbiettivi facilmente rilevabili. E si potrebbe dire ancora di più: una nobile genealogia può far presumere ottime qualità, ma questa presunzione non basta, una qualsiasi organizzazione è quella che si rileva per le qualità che manifesta.

Questi paragoni non sono oziosi, perchè vogliono mostrare la concretezza di quegli indirizzi della Morfologia moderna che a me preme di delineare e che sono basati sulla completa indifferenza verso quella tendenza che vorrebbe stabilire la discendenza delle forme che si studiano. Ciò non vuole affatto dire che ci disinteressiamo dei problemi della affinità tra le forme, affinità che possono desumersi dai risultati morfologici, biochimici, genetici, statistici, e come possono risaltare dall'impiego di metodi adeguati di Morfologia sperimentale. Ma quest'indirizzo, che è quello che propugniamo, non si sofferma su alcuni stereotipati concetti che nascon-

dono con pompose quanto vane affermazioni la povertà del contenuto, ma mirano a una conoscenza più approfondita delle proprietà intrinseche delle forme. Così, ad esempio, per molti anni io e i miei allievi abbiamo studiato i problemi della costituzione zoologica degli Anfibi analizzati coi metodi dei trapianti, degli espianti, e in collegamento con altri procedimenti sperimentali: orbene, in queste ricerche è risultato la possibilità delle compatibilità e delle incompatibilità tra varie forme, e questo in rapporto agli stadi embriologici considerati, e quindi di determinate condizioni biochimiche che a quegli stadi corrispondono, e che in un determinato momento dello sviluppo si manifestano.

Sono, in sostanza, procedimenti e metodi della moderna Morfologia sperimentale che valgono a studiare i problemi delle affinità tra gli organismi.

La moderna Morfologia, in realtà, non dimentica che essa deve studiare la struttura degli organismi viventi, intesa nel senso più lato. Si preferiva dire che la Morfologia è lo studio delle forme. Ma anche questo significa, in ultima analisi, lo studio delle strutture. Orbene, è proprio in questo senso che l'evoluzione degli studi ha segnato negli ultimi cinquant'anni nuove vie e nuove mete che tendono sempre più a collegare la Morfologia alle altre scienze biologiche, distruggendo vecchie frontiere artificiosamente create.

Abbiamo accennato al sorgere dell'Embriologia sperimentale in contrapposto a quella filogenetica. È già nel nuovo indirizzo segnato da Roux, e, specialmente, nell'opera di Driesch vediamo messa da parte ogni preoccupazione delle storia della forme per lo studio intrinseco del valore biologico dell'organizzazione animale.

Gli immensi progressi della Biologia moderna sono certamente in gran parte legati allo sviluppo dell'Embriologia sperimentale e lo stesso sviluppo della Zoologia sperimentale è in gran parte derivazione di questi studi. Gli antichi problemi del preformismo e dell'epigenesi si riannodano con quelli dello sviluppo regolativo e dello sviluppo a mosaico, dell'isotropismo e dell'anisotropismo dell'uovo, e si armonizzano in gran parte nella concezione che modificazioni strutturali e funzionali, che conducono e dirigono il differenziamento, intervengono con maggiore o con minore rapidità. In tutti questi studi, seguendo rapidamente il loro sviluppo nel tempo, è

palese la via segnata dall'evoluzione delle idee morfologiche che sono alla base di questi progressi.

Per molti anni si cercò di mettere in risalto i fattori causali (o condizionali) che conducono ai processi di determinazione e di differenzamento. Coi più svariati metodi di studio si cercò di stabilire il valore dei singoli blastomeri o delle varie parti del germe. Fondamentali, dopo le ricerche di Roux e di Driesch furono, specialmente, gli studi di Conklin, che misero in risalto, nelle Ascidie, seguendo la distribuzione dei vari pigmenti, la precoce localizzazione dei vari abbozzi del germe. Il metodo che in questi casi suggeriva la Natura, fu poi imitato dai ricercatori (Vogt) che ricorsero all'uso dei colori vitali: fu così possibile studiare la precoce localizzazione, specialmente negli Anfibi, dei vari abbozzi embrionali, portando molto più avanti gli studi di Angelo Ruffini.

