

# Ricerche sullo sviluppo del sistema vascolare nei Selacei

del

**Dott. Fed. Raffaele.**

---

Con le tavole 29 a 31.

---

Le osservazioni esposte in questo lavoro tendono a fare un po' di luce sopra un punto dell' embriologia dei Selacei finora alquanto trascurato: lo stadio iniziale, cioè, del sistema vascolare e le metamorfosi che in esso si compiono durante l'ontogenesi. La poca importanza morfologica attribuita da taluni autorevoli ricercatori ai vasi, e la supposta incostanza di essi hanno forse contribuito ad allontanare gli studiosi da un tale argomento. Negli ultimi anni però è cominciata una salutare reazione, e per opera specialmente del DOHRN il sistema circolatorio è ora creduto degno, come qualunque altro sistema organico, di essere seriamente considerato, e varie ricerche sono già state pubblicate sullo sviluppo dei vasi nei Selacei dal DOHRN stesso, dal MAYER, dal RÜCKERT, e, recentissimamente, dalla PLATT; le quali ricerche, per i molti fatti interessanti che ci hanno svelati, eccitano a nuovi studi che valgano a connetterle insieme e a colmare le lacune necessariamente rimaste, poichè esse versarono sopra stadii, o molto giovani (RÜCKERT, MAYER), o abbastanza evoluti (DOHRN).

Il materiale su cui ho lavorato mi è stato in massima parte fornito con grandissima cortesia dai professori DOHRN e MAYER che hanno messo a mia disposizione le loro ricche collezioni di sezioni. Tutte le osservazioni cui mi riferirò s'intendano fatte, quando non

è dichiarato altrimenti, su embrioni di Torpedine (*T. ocellata*). Per evitare lungaggini e soverchie digressioni nel testo, ho creduto bene estendere un poco più del consueto la spiegazione delle figure e annettervi una succinta descrizione degli stadii embrionali studiati, facendo così al tempo stesso la sintesi riassuntiva delle osservazioni.

**Nomenclatura.** Prima di entrare in materia è necessario che io spieghi brevemente la nomenclatura anatomica adottata, poichè oggi vi sono tanti modi di esprimersi per quante sono almeno le nazionalità e gl' indirizzi scientifici degli autori (basti citare per esempio i famosi vocaboli *proximal* e *distal*). ed io, pur non avendo autorità nè voglia di fondare una nomenclatura universale, desidero essere capito e non obbligare il lettore a soverchio lavoro d'interpretazione. — Dunque, considerando gli embrioni nella posizione naturale più comune dei pesci (asse del corpo orizzontale, ventre in giù), dirò avanti e indietro (anteriore e posteriore), sopra e sotto (o dorsale e ventrale), interno ed esterno (più o meno vicino all' asse del corpo). — Per quel che riguarda la nomenclatura dei vasi, darò, quando sarà utile, le indicazioni opportune per evitare confusione.

#### Prima comparsa dei vasi nell'embrione.

DOHRN (15. Studie a pag. 336) descrive un embrione di Torpedine, lungo 3 mm, corrispondente a un dipresso allo stadio *F* di BALFOUR, nel quale sono appena iniziate due dilatazioni dell'intestino anteriore, la corda è addossata all' entoderma. non vi è ancora traccia di cordone ipocordale nè di aorte. Tra l'entoderma e le lamine mesodermiche laterali si trovano le prime formazioni vascolari, le quali si lasciano seguire allo innanzi fin dove l'intestino si termina a fondo cieco contro il cervello anteriore, e all' indietro fino al cuore, che però non ancora è formato. Su per giù lo stesso dice RÜCKERT (I) a pag. 359. Poco dopo comincia a formarsi il cuore. Io confermando pienamente le osservazioni di RÜCKERT e di DOHRN. insisto su questo fatto che, prima che vi sia alcun accenno del cuore, già si trova innanzi alla prima tasca branchiale, da ciascun lato, tra l'entoderma di essa e la splanopleura, l'abbozzo di un vaso il quale soltanto dopo qualche tempo si mette in comunicazione da una parte col cuore, dall' altra con l'aorta; questo vaso, che sembra il primo ad apparire (almeno nella regione cefalica), è l'arteria mandibolare, di cui avremo molto ad occuparci in prosiegno. — Sebbene scopo delle mie ricerche non sia l'embriogenesi del cuore e dei primi vasi, pure non posso astenermi dall' esprimere alcune mie opinioni

