

Osservazioni sullo sviluppo embrionale e larvale del *Saccocirrus papillocercus* Bobr.

pel

Dott. **Umberto Pierantoni**

Libero docente di Zoologia ed Anatomia comparata nella R. Università di Napoli.

Colle tavole 3 e 4.

Sommario.

- | | |
|--|--|
| 1. Introduzione. pag. 46. | 6. Evoluzione dell' embrione nuotante e formazione della larva. pag. 56. |
| 2. Rinvenimento del materiale, Biologia. pag. 47. | 7. Vicende dei corpusecoli polari. pag. 58. |
| 3. Metodi di ricerca. pag. 49. | 8. Evoluzione della larva. pag. 61. |
| 4. L'ovo, la maturazione e la fecondazione. pag. 50. | 9. Note, considerazioni e confronti. pag. 65. |
| 5. Le prime fasi della segmentazione pag. 52. | |

1. Introduzione.

Le osservazioni contenute nel presente lavoro furono compiute nella Stazione Zoologica di Napoli durante gli ultimi mesi dello scorso anno ed i primi dell' anno corrente. In questo lavoro mi propongo di esporre quanto mi è riuscito di osservare intorno alla embriologia del *Saccocirrus papillocercus* Bobr. mediante la produzione sperimentale di forme embrionali e di larve. Per quel che riguarda i primi stadii dello sviluppo non ho avuto la intenzione di fare un lavoro di genealogia cellulare, quale essa si intende secondo gli studi fatti sugli anellidi stessi e su altri animali in questi ultimi anni, nè uno studio completo dell' organogenia; per far ciò sarebbero stati necessari, come è noto, tempo e materiale abbondantissimi. Mi limiterò quindi alla esposizione dei fatti quali ho potuto ricavarli dalle osservazioni sul materiale vivente, sui preparati *in toto* e sulle sezioni.

L'animale che ho preso in esame, per le sue volute affinità con gli Archianellidi, ha assunto negli ultimi anni una singolare importanza¹; l'assenza completa di cognizioni sul suo sviluppo mi ha indotto a proseguire le osservazioni che avevo incominciato lo scorso

¹ Moderni trattatisti ne hanno fatto un ordine a sè col nome di Protochaeta. Vedi infatti: CLAUS-GROBBEN, Lehrbuch der Zoologie, Marburg 1905 pag. 364.

anno, malgrado gli impegni presi nel frattempo con la Stazione Zoologica per il compimento di altro lavoro; e per non venir meno a questi impegni ho stabilito di pubblicare il risultato delle osservazioni fin' ora compiute, pur essendo convinto che, continuando lo studio nel nuovo periodo di maturità sessuale del *Saccocirrus*, che rincomincerà fra alcuni mesi, non mi sarebbe stato difficile di procurarmi del nuovo, e forse più abbondante materiale per una trattazione più estesa dell' argomento.

Chiudo pertanto questa serie di osservazioni non del tutto alieno dal proposito di riprenderle in un tempo non molto lontano.

2. Rinvenimento del materiale. Biologia.

Durante i mesi di dicembre, gennaio e febbraio, in quella sabbia che si rinviene a due o tre metri di profondità lungo le coste del nostro golfo presso il Palazzo donn' Anna od in contrada Cenito presso Posillipo, nella quale vi sono anche gli *Amphioxus*, accade assai spesso di trovare un gran numero di *Saccocirrus* di colore bianco verdastro e di dimensioni piuttosto piccole (non oltre 30 mm.). Fra questi alcuni individui si distinguono pel colore assai più chiaro e quasi lattescente del loro corpo, e perchè alquanto ingrossati, specialmente nella parte media e posteriore del loro corpo. Un simile diverso aspetto del corpo di questi individui, purtroppo assai poco frequenti fra gli innumerevoli esemplari che possono rinvenirsi talora anche in poca sabbia, è dovuto al fatto che essi sono delle femmine sessualmente mature, ripiene di uova, e che queste uova sono poco trasparenti; esse riempiono, nei segmenti in cui si formano a spese delle cellule peritoneali dei setti intersegmentali, l' intero spazio della cavità celomatica di ciascun segmento, lasciato libero dagli organi che sono in questa contenuti (intestino, nefridii, ovidutti, spermateche). Altri individui meno ingrossati e meno lattescenti si rinvencono invece ripieni di spermatozoi, i quali hanno forma di lunghi filamenti riuniti in fitte matasse semitrasparenti.

Lo scarso numero di femmine mature e ripiene di uova è compensato dal grande numero di uova che si rinviene in ciascuna di esse, e, per uno studio embriologico, dalla facilità di ottenere uova fecondate anche da una sola femmina, sia attendendo la deposizione delle uova, sia provocandola artificialmente. È noto infatti che le femmine di questi animali sono provviste di spermateche; ora poichè queste si rinvencono in esemplari sessualmente maturi sempre ricolme di spermatozoi, è evidente come anche una sola femmina

matura possa dare tutto quel che occorre per ottenere uova fecondate.

Per procurarmi il materiale non mi occupavo perciò di altro che di ricercare queste femmine mature, di cui spesso trovavo una sola dopo ore di ricerca; le osservavo al microscopio sotto lieve pressione per assicurarmi della presenza delle uova e poi le ponevo in vaschette per attenderne la deposizione; questa avveniva per solito di mattina, assai per tempo, per effetto delle incessanti contrazioni del corpo dell' animale, e la fecondazione avea luogo immediatamente all' esterno liberamente nell' acqua, per opera degli spermatozoi venuti fuori dalle spermateche a causa delle stesse contrazioni dei muscoli della parete del corpo. Le uova emesse e fecondate rimanevano sparse sul fondo della vaschetta senza esser raccolte in un nidamento.

Ma un materiale embriologico ugualmente buono potevo procurarmi anche senza attendere la emissione delle uova per le vie naturali, dirompendo a mezzo di un ago in minuti pezzi una femmina matura sopra una portaoggetti, in una goccia d' acqua marina, agitando il tutto con un ago e lasciando in riposo per pochi minuti. Le uova venute fuori così artificialmente insieme con gli spermatozoi delle spermateche non tardavano ad essere fecondate, e messe pur a mezzo di una pipetta sul fondo di una vaschetta ripiena d' acqua, compivano regolarmente il loro sviluppo, come le altre emesse senza speciali stimoli dall' animale.

Come ho accennato, la emissione naturale delle uova, che ottenni peraltro assai di rado, avveniva nelle ore del mattino, ed allora ne seguiva la fecondazione immediatamente, come immediatamente avveniva anche quando provocavo la emissione durante la giornata. Tutte le volte però che tentai di compiere tale operazione nelle ore della sera, per ottenere nella giornata successiva opportuni stadii embrionali, m' ebbi la delusione di trovare il giorno seguente le uova così indietro nello sviluppo da farmi ritenere che la fecondazione fosse avvenuta una o due ore prima, ugualmente nelle ore mattutine.

Fu già notato da vari autori che la deposizione delle uova avviene di solito in ore determinate nelle diverse specie. Le mie osservazioni, confermando tale affermazione, mettono in evidenza come ciò valga non solo per la deposizione ma anche per la fecondazione, indipendentemente da quella. Io non credo che in ciò possa influire la luce, giacchè in ambiente oscuro e nelle ore anti-meridiane la fecondazione riesce ugualmente.

3. Metodi di ricerca.

a) Uova.—Per lo studio delle uova possono ottenersi buoni risultati servendosi tanto della osservazione sul vivo, quanto delle preparazioni *in toto* e dei tagli sottili. L'osservazione sul vivo venne da me fatta ponendo le uova sotto un coprioggetti sostenuto da sottilissimi pezzetti di vetro filato. Tenendo sollevato il vetrino da un sol lato si ha il vantaggio di avere più uova sulla stessa linea, quando esse vi vengono introdotte con acqua a mezzo di una sottile pipetta: vantaggio non disprezzabile quando le uova, come nel primo caso, per la loro estrema piccolezza possono esser assai difficilmente portate nel campo del microscopio. Esse rotolano così anche più facilmente con lo spostamento del vetrino.

Buoni preparati *in toto* di uova intere e segmentate ottenni fissandole con liquido di RABL o di PERÉNYI per un mezz' ora, lasciandole poi due o tre giorni in alcool a 70% e colorandole debolmente in ematossilina di DELAFIELD molto diluita con acqua distillata, ovvero intensamente nello stesso colorante non diluito, decolorandole poi con alcool assai leggermente acidulato con acido cloridrico. Questa seconda maniera, quantunque di meno sicura riuseita, dà preparazioni di maggiore effetto, acquistando maggiore risalto i nuclei ed i limiti cellulari in confronto della massa vitellina dei blastomeri. Rischiavo con olio di garofano e montavo nello stesso olio misto a balsamo del Canada, tenendo sollevato il coprioggetti con listerelle di carta, preferibili al vetro filato perchè più difficilmente sfuggono nei movimenti del vetrino.