Un altro indirizzo della Morfologia sperimentale fu dominato dall'opera di Harrison, il cui periodo più fecondo va dal 1900 al 1930. Harrison continuò le ricerche di Born, così piene di interessanti osservazioni, sui trapianti degli Anfibi. Fondamentali furono le ricerche dell'autore americano rivolte specialmente allo studio delle potenze contenute nei vari abbozzi embrionali e ai problemi della determinazione. Harrison estese sperimentalmente i concetti di sviluppo regolativo e a mosaico dai primi blastomeri agli abbozzi degli organi, e va inoltre ricordato come il pioniere degli studi sulle culture dei tessuti, con la dimostrazione sperimentale che il neuroblasta fabbrica l'assone o cilindrassa, che non deriva quindi da una catena cellulare.

Ma lo studio sempre più approfondito delle strutture non si arresta a questi indirizzi. Le strutture hanno un valore funzionale e il differenziamento istologico specifico è collegato, con differenti modalità, al differenziamento funzionale. Le varie localizzazioni rilevate dall'embriologia sperimentale e che ci mostrano valori strutturali così profondamente differenti hanno già precocemente un differente valore biochimico che possa spiegare il differente metabolismo che conduce o che è responsabile del comportamento differenziale delle varie parti del germe? Ecco profilarsi tutto un altro aspetto della nuova Embriologia. Lo studio delle varie strutture germinali tende a identificare queste con determinate localizzazioni

chimiche. Non è certo facile su poche cellule embrionali mettere in risalto una differente costituzione chimica e, almeno per ora, i metodi che possono usarsi con sicuro successo sono limitati. Tuttavia sono stati già conseguiti risultati assai interessanti. Conklin, il pioniere degli studi sulle localizzazioni, ci esprime l'evoluzione di questi studi quando nel 1931 riassume il suo nuovo punto di vista, ammettendo che le differenti potenze contenute nelle differenti aree da lui identificate non sono dovute ai pigmenti, al vitello, ai mitocondri, ma piuttosto a differenze chimiche e fisiche di quelle aree.

Un risultato assai interessante si deve a Spek (1934) che nelle uova di alcuni Anellidi ha potuto dimostrare che al polo animale esiste una reazione alcalina e al polo vegetativo una reazione acida. Questa differenza di reazione, espressione evidente di una differenza di metabolismo, si conserva nella segmentazione: infatti i blastomeri alcalini danno l'ectoderma, quelli acidi l'entoderma. Merita rilievo il fatto che la distribuzione polare delle sostanze acide e alcaline si realizza all'epoca dell'emissione dei corpuscoli polari, quindi in corrispondenza di fenomeni strutturali interessanti le manifestazioni dinamiche che si osservano in questo importante momento della vita dell'uovo.

Tutta una serie di interessanti ricerche degli ultimi anni mette in risalto l'esistenza di speciali localizzazioni chimiche e funzionali in rapporto alle condizioni strutturali e spaziali dell'uovo e dell'organismo in via di sviluppo; citerò solo alcuni nomi: Spek, Ries, Gersch, Spirito, Ranzi, Reverberi, Runnström, Lindahl, Hörstadius. Si cerca così di indagare la natura delle potenze dell'uovo mettendo in risalto le strutture fisiche e chimiche a cui queste potenze sono collegate.

Ries e Ries e Gersch (1936-1938) hanno messo in evidenza con svariati metodi in diversi tipi di uova delle notevoli localizzazioni chimiche. Nell'uovo di *Aplisia* è stata studiata la distribuzione della vitamina C che nella segmentazione si localizza nei macromeri. Nell'uovo di *Ciona* si nota una distribuzione localizzata di glutazione, delle ossidasi e delle perossidasi. Secondo Ries la differenza tra uova a regolazione e quelle a mosaico spetterebbe al tempo differente in cui certe funzioni cellulari vengono a localiz-

zarsi. Nelle uova regolative la localizzazione è più tardiva, mentre nelle uova a mosaico è più precoce.

Reverberi (1939) nelle uova di alcune Ascidie seguì la distribuzione delle ossidasi lungo lo sviluppo embrionale stabilendo la differenza tra l'uovo vergine e l'uovo fecondato: nel primo non c'è ancora localizzazione di ossidasi, nel secondo essa avviene per gradi, man mano che temporalmente ci si allontana dalla fecondazione. Successivamente Reverberi e Pitotti (1940) hanno localizzato precocemente nell'uovo di *Nereis* le fenolasi e le perossidasi: le fenolasi si localizzano in un gruppo cellulare mesodermico, le perossidasi in organi ectodermici. In *Eucharis*, le perossidasi hanno una distribuzione localizzata in modo da potersi distinguere fisiologicamente i due poli nell'uovo, successivamente le perossidasi passano esclusivamente e completamente nei micromeri.