al proposito, specialmente riguardo alla pubblicazione di RÜCKERT ora citata. Quivi è sostenuta l'origine dell' endotelio del cuore (e dei vasi) dall' entoderma e dal mesoderma (splanenopleura) insieme, è negata la origine pari del cuore sostenuta da vari autori, e più recentemente da P. MAYER (1), ed è stabilito che tutte le parti del sistema vascolare si formano in sito, da abbozzi solidi, escludendo la partecipazione di cellule migranti. — Tralascio la storia dell' argomento, facilmente rintracciabile nei moderni manuali e sommariamente esposta dal RÜCKERT medesimo, e mi limito ad alcune osservazioni le quali mi sembrano utili, poichè, sebbene alle conclusioni del RÜCKERT non si uniformino ciecamente i più recenti scrittori (RABL e O. HERTWIG), pure si vede chiaro che le sue osservazioni pesano, più di quello che secondo me dovrebbero, sullo spirito loro.

Che nella descrizione di RÜCKERT si senta, come dice RABL, »che ogni parola s'appoggia sopra una osservazione«, io non nego, ma nego recisamente che le osservazioni sieno giustamente interpretate.

Cominciamo dalla prima e certo più importante asserzione del RÜCKERT: la partecipazione dell' entoderma nella formazione dell' endocardio; in tutto il suo scritto, meno che nelle conclusioni formulate e stampate con caratteri spazati, l'autore pare che sia dominato dal preconetto che l'entoderma »debba« entrare nella formazione dell' endotelio vascolare e che prima di convincere gli altri si sforzi di convincere sè stesso di questo fatto. Si vede chiaro che quel mesoblasto che s'inframmette sempre da per tutto, egli, osservatore oltre ogni modo coscienzioso, non può metterlo da parte, eppure ne è continuamente turbato nella sua convinzione. Ecco come egli si esprime a pag. 393: »es treten nun zwischen beiden Keimblättern [entoblasto e splanenopleura] die Zellen [cellule dei vasi] auf, die bald mehr von dem einen, bald mehr von dem andern herzukommen scheinen, wesshalb hier, eben so wie bei manchen andern Stellen des Kopfes . . . die Entscheidung nicht immer möglich ist«; e a pag. 395: »Sicher aber ist, dass der Mesoblast bei Weitem mehr Gefäßzellen liefert, als die Darmwandung«; inoltre nel *Pristiurus* la parte presa dall' entoderma nella formazione degli endotelii vascolari sarebbe considerevole, scarsa nella Torpedine, dove l' A. ha però trovato »eine ganze Anzahl Bilder, welche in klarster Weise den Austritt von Zellen aus dem visceralen Mesoblast demonstrieren« (pag. 393). Né a dir vero mi è riuscito di vedere in nessuna delle figure del RÜCKERT la prova dell' invocata partecipazione dell' entoblasto. Ma dove questa si mostra con la massima evidenza e in proporzioni maggiori, secondo

R., è nell' abbozzo solido del cuore: ». . . schon nachdem die ersten vereinzelt Zellen zu den Seiten des noch nicht abgesehnürten Vorderdarmes erschienen sind, greift der Process in proximaler Richtung auf den Umfang der vom Dotter abgehobenen Kopfdarmhöhle weiter und erzeugt in deren ventraler Wandung einen medianen Längswulst, welcher bei *Torpedo* mehr diffus bleibt, bei *Pristiurus* aber auf dem Querschnitt (Fig. 5) die Gestalt eines ventral vorspringenden Zellenknopfes annimmt. Diese Anschwellung wird hervorgerufen durch einen Wucherungsprocess in dem entsprechenden Entoblastabschnitt. Darauf weisen die zahlreichen Mitosen . . . hin« etc. È questa cresta longitudinale, prodottasi nella parete ventrale dell'intestino per proliferazione delle sue cellule, la quale, distaccandosi poi dalla sua matrice formerebbe la massima parte (se non tutto) dell' endotelio cardiaco. Tutto questo passo (pag. 391—392), che sembra dimostrare fino all' evidenza l'origine entoblastica dell' endocardio, si fonda a mio credere sopra un errore. Io ho potuto riscontrare ciò che R. descrive, sopra sezioni di embrioni di *Pristiurus* e ho veduto cose identiche, sol che mi sono convinto che la cresta entoblastica ventrale non è punto una nuova formazione, ma rappresenta il residuo del tratto che univa l'intestino cefalico all' intestino vitellino. Avvenendo lo strozzamento accennato dal RÜCKERT e conducente alla formazione della cavità dell' intestino anteriore, questo rimane per qualche tempo ancora lungo la linea di separazione sporgente a mo' di cresta, dirimpetto alla quale ve n'è un' altra che si eleva dall' intestino rimasto sul vitello. Seguendo una serie di sezioni trasversali, dal punto dove ancora l'intestino è aperto sul vitello, fino innanzi a quello dov' esso è completamente chiuso e già ventralmente abbracciato dal foglietto viscerale del pericardio, si veggono tutti gli stadii dello strozzamento e si riconosce la vera natura della cresta entoblastica ventrale; la quale per struttura istologica è naturalmente identica alla cresta dell' intestino vitellino che le sta dirimpetto e con cui formava poc' anzi un sol tutto. Le peculiarità delle cellule e dei nuclei notate dal RÜCKERT sono molto probabilmente dovute a fenomeni di degenerazione; riguardo alle mitosi che si trovano nella parete ventrale dell' intestino cefalico, esse provano, ciò di cui certo nessuno ha mai dubitato, che ivi, come da per tutto nel corpo dell' embrione, accade un' attiva proliferazione cellulare. Quanto all' uscita di cellule dall' entoblasto, io non la ho mai veduta, e mi è parso sempre chiara la origine delle cellule vasiformatrici, circostanti alla parete intestinale, dalla splanopleura.