Pei tagli mi sono servito degli stessi liquidi fissatori, con preferenza del sublimato pierico, colorando *in toto* con emallume di MAYER od emacaleio ed includendo in paraffina nello stesso recipiente in cui era avvenuta l' evaporazione del toluolo e la impregnazione, a fine di evitare dispersione di materiale nel cambio dei recipienti e per avere le uova alla superficie del blocco di paraffina: altrimenti per la loro estrema piccolezza e per l' opacità di questa sarebbe stato impossibile ritrovarle.

b) Larve.—Per le larve vanno in generale gli stessi metodi usati per le uova. Tuttavia per preparati *in toto* alla ematossilina di DELAFIELD è preferibile il pierocarminio, sia in debole colorazione mercè soluzioni diluite, sia con colorazione profonda e successiva decolorazione con alcool acidulato. Per rischiarare può ser-

vire il creosoto, adoperato immediatamente dopo l'alcool acidulato a 90^o/₀, la qual cosa risparmia alcuni passaggi di liquidi, e quindi inevitabili dispersioni delle piccolissime larve.

Per il disegno con la camera lucida, sia delle uova in segmentazione che delle larve, dovendosi questo fare a forte ingrandimento (immersione $\frac{1}{15}$ KORISTKA e oculare compens. 4) è assai utile servirsi, come consiglia il MEAD, di carta nera con lapis bianco. Io però, per conseguire lo stesso vantaggio di avere immagini assai chiare ottenendo tuttavia disegni diretti sulla carta bianca, mi son servito della carta copiativa nera, calcando l'immagine a mezzo di una punta molto acuminata, la quale lasciando una traccia assai netta anche sulla carta copiativa, mi dava tratti sottili e nozione esatta delle parti già eseguite del disegno. La carta copiativa deve essere ben distesa ed assicurata sul foglio su cui dovrà ottenersi il disegno.

4. L'uovo, la maturazione e la fecondazione.

Le uova che si rinvencono in ciascun segmento di una femmina sessualmente matura sono spesso in numero assai notevole (non di rado 30 e più) e ne riempiono lateralmente e dorsalmente tutta la cavità, comprimendosi l'uno con l'altro. Ciò determina delle alterazioni di forma per cui l'uovo tratto dal corpo o appena deposto non è sferico nè ovoide, ma si presenta compresso su uno o due lati, ed invaginato in modo da acquistare una forma irregolare (Tav. 3 Fig. 1). Esso conserva questo aspetto se non interviene il processo fecondativo. Ma appena le uova sono state fecondate, il che avviene in pochi minuti, divengono esattamente sferiche.

In tali condizioni le uova hanno 80 o 90 μ di diametro. Il vitello è quasi del tutto opaco e permette con difficoltà di scorgere la vescicola germinativa, ma in sezioni ben riuscite è agevole vedere come questa sia notevolmente grande, trasparente e presenti nel suo interno una grossa macola germinativa provvista a sua volta di granulazioni interne di varia grandezza. Pochi granuli di forma sferulare si accompagnano al nucleolo sparsi lascamente in una sostanza nucleare omogenea, meno colorabile dello stesso vitello (Fig. 4). Quest'ultimo è formato da piccole sferule bianchicce, fittamente riunite fra loro. Una zona più trasparente circonda la vescicola germinativa; in essa ho potuto discernere un corpicciuolo intensamente colorabile (*es*) pur esso sferico, che credo sia il centro-

soma. Fra le sferule di vitello è intercalata una sostanza contenente granuli più sottili; non vi si vedono le goccioline oleose che sono state descritte in altri anellidi. Essendo il vitello formativo frammentato al nutritivo, e più addensato solo intorno al nucleo, è difficile stabilire l'orientazione dell'ovo prima che sia intervenuto il processo di maturazione.

Le uova estratte dalla cavità del corpo, ed isolate, in modo che non possa avvenire il processo di fecondazione, compiono immediatamente la emissione dei corpuscoli polari, conservando la forma che avevano entro il celoma. Appare alla superficie un primo corpuscolo abbastanza voluminoso (Fig. 1) a cui, di lì a dieci o quindici minuti, ne succede un altro notevolmente più piccolo. Prima che questo sia comparso e si sia ben delineato, il primo si è intanto diviso in due parti disuguali (Fig. 2 e 3). La sostanza cromatica contenuta nei corpuscoli è visibile anche sul vivo per trasparenza, sotto forma di granulazioni più rifrangenti. Come risultato del processo si hanno al polo animale dell'ovo tre corpuscoli polari di grandezza differente, fra cui il più piccolo è uno di quelli risultati dalla divisione del primo globulo polare; ed il più grande è l'ultimo corpuscolo emesso. Nelle Figure 1 a 3 sono rappresentate dal vivo le tre fasi della maturazione. I globuli polari venuti alla superficie dell'ovo divengono in seguito più voluminosi, conservando i rapporti di dimensione, ed i granuli cromatici si raccolgono in sferule più grandi che si rinvengono in numero di una sola o di due durante le ulteriori fasi di sviluppo dell'embrione. Il diametro definitivo che raggiungono è $\frac{1}{8}$ di quello dell'intera cellula, pel più grande dei tre, $\frac{1}{10}$ pel secondo, $\frac{1}{20}$ pel più piccolo (come nelle Fig. 7 a 12); quest'ultimo però non si rinviene sempre, e non mi è riuscito di avvertire nel suo interno la presenza di sostanza cromatica.

Le cose avvengono un po' diversamente quando lo spermatozoo penetra nell'ovo prima che esso sia maturo. Quando infatti si mettono le uova estratte dalla cavità del corpo immediatamente a contatto con un abbondante numero di spermatozoi, il primo solco di segmentazione appare assai prima che sia trascorso il tempo che è necessario per la emissione del primo corpuscolo polare in condizioni normali, e due globuli appaiono alla superficie appena è avvenuta la prima segmentazione, proprio sul punto di divisione fra i due primi blastomeri, in corrispondenza del polo animale. Nei tagli, di cui uno è disegnato nella Fig. 5, ho osservato che durante

la formazione del primo fuso di segmentazione i due corpuscoli, o per lo meno il materiale cromatico di essi, si trova entro il vitello dell' uovo, non più sotto forma di granulazioni, come si trova nei corpuscoli polari appena emessi, ma in isferule, come nei corpuscoli polari stessi alquanto tempo dopo la loro formazione. Da tali osservazioni sono indotto a concludere che quando lo spermatozoo penetra nell' uovo prima che sia avvenuto il processo di maturazione di esso, il processo stesso viene a modificarsi nel senso che il pronucleo femminile non si porta alla superficie dell' uovo per dividere il suo contenuto cromatico formandovi i globuli polari, ma abbandona la quantità di sostanza cromatica corrispondente ai globuli stessi restando *in situ*; questa sostanza cromatica migra poi da sè verso la periferia per venir fuori in forma di due corpuscoli polari. La loro comparsa alla superficie dell' uovo avviene ad un tempo con la divisione del nucleo di segmentazione, ossia con la prima divisione dell' uovo. La concentrazione della sostanza cromatica nei corpuscoli avviene entro l' uovo. Il risultato del processo per altro non varia, poichè dopo la emissione uno dei due globuli di solito si divide disugualmente, sicchè il numero finale di tre corpuscoli polari resta invariato.

5. Le prime fasi della segmentazione.

L' uovo fecondato, come si è detto, è quasi perfettamente sferico; esso è rivestito da una sottile membrana trasparente. Il nucleo di segmentazione si trova al centro, ed a causa della semiopacità del deutoplasma è visibile sul vivo come una zona più trasparente solo quando l' uovo è leggermente compresso. L' orientazione è tuttavia possibile poichè i corpuscoli polari segnano il polo animale.

Il primo fuso di segmentazione si forma assai presto: messe le uova in presenza di un notevole numero di spermatozoi, mezz' ora dopo già il 75% di esse sono divise in due blastomeri mercè un solco posto in un piano passante per l' asse verticale; i due blastomeri che ne risultano sono perciò uguali; lievi differenze però non di rado si riscontrano nella grandezza di essi, le quali forse non vanno considerate come casi normali. Il fuso di segmentazione assai voluminoso si trova nel piano equatoriale.