Altri fatti ci dimostrano che il differenziamento istologico si svolge in rapporto ad altri fenomeni biochimici e lo studio dell'ontogenesi dei fermenti embrionali ci riporta ai problemi della preformazione e della epigenesi. Nell'ipotesi di trovarsi di fronte a neoformazione di enzimi, Herlizka si era posto il quesito se esiste un nesso genetico tra i vari fermenti o se essi traggono la loro origine da sostanze diverse non aventi azioni catalitiche speciali. Herlizka nello studio delle perossidasi del pollo ammetteva che esse si formassero dopo dieci giorni dall'inizio della circolazione sanguigna; invece Spirito poté dimostrare che son presenti fin dall'uovo vergine, ma Spirito dimostra egualmente che se ne formano di nuove (1934-1935), ma sempre precocemente, prima del differenziamento istologico dei corpuscoli rossi nell'organo di Federici della *Rana esculenta* e nelle isole di Wolff nel *Gallus domesticus*. La perossidasi precede la formazione dell'emoglobina e serve, secondo i risultati di Spirito, a localizzare determinati differenziamenti organologici precedenti quelli istologici.

Nel pollo Remotti ha messo in risalto una interessante successione nello sviluppo dei fermenti: prima quelli proteolitici che si versano nella cavità sottogerminale e servono a digerire il tuorlo, poi quelli lipolitici e poi si forma un fermento tipicamente fluidificante. Lo studio del differenziamento strutturale, sempre intimamente e necessariamente associato all'indagine morfologica, si riannoda

così sempre più all'indagine biochimica e fisiologica. Lo stesso sviluppo degli studi sugli organizzatori può mostrare la via seguita dall'evoluzione degli indirizzi morfologici.

Dopo le fondamentali ricerche di Spemann, ecco, dopo circa dieci anni, profilarsi la necessità di una ulteriore estensione in senso biochimico. È lo stesso Spemann che sente questa necessità, ma sono le ricerche contemporanee di Holtfreter e di Bautzmann che dettero i risultati più dimostrativi e tali da segnare il nuovo cammino (1932). Fu stabilito che gli organizzatori degli Anfibi conservano, anche uccisi, le loro proprietà induttrici, e si pensò che il potere induttore fosse dovuto a sostanze chimiche da essi elaborate. Che sia stata scoperta una determinata sostanza chimica unicamente responsabile dei fenomeni induttivi non credo si possa asserire nemmeno oggi, perchè molte e di svariata natura sono le sostanze inducenti. Ma i tentativi fatti hanno enormemente allargato l'orizzonte dei nostri studi. Trascuro l'ampio dibattito che si è svolto per accertare la natura chimica degli organizzatori, ma voglio ricordare che molti autori recentemente hanno messo in risalto differenze tra l'azione degli organizzatori viventi e quella degli organizzatori morti o di svariate sostanze chimiche. Tutti gli organizzatori uccisi si comportano come qualsiasi tessuto morto in cui la specificità di azione di zona embrionale è perduta: così con le sostanze chimiche e con gli organizzatori morti si può giungere all'induzione di un tubo neurale ma non a certe differenziazioni.

Lo studio comparativo estese molto le conoscenze sugli organizzatori mostrando il valore generale dei processi induttivi e interessanti risultati si sono ottenuti sugli Invertebrati. Ma questo studio comparativo ha finito anche col richiamare l'attenzione su più antiche ricerche, specialmente su quelle di Herbst degli eccitamenti o stimoli formativi della morfogenesi. Vi sono stimoli esterni ma si vono anche stimoli interni direttivi. Secondo Herbst l'eccitamento direttivo può essere sia un semplice contatto, sia un'influenza chimica qualsiasi. Le ricerche di Herbst sui processi rigenerativi dei Crostacei riuscivano a mettere in risalto dei processi direttivi da cui dipende la natura della rigenerazione con il carattere specifico della differenziazione. Ma conviene ricordare altre ricerche sugli Invertebrati che avevano dimostrato nell'Idra (Browne, 1909)

come trapianti di piccoli pezzetti d'ipostoma possono indurre la formazione di nuovi individui derivanti in gran parte dall'ospite. Anche le ricerche di Child mettevano in luce nei Celenterati la possibilità di stimoli induttivi con variazioni di destino.