Perciò io con il RABL, e più energicamente di lui, nego che dalle osservazioni di RÜCKERT risulti provato in alcun modo la partecipazione dell' entoblasto nella formazione degli endotelii vascolari<sup>1</sup>. Della seconda affermazione di RÜCKERT, che l'abbozzo del cuore è impari, parlerò più innanzi, quando avrò occasione di toccare la questione della filogenesi del sistema vascolare; aggiungerò qui poche parole intorno alla sua terza e ultima conclusione, secondo la quale il cuore e i vasi si formerebbero per differenziamento delle cellule endoteliali in sito e con abbozzi solidi, conclusione alla quale nè anche posso sottoscrivere pienamente.

Io non nego vi siano molte parti del sistema vascolare che derivano da cellule le quali si differenziano in sito per formare la parete endoteliale, nè che taluni vasi o il cuore stesso possano al primo inizio mostrarsi come cordoni cellulari solidi que poi acquistano un lume, ma non credo che questo modo di formazione abbia valore di legge generale. Le osservazioni fatte dal WENCKEBACH e già tante volte citate, e che io ho potuto in varie occasioni ripetere con risultati del tutto concordanti su varie uova di Teleostei, dimostrano chiaramente la migrazione di cellule mesenchimatiche in siti molto lontani dal punto di origine; ed è con questo processo che si formano tutti i vasi del vitello, compreso il cuore, il quale in taluni pesci ossei (*Belone*) si forma innanzi alla testa dell' embrione e in parte sul vitello. Il WENCKEBACH ha inoltre descritto, e io spesso ho veduto, cellule amebiformi (mesenchimatiche) isolate o a gruppi trascinate nella corrente sierosa (prima della comparsa dei globuli

---

<sup>1</sup> Anche per altri Vertebrati è stata recentemente sostenuta l'origine degli endotelii vascolari e del cuore dall' entoderma; dal GÖTTE per es. nei Ciclostomi, dallo SCHWINCK negli Anfibi; a me però non pare in nessun caso provata. Il GÖTTE dice, è vero, che in nessun altro animale una tale origine del cuore è più evidente che nel *Petromyzon* (pag. 65), ma io, malgrado tutta la deferenza che credo dovuta all' insigne embriologo, non posso lasciarmi convincere dalla sua descrizione e molto meno dalle figure che mi sembrano troppo schematizzate e subbietive.

Il CORNING ha pure scritto sembrargli molto probabile nei Rettili l'origine del sangue e dei vasi dall' entoderma, ma avendo io avuto l'opportunità di parlare con lui, mentre il presente lavoro era in preparazione, egli mi ha detto che, dopo più attenta osservazione, si è convinto di avere sbagliato e non gli rimane alcun dubbio sull' origine mesoblastica del sangue e dei vasi nei Rettili.