In buone sezioni di uova durante la prima segmentazione è

possibile distinguere alla fase di diaster due gruppi di sei cromosomi ciascuno; i cromosomi hanno forma di ansa con decorso lievemente ondulato, e le sei anse si trovano con la curvatura rivolta verso il centro dell' aster. La Fig. 5 rappresenta uno di questi tagli, o, meglio, la combinazione di due o tre tagli consecutivi; in essa si vedono i corpuscoli polari non peranco emessi (*cp*).

Dopo circa un' ora di riposo i nuclei dei due primi blastomeri iniziano nuovamente il processo di mitosi, e si dividono quasi ad un tempo, con solco di segmentazione posto in un piano perpendicolare al primo, in modo che i due nuovi fusi giacciono anch' essi nel piano equatoriale, ma si producono secondo direzioni perpendicolari a quella precedente. Essi sono paralleli fra loro ed al 1° piano di segmentazione. Anche qui ho potuto contare nella piastra equatoriale di ciascuna delle due figure di mitosi il numero di sei cromosomi (Fig. 6) simili a quelli del diaster della fase antecedente (Fig. 5). Si perviene per tal modo ad uno stadio a quattro blastomeri pressochè uguali; una lieve differenza di grandezza mi è occorso di vedere assai spesso fra i due blastomeri prodottisi in ciascuna di queste due divisioni; le differenze si verificano in senso inverso in modo che l' uovo in questo stadio visto dal polo animale mostra spesso (indicando con lettere consuete pel primo quartetto):

$$AC < BD, \text{ dove } A = C \text{ e } B = D$$

il che può essere altrimenti enunciato dicendo che quando vi è evidente differenza di dimensioni nel primo quartetto i quattro blastomeri sono sempre uguali a due a due secondo le diagonali (Fig. 8).

Dopo un' altra ora di riposo si inizia la terza segmentazione che è compiuta in mezz' ora. Essa ha luogo secondo un piano di divisione perpendicolare ai due precedenti (equatoriale rispetto all' uovo) e porta alla formazione di un secondo quartetto (quartetto superiore o di ectomeri), inclinato sul primo, per chi guardi l' uovo dal polo animale, nel senso delle lancette dell' orologio (direzione dessiotropica sec. LILLIE, od obliqua a sinistra sec. MEAD).

Il quartetto superiore è fatto da blastomeri quasi uguali a quelli del quartetto basale (Fig. 9). È notevole però che le differenze di dimensioni che si notano spesso nella seconda segmentazione persistono dopo la terza, nel senso che *A* e *C* danno *1a* e *1c* un po' più piccoli, mentre *B* e *D* danno *1b* e *1d*, un po' più grandi; ne risulta che guardando il gruppo delle 8 cellule da uno dei lati

$$A = 1d \text{ e } D = 1a, \text{ dove } A < 1a \text{ e } D > 1d;$$

persiste quindi, anche se si guarda il gruppo lateralmente, il carattere della uguaglianza dei blastomeri secondo le diagonali. La rotazione dessiotropica del 2° sul primo quartetto è più evidente quando il processo di cariocinesi si è compiuto in tutte e quattro le cellule; allora guardando il gruppo dal polo animale si vedono chiaramente i contorni delle cellule del 1° quartetto sporgenti nei punti d'incontro delle cellule del secondo, come è rappresentato nella Fig. 10.

Al compiersi di questa fase è già possibile di discernere una piccola cavità di segmentazione limitata in basso dal punto ove convergono le cellule del quartetto basale, e protraentesi in alto in un piccolo spazio lasciato libero fra gli ectomeri. Le cellule del quartetto superiore non mostrano una notevole differenza pel loro contenuto da quelle del quartetto inferiore, per modo che in questo stadio, quando non si rinvergono con facilità i corpuseoli polari, è difficile la orientazione, a causa della somiglianza che hanno per colore e per dimensioni reciproche le cellule dei due quartetti.

Fino al compimento della quinta ora non si hanno di solito nuove segmentazioni. All'inizio della sesta comincia la divisione del quartetto superiore, con rotazione obliqua a destra (leiotropica).

Si ha così uno stadio a 12 cellule, fra cui si distinguono assai chiaramente un emisfero inferiore di 4 blastomeri fatto dalle quattro cellule originarie del 1° quartetto, ed uno superiore di due ordini di 4 cellule ciascuno ($1a^1, 1b^1, 1c^1, 1d^1$ e $1a^2, 1b^2, 1c^2$ e $1d^2$).

La cavità di segmentazione è in questa fase notevolmente accresciuta. Quasi nello stesso tempo le quattro cellule dell'emisfero inferiore danno quattro altri blastomeri, anche questi in senso obliquo a destra (Fig. 13, $2a, 2b, 2c, 2d$). Si passa così ad uno stadio a 16 cellule; quelle prodottesi in questa ultima segmentazione e quelle dell'emisfero superiore sono quasi tutte delle stesse dimensioni, ma le quattro basali restano alquanto più grosse anche nelle fasi successive (Fig. 14) in cui avvengono nuove produzioni di blastomeri dell'emisfero superiore; esse sono assai ben distinte anche per la maggiore opacità del loro vitello. La cavità di segmentazione frattanto coll'accrecersi del numero delle cellule nell'emisfero superiore va diventando sempre più ampia e distinta (Fig. 14 e 15).

Per mancanza di tempo e di materiale non son riuscito a seguire passo per passo la segmentazione oltre lo stadio a 16 cellule. Tuttavia fra i numerosi preparati ho rinvenuto varii stadii di quelli che precedono la formazione dell'embrione nuotante, e fra gli altri costantemente uno di 28 cellule, che ho disegnato nella Fig. 14, ed uno di 48 (Fig. 15).

In questo stadio che è tuttora avvolto dalla membrana vitellina, già si mostra l' accenno di una infossatura posta non nella parte più bassa della larva, ma leggermente spostata verso un lato, che nel prosieguo dello sviluppo si rivela per il lato ventrale. Tuttavia la comparsa di questa infossatura non è costante allo stadio di 48 blastomeri, non di rado appare più tardi, nell'embrione già libero dalla membrana e ciliato.

Anomalie. Quanto è stato detto innanzi sui primi stadii della segmentazione vale pel maggior numero dei casi da me riscontrati, ritengo quindi debba considerarsi come l'andamento normale della segmentazione.

Spesso però accade che uova fecondate si comportano assai diversamente tanto rispetto al tempo quanto rispetto al modo in cui avviene la segmentazione; io considero questi casi come pure anomalie.

Riguardo al tempo le cose si succedono esattamente nella maniera da me indicata a 15° circa di temperatura, in abbondante quantità di acqua. Tutte le volte però che volli assistere alla segmentazione tenendo le uova in piccole quantità di acqua sotto il microscopio (una o due gocce in vetrino incavato) il processo veniva notevolmente rallentato, fino a non poter ottenere lo stadio a 16 cellule se non otto o nove ore dopo che si era delineato il primo solco di segmentazione.

Le variazioni riguardanti il modo di segmentazione, che si producevano anche assai facilmente nello spazio ridotto del cavo del vetrino portaoggetti, riguardavano specialmente alterazioni nella successione delle fasi di divisione, per cui spesso alcuni blastomeri tardavano a dividersi, e si avevano precocemente gruppi di cellule dove avrebbe dovuto trovarsi una cellula sola. Un altro fatto che spesso si produceva in rapporto con l'ambiente e con la quantità di acqua era il distacco dei blastomeri risultanti dalle prime segmentazioni; questo fenomeno spesso incominciava con una semplice esagerazione del primo solco, continuava col delinearsi di uno spazio quadrangolare (specie di cavità di segmentazione precoce) nella

seconda divisione, fra le quattro prime cellule, e terminava col distacco e la dispersione dei blastomeri, isolati od in gruppi incompleti che continuavano a dividersi ancora alcune volte e poi degeneravano. Altre alterazioni si rivelavano con la esagerazione nelle differenze di volume dei blastomeri, anomalia che è in relazione con l'altra della mancata o ritardata divisione di alcuni di essi.

Le anomalie in generale possono quindi considerarsi come esagerazioni del processo, sia nel senso positivo che negativo: esse si compendiano in rallentamenti ed acceleramenti, nonché in variazioni riguardanti la entità delle segmentazioni (segmentazioni più profonde, più disuguali, determinazione precoce e fuori misura della cavità di segmentazione). Ora se noi consideriamo che queste anomalie si producono più facilmente in ambiente ridotto, dobbiamo concludere che esse sono effetto della minore pressione del liquido circostante e dell'aumento di salsedine per la evaporazione resa assai significativa sulla piccola quantità del liquido stesso. La prima causa può influire a mio avviso sul distacco dei blastomeri, la seconda, forse, sulle altre anomalie. Mi propongo tuttavia di ritornare sull'argomento con opportuni studi sperimentali fatti in ambienti acconciamente preparati.