Riferendo queste ricerche, sia sui Vertebrati che sugli Invertebrati, bisogna mettere bene in risalto che il problema degli organizzatori non può prescindere da quelli riguardanti il tipo di organizzazione: è naturale pertanto che per ogni tipo di organizzazione lo studio dei processi induttivi possa mettere in risalto differenze profonde. È compito della ricerca comparativa di mettere in luce le proprietà generali che, superando le differenze, rilevino le analogie fondamentali.

Era stato ritenuto da Child che gli organizzatori non fossero entità specifiche ma regioni di elevata attività fisiologica. A. Brachet (1931) pur non negando la presenza e l'importanza di una sostanza chimica, accettava il concetto che condizione principale di un centro organizzatore è un più elevato metabolismo: le esperienze di J. Brachet (1935) sul metabolismo respiratorio di *Rana fusca* sembravano convalidare queste conclusioni; ma di fronte ai risultati contraddittori che si ebbero, spetta ad Alberto Stefanelli (1938-1939) la precisa dimostrazione e la sicura documentazione che il labbro dorsale del blastoporo degli anfibii, non è sede di un metabolismo respiratorio più intenso, pure essendo già dotato delle proprietà organizzative, ma è soltanto coll'attivarsi dei processi morfogenetici che la zona dorsale del blastoporo presenta un'assunzione di ossigeno più attiva; la maggiore attività respiratoria è collegata all'attività morfogenetica più intensa che si sta svolgendo in quella regione. Vana fatica è quindi quella di voler indagare i processi del metabolismo embrionale astraendo dall'intima conoscenza dei problemi strutturali. Il risultato di un'indagine chimica nei processi embrionali non può essere analizzato e valutato che tenendo conto dell'intima conoscenza della fase biologica e delle disposizioni strutturali a questa inerenti. Ricordo che un eminente fisiologo lamentava che la fisiologia dello sviluppo fosse argomento di studio quasi abbandonato dai fisiologi e lasciato interamente o quasi agli embriologi-morfologi; se dopo tanti anni le cose non sono affatto cambiate vuol dire che gli studi di fisiologia dello sviluppo non possono appro-

fondirsi senza la conoscenza della morfologia dello sviluppo. E forse vuol dire ancora di più: che nella dinamica dello sviluppo, nell'incessante susseguirsi dei vari stadi morfo-biologici, la conoscenza fisiologica è tutt'una con quella morfologica.

Ed è ugualmente da morfologi e da embriologi che, indirizzati da precedenti ricerche di embriologia sperimentale, si è giunti alla scoperta dei gamoni (Hartmann), sostanze che hanno tanta importanza nei fenomeni di fecondazione e che ulteriori studi (Montalenti) stanno estendendo ad altri gruppi animali.

Ma oltre che nello sviluppo embrionale propriamente detto i processi attinenti alla morfogenesi continuano durante tutto il periodo dell'accrescimento corporeo e tutta la interessante fisiologia dell'accrescimento non può essere compresa che sulla base morfologica. Anche qui fisiologia e morfologia si identificano nella valutazione dei processi che si attuano, perchè il controllo più sicuro dell'attività dell'accrescimento è morfologico, e lo stesso studio delle correlazioni endocrine si avvale in tanta parte di metodi morfologici. Diretta derivazione degli studi morfologici dell'accrescimento possiamo considerare la teoria italiana della costituzione, concepita originalmente da De Giovanni e sviluppata da Viola, Galdi, Pende. De Giovanni seguendo, infatti, criteri morfologici vide negli errori di sviluppo dell'uomo cause di morbilità e stabilì tre tipi morfologici, iniziando entro questi tre tipi lo studio delle individualità e delle variazioni individuali. Viola sviluppò lo studio della costituzione specialmente dal punto di vista antropometrico, Galdi dal punto di vista chimico, mentre Pende applicò allo studio della costituzione l'indirizzo endocrinologico con sprazzi di vivace genialità.

Un argomento preferito dalla morfologia classica fu quello riguardante la simmetria degli organismi. In questo studio si possono compendiare alcune leggi morfologiche fondamentali. Orbene, sia negli organismi unicellulari che nelle forme più elevate, lo studio della simmetria e di molte forme geometriche che si attuano nell'organizzazione animale, risponde alle leggi meccaniche e fisiche cui gli organismi soggiacciono. I principi di morfologia debbono essere riveduti al lume di queste conoscenze e qui giova ancora ricordare l'influenza dei concetti già espressi da Galilei e le più estese applicazioni che ne fece Borelli per lo studio del movimento animale.

Molto ancora la morfologia moderna potrà sperare dall'applicazione di questi principi specialmente nello studio della morfologia ecologica integrato dall'analisi comparativa delle strutture funzionali in rapporto ai diversi ambienti e modo di vivere degli organismi.