Io non credo fare una falsa profezia, dicendo che gli altri sostenitori della origine entodermica degli endotelii e del sangue dovranno finire col riederesi come ha fatto il CORNING.

rossi), le quali poi, soffermandosi lungo le pareti di vasi, già in parte formati, servono a completarne e a continuarne la parete endoteliale<sup>1</sup>. Che anche nei Selacei e negli altri Vertebrati accadano fatti simili io non dubito, sol che difficilmente essi potranno essere verificati in modo inoppugnabile col metodo delle sezioni. D'altronde il RÜCKERT non mi sembra decisamente inclinato a generalizzare questo modo di formazione; egli, se ben lo intendo, pur ammettendolo come il più probabile nei Selacei, lo accetta, dirò così, con beneficio d'inventario (v. pag. 428). — Dove poi sono pienamente d'accordo con lui è nel respingere (almeno per quel che riguarda i Pesci) la proposizione di RABL che fino a prova contraria debba ritenersi che le cellule endoteliali provengono sempre da cellule endoteliali, proposizione ripetuta nella Teoria del Mesoderma (pag. 226); io credo che già sieno noti molti fatti che permettano dire definitivamente che le cellule endoteliali provengono dal mesenchima (mesoblasto). — La primitiva solidità dell' abbozzo dei vasi nè meno mi sembra una regola generale; in alcuni casi, anzi, si forma il lume dei vasi prima che intorno ad esso esista una parete completa, così accade ad es. per i vasi vitellini dei Teleostei<sup>2</sup>. Molti altri esempi potrei citare anche nei Selacei stessi (formazione delle vene sotto-intestinali e dei vasi del vitello), ma non voglio oltre dilungarmi in questa già troppo lunga digressione; mi basti richiamare l'attenzione sul fatto che i vasi dei Vertebrati non si formano tutti e sempre con abbozzi solidi e per differenziamento delle cellule endoteliali in sito.

#### Le arterie mandibolari e i primi vasi della testa.

Poco dopo la formazione delle vene sotto-intestinali, del cuore, delle aorte e di quei vasi trasversali che nel tronco e nella coda, abbracciando l'intestino, mettono in comunicazione i due tronchi ventrali con i due dorsali, o piuttosto nel tempo stesso che questi organi si vanno differenziando nel modo descritto dal MAYER e dal RÜCKERT, quell' abbozzo vascolare, che abbiamo veduto esistere prima ancora che vi fosse accenno del cuore innanzi al fondo cieco cefalico dell'intestino (v. pag. 442), si continua ventralmente e dorsalmente e finisce per unirsi al cuore da una parte, e dall' altra con l'aorta del suo

<sup>1</sup> Vedi il mio lavoro sulle nova galleggianti ecc. in: *Mith. Z. Stat. Neapel* S. Bd 1888 (a pag. 29).

<sup>2</sup> *ibid.*

lato. Presto aumenta il lume dei vasi, e in embrioni con tre tasche branchiali, di cui la prima (futura fenditura spiracolare) prossima ad aprirsi all' esterno, si vede l'estremo anteriore del cuore biforcarsi allo innanzi del secondo diverticolo intestinale (tasca ioidea) nei due vasi suddetti, i quali decorrono da dietro in avanti, da sotto in sopra e leggermente dall' esterno all' interno, seguendo la parete anteriore del primo diverticolo viscerale, tra questa e il mesoderma (lamine viscerali), s'incurvano l'un contro l'altro e, innanzi al fondo cieco anteriore dell' intestino, si accostano, come per fondersi sulla linea mediana. Questa fusione accade in fatti ben presto, anzi è difficile sorprendere il momento in cui i due vasi si toccano, pur rimanendo indipendenti; però, anche quando la fusione è avvenuta in gran parte, rimangono ancora per poco gl' indizii della primitiva duplicità del seno impari così formato. Dopo che i due vasi hanno raggiunto il vertice del sacco intestinale, essi si volgono indietro, lungo la parete dorsale di esso, e si uniscono ai due lati della corda alle aorte. Queste, com' è oramai noto, sono dappprincipio pari in tutta la loro estensione; all' epoca di cui ora ci occupiamo, già nel tronco e nella coda esse si sono fuse in un vaso unico, ma rimangono pari nella regione branchiale.