6. Evoluzione dell'embrione nuotante e formazione della larva.

L'embrione perde la membrana involgente ed acquista assai precocemente le ciglia nelle cellule del prototroco primario; non di rado mi è occorso di trovare embrioni sospesi nell'acqua, o muoventisi sul fondo del recipiente in cui erano le uova, appena dieci o undici ore dopo la fecondazione; il loro corpo non contava più di 32 o 40 cellule, e la cavità di segmentazione era ancora alquanto ristretta. Essi, divenuti liberi, hanno forma sferica e movimenti assai lenti, ridotti a spostamenti in senso spirale sul fondo o poco sollevati nel liquido della bacinella. La corona ciliata equatoriale non presenta interruzioni, ma circonda l'intera sfera a livello della sua massima larghezza. Nella larva appena libera è visibile soltanto questa corona, ma più tardi delle ciglia si notano anche nel punto più alto della sfera (polo animale, Fig. 16 *ca*), ciglia dapprima brevi, che poi, nel proseguimento dello sviluppo, assumono una notevole lunghezza (Fig. 26—28).

Nell'embrione nuotante avviene di solito il processo di gastrulazione. Come ho accennato, in taluni casi mi è accaduto di

vedere assai presto un accenno di blastoporo, ma di solito questo non si determina se non quando l'embrione ha raggiunto un numero assai notevole di cellule (80 a 100). Una piccola invaginazione o fossetta apparsa ventralmente, un po' più su del polo vegetativo (Fig. 19 e 24 *bp*) e lo spostarsi in alto e l'allargarsi, diventando più bassa della cavità di segmentazione è tutto quanto può fare avvertire a prima vista all'esterno l'iniziarsi del processo. In tagli ben riusciti (di cui alcuni sono rappresentati nelle Figure 17—20) ho potuto osservare come le cellule più grandi ed opache che si trovano al polo vegetativo, originatesi dalla lenta divisione dei blastomeri dell'emisfero inferiore, si allungano verso la cavità di segmentazione e poi si moltiplicano per andare a formare la massa endodermica (Fig. 19 e 20 *ent*). Due di queste cellule, facienti parte dello stesso emisfero, ma alquanto più trasparenti, si dividono ad un tempo con mitosi in senso laterale rispetto alla larva, ed in direzione della cavità di segmentazione ai lati della massa endodermica (Fig. 19 *ms*): sono le iniziali mesodermiche, le quali a lor volta moltiplicandosi vanno a formare le strisce mesodermiche.

Queste strisce sono assai ben visibili in uno stadio notevolmente avanzato nello sviluppo dell'embrione nuotante, fra endoderma ed ectoderma (Fig. 20 *ms*), quando la massa endodermica è costituita già da un grandissimo numero di cellule.

La fossetta che è stata indicata nelle figure col nome di blastoporo in realtà sta a rappresentare ad un tempo il blastoporo e la cavità enterica primitiva. Essa scompare presto, appena le cellule invaginate incominciano a suddividersi: la cavità enterica secondaria si forma solo assai tardi, per riassorbimento delle cellule centrali della massa endodermica.

Appena la massa endodermica ha assunto notevoli proporzioni, quando cioè l'embrione nuotante ha raggiunto trentacinque o quaranta ore di età, insieme col lento allungamento del corpo, incomincia il cambiamento di colore, dandosi così inizio alla formazione della larva.

Nelle dieci ore successive dal colore bianco lattiginoso l'embrione nuotante passa prima ad un colore giallastro, pel differenziarsi in questo senso della massa enterica, e poi al color verde, che si ha per la comparsa di granuli di questo colore in cellule sparse in tutti i punti del corpo (Fig. 20 *cv*) e specialmente nelle ectodermiche dell'emisfero anteriore e, in seguito, nelle cellule della massa enterica. Il contenuto verde conserva il suo colore anche attraverso

le manipolazioni necessarie per ottenere i tagli. Il protoplasma delle cellule verdi è ripieno di sferule di questo colore. La grande abbondanza che se ne rinviene nella massa endodermica e nei punti dell' ectoderma da questa più distanti, la persistenza di questo colore nelle cellule della parete intestinale, anche nell' adulto, la sua comparsa nelle cellule ectodermiche quando la larva non vive più delle riserve nutritive dell' uovo, son tutti fatti i quali inducono a supporre che queste cellule verdi col loro contenuto rappresentino delle riserve nutritive, le quali si vanno esaurendo coll' accrescersi della larva. Resta solo a spiegare perchè esse non si raccolgano come di consueto per le riserve nutritive colorate originatesi dal vitello nutritivo) soltanto nell' intestino primitivo, ed è anche strano che possano trovarsi ripiene di queste sostanze le cellule ectodermiche, che di solito si mostrano prive di deutoplasma. Nel caso del *Saccocirrus* però va tenuto presente il fatto, da me notato fin dalla descrizione dei primi stadii della segmentazione, della poca o nessuna differenza di aspetto, e quindi della natura del contenuto, fra le cellule del 2° quartetto (che è quello destinato a dare con le sue successive segmentazioni l' ectoderma) e quelle del 1° che daranno in massima parte l' endoderma (il mesoderma si origina anche da cellule discendenti dal 1° quartetto, ma che si mostrano a tutta prima più trasparenti e quindi sprovviste di deutoplasma, come è detto innanzi).

Nell' embrione nuotante non mi è riuscito di scorgere ciglia vibratili se non nella zona equatoriale ed all' apice.

Non vi ho veduto traccia alcuna delle ciglia nella parte basale, e la corona ciliare posteriore (paratroco) si determina solo più tardi nella larva quando è già formato lo stomodeo e stanno per comparire le macole oculari.

7. Vicende dei corpuscoli polari.

È stato già esposto a pag. 50 il processo di maturazione dell' uovo del *Saccocirrus*, ed è stata descritta la emissione dei corpuscoli polari nel duplice caso della penetrazione precoce dello spermatozoo nell'ovocellula (prima cioè che la maturazione abbia potuto aver luogo), e nel caso normale della penetrazione nell' uovo già maturo: si è visto come il risultato finale nell' un caso e nell' altro sia quello di aversi al polo animale tre sferule di diversa grandezza, fra cui le due più grandi notevolmente voluminose, con

la sostanza cromatica raccolta da prima in vari granuli, poi in una sola massa ed in ultimo nuovamente divisa in due corpicciuoli per ciascuna della due sferule più grandi.

La più piccola di queste sferule, staccatasi da quella di grandezza media, non contiene sostanza cromatica, a quanto mi è riuscito di constatare sia in preparati *in toto* che in sezioni; essa del resto non è di formazione costante, potendo talvolta mancare la divisione del primo corpuscolo dopo la emissione.

La notevole grandezza dei corpuscoli polari, a cui si è fatto cenno innanzi, permette di seguirne con una certa facilità le vicende durante lo sviluppo dell'embrione.

Mentre si succedono le prime fasi della segmentazione dell'uovo i corpuscoli restano al polo animale, leggermente spostati verso la parte ventrale, in fila ed in ordine decrescente di grandezza. Essi conservano tale posizione fino a che il numero dei blastomeri si è accresciuto notevolmente. Nella fase di 48 cellule essi non si vedono più alla superficie dell'embrione. Tale osservazione mi avrebbe fatto concludere per la loro degenerazione precoce, se nei tagli di embrioni giunti sul punto di iniziare il processo di gastrulazione non mi fosse occorso di notare nella cavità di segmentazione due cellule libere, assolutamente indipendenti da quelle della parete, e della massa endodermica in formazione, le quali per le loro dimensioni, in rapporto coll'intero embrione, per la loro configurazione esterna, e pel modo come vi si presentava raccolta in due piccoli masse la cromatina interna, mi diedero fondati sospetti che potessero essere i corpuscoli polari.

Poichè disponevo di un discreto materiale di tagli di embrioni in gastrulazione e di nova in stadii avanzati di segmentazione preparate *in toto*, mi misi ad osservare diligentemente gli uni e le altre, per poter vedere le varie fasi della penetrazione. La ricerca non fu vana poichè non tardai a distinguere in un uovo giunto al numero di 48 blastomeri due sferule già penetrate nello spessore della parete, fra cellula e cellula (Fig. 14), cosa che potei ancora confermare con l'osservazione dei tagli, in cui mi riuscì di vedere i corpuscoli polari l'uno dietro l'altro appena penetrati, in prossimità di un punto dove la parete della blastula si mostrava più sottile, e la cavità di segmentazione slargata a formare un diverticolo (Fig. 18 *ep*).