Vale anche ricordare che lo studio così fecondo dei tropismi che rappresentò tutto un indirizzo della moderna Biologia, ad opera specialmente di Verworn, fu sviluppato da Giacomo Loeb come una reazione antimorfologica. Ma, ironia della sorte, questi studi finirono con lo sboccare in una teoria che prospetta nuovi sviluppi morfo-fisiologici. Questa teoria cerca di spiegare la risposta degli animali agli stimoli come essenzialmente dovuta alla simmetria di essi: poichè il piano mediano divide l'organismo in due metà e gli elementi sensitivi sono ripetuti in modo simmetrico, c'è corrispondenza fra il piano di simmetria morfologico e quello fisiologico e chimico. Così il sistema nervoso è pur esso simmetrico e così i muscoli sono disposti simmetricamente e quindi, data la provenienza degli stimoli, le disposizioni ora accennate spiegano le reazioni. Con la simmetria bilaterale bisogna considerare una netta polarità distinta in testa e coda, che hanno una morfologia, una fisiologia e una composizione chimica differente.

Questi concetti di una simmetria morfologica collegata a quella fisiologica e chimica risorgono con tutta un'altra base di fatti e di esperienze nelle idee di Child, sviluppate per quasi un trentennio. Child insistette sperimentando sulle diverse organizzazioni, sulle differenti attività metaboliche inerenti alle differenti regioni del corpo e su di una simmetria metabolica. Nel suo complesso l'opera di Child è pervasa di una grande genialità, ma se vi sono dei punti deboli questi dipendono proprio da una non sufficiente analisi morfologica delle differenti organizzazioni studiate.

La concezione di una morfologia metabolica mette in luce nuovi orizzonti in cui la morfologia dev'essere intimamente associata con altri metodi biologici. Una derivazione di queste idee sono certamente gli studi sulla polarità elettrica che molti autori riuscirono a mettere in risalto nelle più diverse organizzazioni (Hyman e Bellamy, 1925) e che inquadrarono il problema della popolarità elettrica nello studio del gradiente metabolico di Child. Interessanti furono le

ricerche del Lund (1921-1926) sui rapporti tra popolarità e rigenerazioni che ripigliavano le ricerche di Mathews del 1902. Lund poté confermare l'esistenza di correnti con definiti orientamenti lungo l'asse cefalo-caudale e confermò inoltre l'esistenza di una polarità elettrica, che è intimamente associata con la polarità morfologica. Recenti ricerche di Burr e Hammet (1933) trovano parallelismo tra curve di accrescimento e gradiente elettrico: con l'invecchiamento si ha una inversione del gradiente elettrico. Secondo Monroy (1941), che ha recentemente studiato i processi rigenerativi degli arti e della coda dei tritoni in rapporto con le correnti elettriche che in questi animali possono svilupparsi, nelle forme a organizzazioni più semplici come gli Idroidi è possibile ammettere l'esistenza di un proprio e vero gradiente elettrico cefalo-caudale continuo. Monroy pensa pure che il progressivo e graduale complicarsi delle strutture morfologiche deve necessariamente portare al complicarsi delle strutture fisico-chimiche e alla formazione di numerose interfacie con caratteristiche diverse. Secondo Monroy sono verosimilmente queste diversità fisico-chimiche che determinano l'insorgenza delle correnti da lui messe in evidenza. Interessante mi sembra la constatazione del Monroy che lungo i tre assi della polarità degli arti le correnti hanno carattere di continuità « per cui si può veramente dire che gli assi di polarità morfologica degli arti hanno una ben precisa espressione elettrica ».

Abbiamo visto alcuni aspetti dei moderni sviluppi delle scienze morfologiche. Lo studio della struttura si estende oramai, sia verso i domini della chimica e della fisica come verso quelli della chimico-fisica. Dopo gli attacchi di Hardy, della fine del secolo scorso, contro la vecchia citologia descrittiva, che veniva considerata come la scienza degli artefatti, ecco svolgersi tutta una reazione contro i metodi istologici: la reazione fu giusta in un primo tempo perchè permise l'applicazione della chimico-fisica alla citologia, ma essendo andata troppo oltre, mirando a scuotere ogni base strutturale, di cui troppo si veniva a riconoscere la necessità inderogabile per lo sviluppo delle scienze biologiche, si giunse poi rapidamente all'eccesso opposto di non tener più alcun conto di quanto oramai era stato accertato dall'indirizzo chimico-fisico in citologia. Un esempio di quanto andiamo dicendo lo possiamo trovare nello stato