I due vasi che partono dal cuore sono, come ho detto (pag. 442), le arterie mandibolari, descritte già da RÜCKERT le cui osservazioni al riguardo posso pienamente confermare; BALFOUR le aveva già notate (Comp. Embr. II pag. 530), ma poi nessuno se n'era occupato di proposito. DOHRN ne studiò le ulteriori trasformazioni in stadii embrionali più avanzati, indicandole ora col nome di art. tireo-mandibolari (7. Studie) ora con quello di tireo-spiracolari (11. e 15. Studie), le vide originarsi dalle arterie ioidee (come vedremo che infatti accade più tardi), e ne suppose teoricamente, senza poterla provare, la primitiva origine dal tronco arterioso nei Selacei, tanto più ch' egli aveva scoperto un tale rapporto nei giovani embrioni di Teleostei (11. Studie); anzi, io credo che in seguito egli abbia avuto occasione di constatare il fatto anche nei Selacei, poichè in un suo studio posteriore (13), nel descrivere lo sviluppo dei vasi branchiali dell'*Ammocoetes*, parlando appunto delle art. mandibolari, così si esprime: »chi conosce lo sviluppo dei vasi branchiali e dell' aorta nei Selacei, non dubiterà di avere anche qui nell' *Ammocoetes* da fare con gli stessi vasi« (4 pag. 246).

Dopo il RÜCKERT, e ignorando a quel che pare il suo scritto, la PLATT descrisse negli embrioni di *Acanthias* le arterie mandi-

bolari come la prima coppia di arterie branchiali a svilupparsi e la loro origine dall'estremo anteriore del cuore. Ambedue questi autori notano la fusione delle due arterie, innanzi all'intestino cefalico, in un seno impari, il quale, nella Torpedine, acquista ben presto dopo la sua formazione dimensioni considerevolissime, tali da superare in ampiezza, come giustamente dice il RÜCKERT, tutti gli altri vasi del corpo compreso il seno venoso cardiaco; negli Squali il seno sembra svilupparsi meno (*Acanthias* Platt, *Pristiurus* Rückert). Al seno in parola RÜCKERT (1 pag. 423) dà il nome di »Kopfsinus«, seno cefalico, che è ragionevole conservargli.

Confermando per le mie proprie osservazioni i reperti dei due citati naturalisti, passo ora ad occuparmi appunto del seno cefalico e delle sue ulteriori trasformazioni<sup>1</sup> e comincio da uno stadio (embrione 1) che può ritenersi intermedio tra l'*I* e il *K* di BALFOUR.<sup>2</sup>

La bocca, com'è noto, è una fenditura longitudinale alquanto inclinata all'asse del corpo, in modo che il suo estremo posteriore è situato più ventralmente dell'anteriore. Posteriormente l'entoderma boccale si prolunga in un diverticolo solido, la futura tiroide, che si spinge nella biforcazione anteriore del tronco arterioso tra le basi delle due arterie mandibolari; anteriormente esso è a contatto di una massa mesodermica situata perpendicolarmente alla fenditura boccale e continuantesi ai lati con le pareti interne delle così dette cavità premandibolari di cui servirà poi a formare il tratto mediano.

Le arterie mandibolari, situate da ciascun lato della fenditura boccale, divergono sotto un angolo acutissimo alla loro origine dal tronco arterioso e si dirigono in avanti parallele tra loro, decorrendo negli archi mandibolari, tra la parete entodermica anteriore della prima fenditura viscerale (spiracolare) e la cavità cefalica (la quale per vero merito poco tal nome, essendone le pareti intimamente addossate l'una all'altra) mandibolare; convergono poi di nuovo alla base degli archi mandibolari, e, dorsalmente alla così detta tasca di RATIKÉ, insinuandosi tra l'entoderma boccale e il tratto mesodermico preorale, confluiscono nel gran seno cefalico. Questo manda allo innanzi da ciascun lato due brevi ed ampi diverticoli lungo le pareti delle cavità mandibolari, i quali devono considerarsi come la con-

<sup>1</sup> RÜCKERT in una nota a pag. 423 (l. c.) annunzia l'intenzione di occuparsi di ciò in un'altra occasione; ma finora, per quanto so, egli non ha pubblicato altro sull'argomento.

<sup>2</sup> Indicazioni più precise intorno agli embrioni cui si riferiscono le descrizioni si trovano unite alla spiegazione delle tavole.



tinuazione delle arterie mandibolari di cui il seno rappresenta un' ampia anastomosi; dunque, come si vede, la indipendenza di ciascuna art. mandibolare non è distrutta nè anche dalla formazione del seno, ma si conserva anteriormente a questo (v. tav. 29 fig. 1—5). Più dorsalmente, il seno si biforca indietro nelle due aorte che ora sono divenute più voluminose, ma, come è stato notato da Miss PLATT, non ancora ricevono sangue da alcun altro arco vascolare.