Questa osservazione rese più chiari altri fatti che avevo osservato nel proseguimento dello sviluppo. Io avevo infatti notato come

nelle piccole larve in cui il blastoporo è già chiaro e la massa enterica è già voluminosa e di color verde opaco, si notavano costantemente in alto, nella cavità del corpo, due sferule di color gialliccio e trasparenti, le quali, da prima ravvicinate, si allontanavano poi per disporsi ai lati (Fig. 25 e 26 *ep*). Dal loro aspetto complessivo, poichè esse si dimostravano quali due vere cellule, io credetti di poterle interpretare come le iniziali mesodermiche, quantunque allo stadio in cui esse si rinvenivano non fosse verosimile che il mesoderma dovesse essere ancora rappresentato da due sole cellule. Tuttavia in una nota preliminare, in cui fra l'altro io mi occupavo del presente argomento¹, diedi loro in una figura appunto questo valore, pur non facendone parola nel testo.

Non potendo supporre che nelle larve esistessero ancora i globuli polari, si era facilmente indotti in tale errore, specialmente considerando che queste cellule erano più grandi delle altre cellule del corpo e delle stesse endodermiche: cosa oramai spiegabile se si pensa che queste avevano subito numerose divisioni, mentre i corpuscoli polari conservavano ancora la grandezza iniziale.

Mettendo quindi in rapporto tutte le osservazioni fatte sui corpuscoli polari potetti accertarne la penetrazione nella cavità di segmentazione e la loro persistenza nella cavità del corpo anche durante lo sviluppo larvale. Il loro decorso è illustrato nelle Figure 16 a 20 e 24 e seg. Nelle Fig. 7—11 si vede la loro posizione rispetto all'ovo in segmentazione durante le prime fasi dello sviluppo. Nella Fig. 14 essi sono sul punto di attraversare la parete della blastula, nella Fig. 16, che rappresenta un embrione nuotante visto dal lato dorsale, essi sono già pervenuti nella cavità; col crescere della massa enterica essi si portano nella parte più alta della cavità del corpo, prima riuniti come nella Fig. 25, poi disgiunti come nella Fig. 26; il taglio di una larva in questo stesso stadio è rappresentato nella Fig. 20 che è la più dimostrativa, perchè permette di riconoscere dal contenuto cromatico i corpuscoli, e dimostra come essi anche in uno stadio relativamente avanzato dello sviluppo non abbiano alcun rapporto con le cellule endo- ed ectodermiche circostanti.

Accertato il fatto della penetrazione dei corpuscoli, sarebbe certo del massimo interesse di poter definire il loro ultimo destino, e l'importanza che essi possono avere in seguito. Le mie osservazioni

¹ Sullo sviluppo del *Protodrilus* e del *Saccocirrus*. in: Mitth. Z. Stat. Neapel 17. Bd. 1906 pag. 521.

hanno dimostrato che, trascorso lo stadio dello sviluppo in cui hanno preso l' accennata posizione nella cavità di segmentazione (forse perchè spinte in alto dal propagarsi in essa della massa endodermica), esse non sono più così evidenti, ed in appresso nella cavità stessa invece che un solo paio di cellule se ne rinvencono varie più piccole (Fig. 21, 27 e 29); ma ciò quando il mesoderma, propagatosi in avanti dalle strisce iniziali, è già diviso nei due foglietti (Fig. 21). È verosimile che i globuli polari si dividano in più parti e che queste vengano in seguito eliminate dal celoma insieme coi prodotti di disassimilazione, quando i ricambi nella larva si sono fatti più attivi pel fatto che, esauritosi il vitello nutritivo contenuto nelle cellule dell' ectoderma e dell' endoderma, la larva deve procurarsi dallo esterno l' alimento.

8. Evoluzione della larva.

Per comodo di descrizione ho creduto di distinguere in due periodi lo sviluppo dal momento in che l' embrione diventa libero fino al punto in cui ho potuto seguirne l' evoluzione. Questi due periodi corrispondono a due aspetti totalmente diversi che esso assume successivamente: chiamo embrione nuotante l' embrione dal momento in cui, acquistando le ciglia e liberandosi dalla membrana, si mette a nuotare liberamente, a quello in cui, distintasi la massa endodermica dall' ectoderma ed iniziata la formazione del mesoderma, incomincia il differenziamento organico; tale periodo in questo caso termina con l' apparire della colorazione verde in diverse parti del corpo, con la formazione cioè di ciò che io chiamo la larva.

Il primo processo, che è stato descritto nel capitolo 5, come si è visto, dura circa due giorni. La larva appena formata misura 100 μ circa di lunghezza per 90 di larghezza; il suo corpo è lievemente assottigliato nella parte posteriore. La zona equatoriale è fatta da ciglia notevolmente più lunghe di quelle dello embrione appena libero, esse misurano da 25 a 30 μ ; all' apice le ciglia sono ancora sparse e rade, ma si sono alquanto accresciute raggiungendo i 45 μ di lunghezza (Fig. 25 *ca*). In questa forma incomincia a delinearsi, in posizione postero-ventrale, sotto la zona ciliata, una piccola infossatura, che è l' accenno dello stomodeo. A questo punto i due corpuscoli polari si trovano ancora nella parte più alta della cavità di segmentazione. Nella Fig. 26 è rappresentata la larva verso la fine del terzo giorno; oltre allo allontanamento delle sfere

polari fra loro, si nota come le ciglia apicali abbiano raggiunto un notevole sviluppo, specialmente quelle mediane che sono diventate lunghe circa 80 o 90 μ .

La Fig. 27 riproduce l' esatta immagine della larva nel 4° giorno d' età. In questa forma è apparsa una corona di ciglia nella parte ove essa si va assottigliando (*paratroco, pa*) e ciglia ancora all'estremo posteriore rivolte in basso; sul finire del quarto giorno ed al cominciare del quinto l' infossatura boccale è divenuta più profonda ed ai lati è limitata da due prominenze che le danno un aspetto triangolare, il quale si accentua ancora di più per una piccola sporgenza che si va determinando in seguito sul margine inferiore, e che si insinua fra le due prominenze laterali, dando alla bocca stessa la forma di un V capovolto (Fig. 27 e 28 *b*).

Fra il quarto ed il quinto giorno compaiono anche le macchie oculari: in posizione latero-anteriore due cellule ectodermiche prive di colorazione verde, mostrano nel loro interno alcuni granuli di un colore giallo aranciato; entro il quinto giorno questi granuli si fanno più numerosi ed acquistano una colorazione più cupa, tendente al giallo mattone. La parte superficiale della cellula pigmentata resta incolore e trasparente. Le due macchie oculari appaiono sempre nello stesso tempo e in punti determinati; tuttavia mi è occorso talora di notare l'apparizione di una macchia oculare in altro punto del corpo, a spese di un' altra cellula ectodermica della parte dorsale, più in dietro delle macchie normali; io considero però questo caso come una semplice anomalia. Con l' apparire delle macchie oculari si nota al di sopra della corona ciliata codale una strozzatura molto evidente da prima nell' intestino, seguita poi da una corrispondente solcatura della parete del corpo. A questo punto l' endoderma non è più una massa compatta, come allo stadio disegnato nella Fig. 20, ma le sue cellule interne disgregandosi hanno costituito una cavità enterica in cui si trova una parte del contenuto vitellino verde delle cellule che si vanno dissolvendo, mentre le cellule più esterne formano una solida parete a più strati di cellule ancora ripiene del vitello verde: gli strati più interni però vanno sempre riducendosi, ed in una larva più sviluppata, quale quella che in un taglio è rappresentata nelle Figure 21 e 22, la parete intestinale è fatta da un unico strato di cellule, ed al disotto di esso si nota ancora un residuo del vitello delle cellule scomparse. Le ciglia apicali più lunghe sono sparite.