attuale dello studio sui cromosomi. La scoperta del cromosoma sessuale e gli studi approfonditi sul comportamento dei cromosomi nei fenomeni legati all'eredità rappresentano certamente alcune tra le più grandi conquiste della morfologia moderna, perchè è con metodi morfologici che tali conquiste sono state possibili. Bisogna tener presente che lo studio della chimico-fisica applicata alle strutture cellulari non ha diminuito affatto il valore che si può attribuire ai cromosomi come indicatori di fenomeni. Ma non serve irrigidirsi nel concetto di una statica persistenza formale dei cromosomi quando tutto lascia ritenere che le condizioni chimico-fisiche-colloidalì, modificandosi continuamente durante la vita della cellula, dominino l'atteggiamento formale dei cromosomi stessi. Le ricerche di Celso Guareschi e di Alberto Stefanelli, dell'istituto che io dirigo, mirano appunto ad impedire che lo studio dei cromosomi, avulso dalle reali condizioni chimico-fisiche e dissociato dalla struttura colloidale, venga nuovamente a porsi su vie senza uscita. Lo studio biologico degli organismi viventi come ha messo in risalto determinate localizzazioni chimiche in rapporto alle varie strutture considerate, così può mettere in risalto differenti condizioni chimico-fisiche colloidali che si palesano coll'affermarsi e col progredire del differenziamento istologico e nelle varie modalità delle strutture citologiche. Le differenti condizioni di permeabilità, di viscosità, di imbibizione dei vari citoplasmi durante il differenziamento sono espressioni di differenti condizioni colloidali delle varie strutture cellulari che si vanno delineando. Il penetrare nel vivo di queste fondamentali ricerche causali è possibile a colui che domina anche i metodi morfologici moderni e basta pensare ai risultati che si sono ottenuti con la tecnica delle colture dei tessuti. È certo però che il morfologo moderno non può più astrarre dalla conoscenza di molte altre tecniche e dalla preparazione sempre più vasta in tutti i campi della biologia. Ed è per questo che si delinea sempre più la necessità del lavoro di collaborazione tra studiosi che appartengano ai vari campi della biologia, e che posseggano tecniche diverse e preparazioni scientifiche che debbono armonizzare e completarsi ma che siano sorrette da un'idea direttrice che possa far intravedere la meta, e questo può esser dato da una Morfologia intesa in senso moderno che ci fa considerare l'organismo come unità.

La vecchia Morfologia si è rinnovata con nuovi rami fecondi quando si è innestata alle altre scienze biologiche o per essere più esatti quando è divenuta parte essenziale della Biologia sperimentale. Una Morfologia avulsa da questi indirizzi poteva avere la sua ragione di essere soltanto nella Morfologia filogenetica, intesa a costruire la genealogia delle differenti organizzazioni, ma questa Morfologia statica è superata. Gli organi viventi cimentati dall'esperienza non ci dicono la loro storia, ma le loro attività attuali, i loro bisogni funzionali e le loro correlazioni meccaniche, chimiche e morfologiche.

Altri studiosi che la pensano un po' diversamente ritengono che l'orientamento filogenetico possa ancora essere un filo conduttore nella ricerca morfologica comparativa. Se la comparazione è ben valutata e la ricerca condotta seriamente, il valore sarà nei dati obbiettivi che si mettono a confronto, perchè sempre indipendentemente dai concetti teorici, il metodo comparativo condurrà a conclusioni che interesseranno. Ma è assurdo pensare che la comparazione ha solo valore nelle nostre scienze se associata all'indirizzo di Gegenbaur. Il metodo comparativo sta alla base di tutti i processi di conoscenza ed è patrimonio comune a tutti gli indirizzi scientifici: la stessa esperienza è una continua comparazione tra condizioni che lo sperimentatore crea ed altre che con queste si confrontano. Ed è per questo che in tutti gli indirizzi della moderna ricerca morfologica la comparazione rimane sempre la base indistruttibile; così nelle ricerche di morfologia ecologica come in quelle di morfologia dinamica, così negli studi di morfologia sperimentale, come in quelli che ne sono derivati, delle localizzazioni chimiche, fisiche e chimico-fisiche dello sviluppo. Nè la moderna Morfologia può respingere il metodo descrittivo perchè non può fare a meno della severa osservazione che da questo metodo si apprende. Solo le inutili prolisse descrizioni di minuzie non servono certo a ridestare l'interessamento per quegli studi anatomici che pure hanno tanto contribuito allo sviluppo della Biologia e che debbono conservare la loro importanza. Ma il morfologo deve con sicura fiducia ritornare all'osservazione delle organizzazioni tutte, tenendo conto comparativamente del modo di vivere dei differenti organismi e delle differenti condizioni ambientali. In tal modo il

ricercatore, oltre che delle esperienze personali, spesso impossibili ad impostare, può valersi delle grandiose esperienze create dalla Natura, che, interrogata con tale indirizzo, ci può dare risultati di sommo interesse, proprio per lo studio funzionale dei vari sistemi organici.

È espressione di uso comune che gli organismi hanno un substrato materiale formale che viene indagato dalla morfologia, mentre la funzione è indagata dalla fisiologia; ma tutto questo può servire per una classifica scolastica non intima: nei fenomeni intimi della vita è vano voler discriminare struttura e funzione e tanto più vano quanto più il ricercatore tenda sempre più ad approfondire l'analisi dei fenomeni biologici.

Le strutture cellulari o anatomiche, le localizzazioni embriologiche, i successivi mutevoli atteggiamenti formali che gli organismi mostrano nel loro ciclo vitale, non sono gelidi casellari che custodiscono le preziose gemme della vita e non è un giuoco di parole dire che essi durante la vita sono la vita stessa.

Ispirata a questi principi la Morfologia è divenuta una delle fonti più ricche della moderna Biologia, perchè essa è una scienza concreta che studia gli atteggiamenti vitali così come si svolgono, senza perdersi nei labirinti delle inafferrabili ipotesi filogenetiche. Questo non vuol dire che la Morfologia moderna rifugge dall'analisi speculativa; ma questa si svolge nell'impostare ipotesi di lavoro che possono essere controllate dall'esperienza e dall'osservazione, così com'è nei dettami del metodo sperimentale.

Sedici anni or sono, nel 1926, nella mia prolusione al corso che inauguravo nell'Università di Pisa, tracciavo alcuni propositi cui intendevo rivolgere la mia attività. Ribadii quei concetti nel 1934, in una mia relazione sugli sviluppi della Morfologia, ed oggi, a riguardare il cammino percorso, mi ha spinto non il vano compiacimento personale per quel poco che si è potuto fare, ma la sicura fiducia che i più giovani, per queste nuove vie che si profilano all'orizzonte, potranno raccogliere frutti assai più copiosi.

BIBLIOGRAFIA

1952. BEURLEN, K., *Funktion und Form in der organischen Entwicklung. Die Naturwissenschaften. Jahrg. 20.*
1954. COTRONEI, G., *Morfologia sperimentale, morfologia comparata, morfologia ecologica. Indirizzi e Problemi nello studio della forma.* « Mon. Zool. Ital. », Suppl. al vol. 45.
1957. GERSCH, M. und RIES E., *Vergleichende Vitalfarbstoffstudien: Sonderungsprozesse und Differenzierungsperioden bei Eizellen und Entwicklungsstadien in verschiedenen Tiergruppen.* « Roux' Arch. », Bd. 136, p. 169.
1959. GUARESCHI, C., *La morfologia della cromatina delle ghiandole salivari di "Chironomus plumosus" in rapporto ad esperienze chimico-fisiche.* « Boll. Zool. », Anno X, p. 199.
1959. ID., *La morfologia della cromatina delle ghiandole salivari di "Chironomus plumosus" in rapporto ad esperienze chimico-fisiche. Influenza dell'ambiente e dell'età.* « Boll. Zool. », anno X, p. 155.
1952. HALDANE, J. S., *Die Philosophischen Grundlagen der Biologie.* Berlin.
1956. ID., *Die Philosophie eines Biologen.* Jena.
1959. HÖRSTADIUS J., *The mechanics of Sea-urchin development studied by operative methode.* « Biol. Rew. Cambr. Phil. Soc. », vol. 14, p. 152-179.
1958. LINDAHL, P. E., *Physiologisch-chemische Probleme der Embryonalentwicklung.* « Fortschr. Zool. », Jena, vol. 3, p. 271.
1941. ID., *Physiologische Probleme der Entwicklung und Formbildung des Seeigelkeimes.* « Naturwis. », vol. 29, p. 675-685.
1921. LUND, J., *Experimental control of organic polarity by the electric current. I. Effect of the electric current on regenerating internodes of Obelia commisuralis.* « J. exp. Zool. », vol. 34.
1926. ID., *The electrical polarity of Obelia and Frog's skin and its reversible inhibition by cyanide ether and chloroform.* « J. exp. Zool. », vol. 44.
1941. MONROY, A., *Ricerche sulle correnti elettriche derivabili dalla superficie del corpo di Tritoni adulti normali e durante la rigenerazione degli arti e della coda.* « Pubbl. Staz. Zool. », Napoli, vol. 18.
1950. NOVIKOFF, M., *Das Prinzip der Analogie und die vergleichende Anatomie.* Jena.
1951. ID., *L'Anatomie comparée comme science exacte.* « Comptes Rendus de l'Assoc. des Anatomistes », 26^e Réunion.
1955. ID., *Homomorphie, Homologie und Analogie.* « Anat. Anzeiger », Bd. 80.
1957. ID., *Sur la question des rapports entre la forme et la fonction des organismes.* « Bull. Ass. Russe Rech. Scient. », Prague, vol. VI (XI).
1925. RABAUD, ET., *Les phénomènes de convergence en biologie.* Paris.
1957. RANZI, S. e FALKENHEIM, M., *Ricerche sulle basi fisiologiche della determinazione dell'embrione degli Echinodermi.* « Pubbl. Staz. Zool. », Napoli, vol. 16, p. 436.
1958. RANZI, S., *La determinazione nell'embrione degli Echinodermi.* « Boll. Soc. It. Biol. Sperimentale », vol. 26, p. 120.
1959. RANZI, S., *Le moderne vedute sullo sviluppo embrionale.* « Attualità Zoologiche », vol. 5, p. 1.