Nel settimo giorno di età la larva acquista nuovi interessanti

caratteri (Fig. 30, 31). Le ciglia del ciuffo apicale vanno scomparendo, ed anche le più corte si riducono prima a poche e rade, ed in fine scompaiono del tutto, mentre allo stesso tempo appaiono due ciuffetti di ciglia immobili, al di sopra delle macchie oculari (Fig. 31 *co*). Nell'intestino si va accennando una seconda strozzatura fra la prima e la parte più anteriore di esso, la quale parte anteriore si protrae ai lati del corpo in due lobi (*tle*) e rimane con la porzione posta fra i lobi stessi quasi a contatto con l'invaginatura ectodermica boccale, che diviene sempre più profonda diventando un vero stomodeo. La bocca intanto con l'accrescersi della larva non si trova più dietro la corona equatoriale di ciglia, ma fra le ciglia stesse ed in seguito innanzi ad esse; ciò dipende evidentemente dal lento allungarsi del corpo nella parte posteriore.

Nella zona che intercede fra le due corone ciliate nella faccia ventrale della larva, appare un'altra ciliatura, la quale sembra staccarsi dalla corona equatoriale e procedere verso l'estremo posteriore; le ciglia vibratili più vicine a quella zona infatti rallentano dapprima i loro movimenti, aumentando in lunghezza, e vanno a formare una nuova serie quasi immobile di ciglia più rade e lunghe, fra cui alcune lunghissime (Fig. 30 *ps'*); i movimenti di queste ciglia assai lunghe sono ondulatorii e lenti, a guisa di remi. Alla fine del 7° giorno questa serie di ciglia ventrali è assai ben distinta, essa si trova in posizione corrispondente alla 2^a strozzatura prodottasi nell'intestino.

Nell'ottavo giorno la larva continua il lieve allungamento del suo corpo, la detta serie di ciglia si trova alquanto più indietro, ed alla stessa maniera se ne è staccata dalla zona equatoriale un'altra serie, mentre quelle della prima serie si vanno agglutinando in sei gruppi ventrali che nel loro aspetto complessivo hanno tutta l'apparenza di vere e grosse setole a margine seghettato (Fig. 23 *ps'*, Fig. 32 *ps'*). E tali io le credetti fino a che non ne ebbi accertata l'origine e non mi fui accorto che con la pressione e con le manipolazioni necessarie per fare i tagli quei gruppi si risolvono nei loro elementi costitutivi. Ciò appare chiaramente nei tagli (Fig. 21 e 22 *ps'*), nei quali si vede ancora che essi non sono in corrispondenza di sacchi setigeri, come quelli che generano le vere setole dei chetopodi, ma solo di cellule a nucleo più grande e trasparente, come si rinvencono negli altri punti ove vi sono semplici ciliature. Alcune ciglia non si riuniscono nei gruppi e rimangono libere. A questi gruppi di ciglia agglutinate ho dato il nome di pseudosetole.

Uguale processo subiscono le ciglia della 2^a serie (ps''). Per modo che in una larva di dieci o dodici giorni si possono vedere chiaramente, nelle parti latero-ventrali, quattro gruppi di tre pseudo-setole ciascuno, due più innanzi, che sono quelli di più recente formazione, e due più indietro (Fig. 34 ps'' e ps').

Le altre caratteristiche acquistate dalla larva in questo ulteriore suo sviluppo appaiono chiaramente dall'esame delle ultime Figure della Tav. 4 e dalle Figure 21 e 22 che rappresentano dei tagli di larve notevolmente evolute. La seconda serie di pseudosetole segna la formazione di un nuovo segmento, per modo che la parte che si trova dietro la corona viene a trovarsi formata da tre segmenti: il seg. pigidiale determinato dal prototroco, e i due determinati dalle due serie di pseudosetole.

Vedremo in seguito quale valore si debba assegnare a questi primi segmenti larvali, i quali come tali vengono rivelati anche dalle corrispondenti strozzature dell'intestino e della parete del corpo. Anche la parte che sta innanzi alla corona ciliata anteriore accenna in queste ultime forme larvali da me osservate a dividersi in due segmenti, un prostomio ed un segmento boccale, divisi a lor volta da una lieve strozzatura esterna. L'intestino mostra sempre ben delineati i due lobi laterali (*tle*); esso non è ancora in rapporto con lo stomodeo. Nella sua parte posteriore esso è quasi in contatto con la parete del segmento pigidiale, e di là a poco, insieme con i rapporti anteriori fra esso e lo stomodeo, si determinerà, per riassorbimento del punto di contatto, l'apertura anale. La larva in cui avviene ciò non differisce negli altri caratteri da quella segnata nella Fig. 34.

Nei tagli è possibile vedere il grande sviluppo che ha preso intanto il mesoderma, il quale si trova diviso in due foglietti che lasciano fra loro un piccolo spazio celomatico, più vasto nella regione preorale (Fig. 21 e 25).

Nelle mie culture di larve sia in acqua pura, che in acqua con sabbia, riproducete nel miglior modo possibile l'ambiente naturale in cui vivono gli adulti, non mi è riuscito di ottenere larve più evolute di queste. Può darsi che esse, come avviene in altri anellidi, migrino in altre regioni, in strati più profondi o più superficiali delle acque. Le più accurate ricerche nel plancton raccolto in diverse località sono rimaste infruttuose da prima, e sono state poi rese impossibili per la caduta delle ceneri vesuviane, in seguito alla recente eruzione, le quali hanno portato lo scompiglio fra i

minuscoli animalletti pelagici di superficie, non meno che in quelli della profondità.

9. Note, considerazioni e confronti.

Quantunque le conoscenze sull'anatomia del *Saccocirrus* siano abbastanza progredite, specialmente per opera delle recenti osservazioni del GOODRICH¹, è lecito dire che nulla fino ad ora fu osservato intorno allo sviluppo di questo interessante anellide, potendosi anche non contare le poche ed inesatte notizie date nel 1881 da REPIACHOFF² in una breve nota sul *Polygordius (Protodrilus) flavocapitatus* e sul *Saccocirrus*. Dissi già in una nota preliminare³ delle inesattezze esposte da questo autore sullo sviluppo del *Protodrilus*; a proposito del *Saccocirrus* egli scrive che crede di aver visto le cellule iniziali mesodermiche nella cavità di segmentazione, e, in nota, che la larva nuotante dopo la invaginazione ha una sola zona di ciglia a cui più tardi se ne aggiungono altre due; finisce col dichiarare di aver fatto osservazioni sull'ulteriore sviluppo del *Saccocirrus*, ma di non voler riferire su di esse non essendogli chiaro il valore di alcune forme larvali, a causa delle frequenti anomalie. Come risulta dalle mie osservazioni, le sole due notizie date dal REPIACHOFF non corrispondono alla realtà, poichè le cellule iniziali mesodermiche non si trovano nella cavità di segmentazione, la larva d'altra parte anche prima del processo di gastrulazione ha la zona ciliata, e una larva con tre zone ciliate non esiste addirittura.

Data l'importanza che ha assunto questo anellide, che viene ora da molti considerato come una forma intermedia fra i policheti e gli archianellidi (*Protochaeta* sec. GROBBEN) la conoscenza del suo sviluppo e specialmente delle particolarità riguardanti la larva hanno molto interesse anche dal punto di vista filogenetico.

I primi stadii della segmentazione, quali sono stati da me seguiti, sembrano segnare una eccezione al ritmo osservato già da vari autori come costante nelle uova a segmentazione totale

¹ GOODRICH, E., On the structure and affinities of *Saccocirrus*. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 44 pag. 413.

² REPIACHOFF, W., Zur Entwicklungsgeschichte des *Polygordius flavocapitatus*: Uljan. und *Saccocirrus papilloecerus* Bobr. in: Z. Anz. 4. Bd. 1881 pag. 518.

³ PIERANTONI, U., Sullo sviluppo del *Protodrilus* e del *Saccocirrus*. in: Mitth. Z. Stat. Neapel 17. Bd. 1906 pag. 515.

di Anellidi e di altri animali, poichè qui verrebbe ad essere alquanto ritardata la segmentazione del quartetto basale corrispondente alla quarta divisione, mentre sarebbe anticipata la divisione che porta alla formazione del 2° quartetto di ectomeri. Ma questa alterazione del ritmo non può essere invocata come una caratteristica importante dello sviluppo del *Saccocirrus*, se si pensa che la successione delle segmentazioni può venire facilmente alterata da speciali condizioni di ambiente, e che, da altra parte, il risultato finale, lo stadio a 16 blastomeri, non viene per questo alterato. Il capitolo sulle anomalie (v. p. 55) dimostra appunto la facilità con cui si producono le alterazioni nel senso del ritardo o della accelerazione di alcune segmentazioni, specialmente in questi primi stadii dello sviluppo.

Le fasi che si succedono durante la evoluzione dell'embrione nuotante, le quali portano alla formazione della larva, mostrano degli importanti fatti caratteristici della ontogenesi del *Saccocirrus*. È notevole la precocità con cui l'embrione passa a vita autonoma per la scomparsa della membrana dell'uovo. Questa membrana non diventa la cuticola della larva, come da qualche autore in altri anellidi è stato affermato, ma cade completamente. In preparati *in toto* è facile vederla in istato di distacco, e non è difficile anche sul vivo vedere al 2° giorno dello sviluppo embrioni non del tutto liberatisene, che nuotando con le loro ciglia semilibere trasportano ancora la membrana tutta dilacerata, aggrinzita e distaccata dal corpo.

La maniera in cui avviene il processo di gastrulazione è a sua volta degno di attenzione. Nel *Saccocirrus* non si nota il processo epibolico osservato in molti anellidi (da WISTINGHAUSEN¹ e WILSON² in *Nereis*, da EISIG³ in *Capitella* e da altri), per cui l'endoderma è formato da poche cellule le quali vengono circondate dall'ectoderma, nè il processo di vera invaginazione (embolia) descritto da HATSCHKEK⁴ in *Hydroides (Eupomastus)*, osservato da

¹ WISTINGHAUSEN, C. v., Untersuchungen über die Entwicklung von *Nereis Dumerilii*. Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Polyehüten. 1. Theil. in: Mitth. Z. Stat. Neapel 10. Bd. pag. 41.

² WILSON, E. B., The Cell-Lineage of *Nereis*, a contribution to the cytogeny of the Annelid-Body. in: Journ. Morph. Boston Vol. 6 pag. 361.

³ EISIG, H., Zur Entwicklungsgeschichte der Capitelliden. in: Mitth. Z. Stat. Neapel 13. Bd. pag. 1.

⁴ HATSCHKEK, B., Entwicklung der Trochophora von *Eupomastus uncinatus* Phil. in: Arb. Z. Inst. Wien 6. Bd. pag. 1.

MEAD¹ in *Lepidonotus* ed in altri anellidi da altri autori; in *Saccocirrus* vi è quasi una forma intermedia di gastrulazione, per cui gli entomeri proliferano all'interno della cavità di segmentazione precocemente formata, mentre gli ectomeri si moltiplicano, e la invaginazione è ridotta quasi a nulla, la cavità enterica primitiva ed il blastoporo essendo rappresentati da una lieve infossatura (Fig. 19 bp).

Quanto all'origine del mesoderma, per quello che ho potuto seguire negli stadii a mia disposizione, non pare che lo sviluppo del *Saccocirrus* si opponga a quanto fu dimostrato specialmente in questi ultimi tempi mercè accurati studii sulla embriogenia degli anellidi. Le due cellule più trasparenti che si vedono ai lati della linea mediana, durante il processo di gastrulazione, dividersi ai lati delle cellule facienti parte della massa enterica, sono le due cellule risultanti dalla divisione di un unico blastomero, come è verosimile per la posizione che quelle cellule occupano. Questa unica cellula assai probabilmente deve esser derivata dal quartetto basale.

Le strisce mesodermiche, l'una a destra e l'altra a sinistra della linea mediana, si originano (come è chiaro nella Fig. 20) dalla divisione di quelle cellule iniziali. Il mesoderma si ritrova in stadii più avanzati (Fig. 21 e 22) già diviso in uno strato viscerale, aderente all'endoderma ed uno strato parietale, aderente all'ectoderma. Anche nelle forme più sviluppate delle larve da me osservate non si nota l'accento di organi derivanti dalle cellule di questi strati.

Un interesse del tutto particolare presenta il *Saccocirrus*, nel suo sviluppo, per le notevoli proporzioni dei corpuscoli polari, i quali possono così essere seguiti nelle loro vicende. Le ricerche embriologiche su tale argomento avevano portato costantemente alla conclusione che essi oltre un certo stadio dello sviluppo andassero disfatti, non essendosene potuto trovar traccia oltre quello stadio. Questa, d'altra parte, era l'ipotesi più logica, dato il loro modo di formazione e dato il loro possibile significato (sia che essi volessero considerarsi come uova abortive o come semplice materiale eliminato per l'equilibrio cromatico dell'uovo fecondato). Un accenno alla penetrazione dei corpuscoli nell'uovo è stato visto del resto da vari embriologi: ELSIG² fra gli altri, parlando del loro

¹ MEAD, A. D., The early development of marine Annelids. in: Journ. Morph. Boston Vol. 13 pag. 227.

² Op. cit. pag. 5.

destino dice che essi »in den Dotter einsinken«; HATSCHKE¹ descrivendo nello sviluppo di *Eupomatus* la scomparsa dei corpuscoli polari così si esprime: »Die Richtungskörper sind verschwunden: dieselben sind entweder zerfallen oder in den Embryo aufgenommen, ich habe keine direkte Beobachtung über ihr Schicksal gemacht.« Che io mi sappia da nessuno fu seguita la penetrazione e la persistenza dei corpuscoli in parola nella cavità di segmentazione, e le loro vicende in essa. È verosimile, del resto, che essi non abbiano nessun ulteriore ufficio nello sviluppo di quegli animali in cui manca una precoce cavità di segmentazione, come avviene in *Capitella*, ed in molti altri Anellidi; ed è facile che uguale maniera di comportarsi come in *Saccocirrus* abbiamo in *Eupomatus*, in cui la cavità di segmentazione esiste già quando spariscono i corpuscoli polari dalla superficie dell'embrione.

Io interpreto le cellule polari pervenute all'interno della cavità di segmentazione, e divisesi poi in essa in molteplici corpuscoli, come corpuscoli celomatici larvali, i quali starebbero ai corpuscoli celomatici secondarii come la cavità di segmentazione sta al celoma. Il loro destino sarebbe quindi quello di degenerare e scomparire dopo aver compiuta la loro funzione in rapporto coi ricambi dell'organismo, come avviene delle cellule celomatiche in genere. Ciò mi è dato concludere sulle mie osservazioni, e ciò è d'accordo col significato delle cellule polari, che, data la loro origine, non sembra probabile possano prender parte all'ulteriore sviluppo dell'animale. Quantunque le recenti osservazioni di SILVESTRI² su artropodi dimostrino come talora i corpuscoli polari possano avere anche una parte importante nello sviluppo dell'embrione.

La formazione e l'evoluzione della larva può dar luogo ad altre considerazioni di carattere morfologico: è assai notevole come in *Saccocirrus* l'allungamento della larva e la formazione di veri segmenti larvali preceda la formazione del faringe larvale e del proctodeo. Il qual fatto implica, rispetto agli altri anellidi, un acceleramento del processo di metamerizzazione del corpo, ed un ritardo nel riassorbimento della massa endodermica per la formazione

¹ Op. cit. pag. 8.

² SILVESTRI, F., Un nuovo interessantissimo caso di germinogonia in un Imenottero parassita endofago, con particolare destino dei globuli polari e dimorfismo larvale. in: Rend. Accad. Lincei (5) Vol. 14 2. Sem. pag. 532.

Contribuzioni alla conoscenza biologica degli Imenotteri parassiti. 1. Biologia del *Litomastix truncatellus* Dalm. in: Ann. R. Sc. Sup. Agr. Portici Vol. 6.

della cavità enterica definitiva, dovuto forse al fatto che la massa endodermica è formata da un gran numero di cellule (Fig. 20 *enf.*), le quali sono per tale condizione più lentamente assorbite, e che anche l'ectoderma è provvisto di una notevole riserva nutritiva sotto forma delle descritte cellule verdi; condizioni che rendono meno necessario l'uso precoce di un sistema digerente larvale. È pur vero, però, che la larva, nello stadio più avanzato da me descritto, benchè l'accento di metamerizzazione e la presenza delle pseudosetole le diano un aspetto di larva notevolmente evoluta, non ha che dieci o dodici giorni di età, ed in essa non è incominciato a differenziarsi nessuno dei sistemi organici che pur precocemente sogliono delineare: infatti non vi è accenno di sistema muscolare, nè di sistema nervoso, nè di sistema escretore, nè si notano nell'ectoderma differenziazioni sensitive o mucose di cellule, salvo le due minute macole pigmentali che appaiono già nel 4° giorno dello sviluppo.

Ad interessanti considerazioni può dar luogo anche la maniera di comparire dei primi segmenti larvali determinati dalle serie ciliari che vanno a costituire le pseudosetole. Queste formazioni caratteristiche, non omologabili alle vere setole, trovano riscontro solo in alcune formazioni di ciglia agglutinate che si vedono di frequente nei protozoi e nei ctenofori, quantunque qui differiscano assai sia per la forma, sia perchè non sono provviste di rapidi movimenti come le membrane ondulanti dei protozoi e le serie pettiformi dei ctenofori, ma solo talora possono avere un lento moto oscillatorio a guisa di remi, o, rivolgendosi a destra ed a manca, servire da timone nelle evoluzioni che fanno le piccole larve nel loro ambiente liquido.