1957. RISS, E., *Die Verteilung von Vitamin C, Glutathion, Benzidin, Peroxydase, Phenolase und Leukomethylbenzidin-Oxydoreductase während der frühen Embryonalentwicklung verschiedener wirbelloser Tiere.* « Publ. Staz. Zool. », Napoli, vol. 16, p. 565.
1959. ID., *Versuche über die Bedeutung der Substanzmosaiks für die embryonale Gesebedifferenzierung bei Ascidien.* « Arch. Zellf. », Bd. 22, p. 569.
1942. ID., *Zum Problem der Zelldeterminatio mit einem Exkurs über die Entstehung von Krebszellen.* « Biol. Gen. », vol. XVI, p. 544-591.
1959. REVERBERI, G. e PITOTTI, M., *Differenziazioni fisiologiche nell'uovo di Ascidie.* « Comm. Pont. Ac. Sci. », n. 5, p. 469.
1940. ID., ID., *Ricerche sulla distribuzione delle ossidasi e perossidasi lungo il "cell-lineage" di uova a mosaico.* « Publ. Staz. Zool. », Napoli, vol. XVIII.
1881. ROLX, W., *Der Kampf der Teile in Organismus.* Leipzig.
1950. SPEK, I., *Zustandsänderungen der Plasmakolloide bei Befruchtung und Entwicklung des "Nereis Fies".* « Protoplasma », Bd. 9, p. 570.
1954. ID., *Ueber bipolare Differenzierung der Eizellen von "Nereis limbata" und Chaetopteris.* « Protoplasma », Bd. 21, p. 594.
1954. SPIRIDIO, A., *Ricerche sul comportamento dei fermenti embrionali. I. Le perossidasi nei Cielotomi, Peci e Anfibi.* « Arch. di scienze biologiche », vol. XX, n. 5.
1959. STEFANELLI, A., *Il metabolismo dell'uovo e dell'embrione studiato negli Anfibi anuri. L'assunzione di ossigeno del centro organizzatore primario di "Bufo viridis" e "Rana esculenta".* « Arch. di Fisiol. », vol. XXXIX, p. 176.
1959. ID., *Sul comportamento dei colloidi nucleari delle ghiandole salivari di "Chironomus plumosus". Esperienze di micromanipolazione combinate ad esperienze chimico fisiche.* « Boll. Zool. », anno X, p. 149.
1959. ID., *Esperienze di micromanipolazione del nucleo e di costituenti nucleari di cellule di ghiandole salivari di "Chironomus plumosus" in soluzioni ipo-iso-ipertoniche.* « Boll. Soc. It. Biol. Sperim. », XIV, p. 652.
1940. VON UBISCH, L., *Ueber die Rolle von Selbstdifferenzierung, Induktion und Selbstregulation bei Amphibien, Seeigeln und Ascidien.* « Zeitschr. wiss. Zool. », vol. 155.

97861

346716