I due segmenti determinati dai quattro gruppi di pseudosetole posti fra la corona ciliare equatoriale e la posteriore (nonchè dai solehi intersegmentali della parete del corpo e dell'intestino), i quali io chiamo primi segmenti larvali del tronco, io non credo possano corrispondere ai veri primi segmenti (setigeri) dell'adulto, data la loro speciale maniera di formazione. Essi insieme corrispondono certamente alla porzione anteriore del primo segmento setigero dell'adulto, che, su semplici dati ricavati dalla morfologia dell'adulto, viene dal GOODRICH¹ interpretato come risultante dalla fusione di due segmenti; dalle mie osservazioni segue invece che

¹ Op. cit nota a pag. 414.

quel segmento è formato dalla fusione dei due segmenti larvali col 1° vero setigero: il quale per tal modo risulterebbe nell'adulto dall'insieme di tre segmenti. La parte posteriore setigera di detto 1° segmento poi nasce nella larva con l'apparire di un solco posto innanzi al segmento pigidiale, di cui mi è riuscito di vedere in un solo esemplare l'accenno; ciò fa supporre che i segmenti successivi si formino alla maniera consueta negli anellidi.

Non avendo ottenuto sperimentalmente stadii più adulti non ho potuto osservare il destino delle due tasche latero-anteriori dell'intestino, nè studiare l'origine dei seni o ampolle anteriori, che costituiscono una così interessante caratteristica dell'anatomia di *Saccocirrus*¹.

Il GOODRICH nel citato lavoro sulla struttura e le affinità del *Saccocirrus*, fondandosi su dati morfologici tratti dallo studio di questi animali allo stato adulto, perviene alla conclusione che vi è una maggiore affinità fra il *Saccocirrus* ed il *Protodrilus* che non fra quest'ultimo e il *Polygordius*. Quantunque non sia mia intenzione di pervenire a conclusioni definitive su queste affinità prima che io abbia compiuto le osservazioni che ho in corso sull'organizzazione e l'embriologia del genere *Protodrilus*, pure, da quel tanto che ho già osservato e pubblicato sui due anellidi in questo lavoro e nella citata nota preliminare, non può non saltare all'occhio che esiste una maggiore somiglianza fra la maniera di sviluppo del *Protodrilus* e quella del *Saccocirrus*, che non fra lo sviluppo di entrambi questi anellidi e quello del *Polygordius*. Analogia che sussiste specialmente nello sviluppo dell'embrione nuotante e della larva, e nella struttura di questa, massime riguardo alla interessante caratteristica comune, per cui la formazione dei primi segmenti del corpo precede lo stabilirsi dei rapporti fra stomodeo e proctodeo con l'intestino primitivo; il che val quanto dire che come in *Protodrilus* non esiste in *Saccocirrus* una vera Trocofora nel senso di HATSCHEK.

Napoli, Stazione Zoologica, Maggio 1906.

¹ Oltre il citato lavoro del GOODRICH vedi a proposito di queste ampolle: MEYER, E., Theoretische Betrachtungen über die ersten Anfänge des ambulacralen Wassergefäßsystems der Echinodermen und die Abstammung ihrer bilateralen Vorfahren. in: Z. Jahrb. Abth. Morph. 21. Bd. 1905 pag. 339.

Spiegazione delle tavole.

Lettere comuni a più figure:

<i>b.</i>	bocca.	<i>mn,</i>	membrana nucleare.
<i>ca.</i>	ciglia apicali.	<i>mo,</i>	macola oculare.
<i>cb,</i>	ciglia basali.	<i>mo,</i>	membrana dell' uovo.
<i>cee,</i>	cellule celomatiche embrionali.	<i>ms,</i>	mesoderma.
<i>ce,</i>	cavità enterica.	<i>nl,</i>	nucleolo.
<i>co.</i>	ciglia oculari.	<i>pa,</i>	paratroco.
<i>cp,</i>	corpuscoli polari.	<i>pg.</i>	pigidio.
<i>ers,</i>	cromosomi.	<i>pr,</i>	prototroco.
<i>es,</i>	centrosomi.	<i>ps'ps'',</i>	pseudosetole.
<i>esc.</i>	cavità di segmentazione.	<i>stm,</i>	stomodeo.
<i>ect,</i>	ectoderma.	<i>tle;</i>	tasche laterali endodermiche.
<i>ent,</i>	endoderma.	<i>vg,</i>	vescicola germinale.

AB, CD, blastomeri della prima segmentazione; *A, B, C, D* blastomeri del quartetto basale. *1a, 1b, 1c, 1d,* 1° quartetto di ectomeri; *1a¹, 1b¹, 1c¹, 1d¹* e *1a², 1b², 1c², 1d²* ectomeri prodotti dalla divisione di questo: *2a, 2b, 2c, 2d,* secondo quartetto di ectomeri.

Tav. 3.

(Ingrandimento 600 diametri: nelle Figg. 7 a 14 è stata omessa la membrana dell' uovo.)

- Fig. 1. — Uovo non fecondato appena ha emesso il 1° corpuscolo polare, che conserva la forma che aveva appena uscito dalla cavità del corpo.
- > 2. — Polo animale dell' uovo non fecondato, dopo la divisione del 1° corpuscolo polare.
- > 3. — Lo stesso dopo l'emissione del 2° corpuscolo polare.
- > 4. — Taglio di un uovo non fecondato.
- > 5. — Taglio di un uovo fecondato, durante la prima segmentazione, in cui la penetrazione dello spermatozoo ha avuto luogo prima che fosse compiuto il processo di maturazione.
- > 6. — Taglio di un uovo durante la 2^a segmentazione. Il taglio è praticato secondo l'equatore (piano orizzontale).
- > 7. — Prima segmentazione dell' uovo; i corpuscoli polari in alto.
- > 8. — Seconda segmentazione; stadio a quattro blastomeri visto dal polo animale.
- > 9. — Stadio ad otto cellule visto dal lato destro, con primo accenno della cavità di segmentazione visibile per trasparenza.
- > 10. — Lo stesso stadio visto dal polo animale.
- > 11. — Stadio successivo a 12 cellule.
- > 12. — Lo stesso visto dal polo animale (i corpuscoli polari sono stati omessi)
- > 13. — Stadio a 16 cellule.
- > 14. — Stadio a 28 cellule in cui comincia la penetrazione dei globuli polari nella cavità di segmentazione.
- > 15. — Embrione nuotante appena libero dalla membrana ovulare.
- > 16. — Embrione nuotante con corpuscoli polari già penetrati, visto dal lato dorsale.

Tav. 4.

(Ingrandimento delle Figg. 17 a 22, 600 diametri; delle Figg. 24 a 34, 380 diametri.)

Fig. 17. — Taglio di blastula in cui è incominciato il processo di gastrulazione.

- > 18. — Lo stesso praticato in corrispondenza del punto di penetrazione dei corpuscoli polari.
- > 19. — Taglio di gastrula nuotante di 30 ore di età.
- > 20. — Lo stesso di un embrione nuotante di oltre 48 ore.
- > 21. — Taglio sagittale di una larva di otto o nove giorni.
- > 22. — Lo stesso, un po' obliquo, di una larva di 11 giorni.
- > 23. — Pseudosetole della prima serie dal vivo. Ingr. 700.
- > 24. — Larva di 48 ore di età vista dal lato ventrale.
- > 25. — Larva nel terzo giorno di età vista dal lato destro.
- > 26. — La stessa alla fine del terzo giorno vista dal ventre.
- > 27. — Larva di quattro giorni.
- > 28. — Larva durante il quinto giorno.
- > 29. — Larva di sei giorni.
- > 30 e 31. — Larva di sette giorni.
- > 32. — Larva di otto giorni.
- > 33. — La stessa dal lato sinistro.
- > 34. — Larva di 10 o 11 giorni di età.

(Nelle Figg. 27 a 32 e nella Fig. 34 la larva è vista dal lato ventrale.)

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mitteilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel](#)

Jahr/Year: 1906-1908

Band/Volume: [18](#)

Autor(en)/Author(s): Pierantoni Umberto

Artikel/Article: [Osservazioni sullo sviluppo embrionale e larvale del *Saccocirrus papillocerous* Bobr. 46-72](#)