Infatti delle arterie branchiali, dietro la mandibolare, non è ancora formata se non la sola ioidea (v. fig. 6 e 7), e pur essa per un breve tratto in mezzo al mesoderma dell' arco ioideo, dietro la cavità viscerale dell' arco, senza continuarsi ancora nè ventralmente col cuore, nè dorsalmente con l'aorta<sup>1</sup>.

Le figure 11—16 rappresentano sezioni sagittali di un embrione un poco più sviluppato (embrione 2). Nel piano mediano (fig. 16) il seno è a contatto dorsalmente e anteriormente con la corda dorsale, adagiandosi nella concavità formata dall' estremo anteriore di essa che s'incurva verso il ventre; posteriormente con l'entoderma del fondo cicco anteriore della bocca. Lateralmente il seno, come prima, comunica indietro con le aorte dalla parte dorsale, con le arterie mandibolari dalla ventrale e all' innanzi coi due diverticoli già notati i quali accennano a strozzarsi alla loro origine come per separarsi dal seno, cosa che, come vedremo, realmente accade in seguito (fig. 14). I diverticoli, intanto, si sono prolungati allo innanzi, ciascuno in un vaso ( $V_2$ ) che, girando intorno alla cavità premandibolare del proprio lato, passa avanti a questa, tra essa e la parete del cervello anteriore; volgendo in dietro, mentre diviene sempre più superficiale, passa ventralmente alla cavità premandibolare, tra essa e il peduncolo ottico, e giunge fin presso l'ectoderma (fig. 12 e 13): quivi esso si unisce con un' arteriola ( $V_1$ ) che si

<sup>1</sup> Le figg. 6—9 rappresentano sezioni sagittali di un embrione dello stesso stadio di quello ora descritto e servono a far meglio intendere le sezioni orizzontali delle fig. 1—5. Nella fig. 10 è data con maggiore ingrandimento una parte della fig. 9, per mostrare che la cavità cefalica premandibolare comunica ventralmente e innanzi con un' altra cavità, angusta, è vero, ma nettamente delimitata, che forse è omologa a quella molto più sviluppata che si trova negli embrioni di *Acanthias* (v. PLATT). Anche dietro alla cavità mandibolare esiste per poco tempo, in questo stadio, un' altra cavità (fig. 8), che corrisponde anche all' arco mandibolare. — Non insisto oltre su questi fatti; mi pare utile accennarli però incidentalmente, per richiamare su essi l'attenzione degli osservatori, poichè, specialmente dopo i lavori di DOHRN e di KILLIAN, le cavità cefaliche hanno acquistato nuova importanza e meritano un serio esame.

stacca dell'arteria mandibolare un poco prima dello sbocco di questa nel seno cefalico. Quest'arteriola è descritta da Miss PLATT come arteria ophthalmica magna (nome che, per vero, non è certo che le spetti) e ritenuta omologa ad un'arteria branchiale per la sua posizione dietro una cavità cefalica (la premandibolare).

Oltre al vaso ora descritto, da ciascun diverticolo anteriore del seno se ne staccano altri due. Il primo ( $V_3$ ), come continuazione diretta del diverticolo, va da dietro innanzi fin sotto al punto di unione tra il cervello anteriore e il medio; quivi giunto, accenna a biforcarsi; uno dei rami, appena accennato, tende a dirigersi ventralmente lungo il cervello anteriore, l'altro ( $V_4$ ), più sviluppato, volge dorsalmente, costeggiando il cervello medio. Il secondo ( $V_5$ ) si stacca dalla parte dorsale del diverticolo e fa un arco a convessità posteriore, dirigendosi prima verso dietro, poi allo innanzi, come se volesse congiungersi col vaso 4.

Considerando, come già ho detto che mi pare ragionevole fare, i due diverticoli anteriori del seno come continuazione delle arterie mandibolari, possiamo, da quanto precede, conchiudere che da ciascuna di esse si originano 5 vasi, che sono, andando da sotto in sopra, quelli indicati con 1, 2, 3, 4, 5, dei quali i primi due si uniscono fra di loro, costituendo già un canale sanguifero determinato, gli altri ai loro estremi si confondono col mesoderma circostante.

Ben presto tutti questi vasi si sviluppano maggiormente e si effettuano le accennate connessioni nel modo seguente. L'arteriola 1 aumenta notevolmente di volume; staccandosi dall'arteria mandibolare, dove questa confluisce nel seno, essa procede da sopra in sotto lungo il margine posteriore della cavità premandibolare (porzione laterale), e innanzi a questa si unisce con un vaso ( $V_2$ ) che viene dall'innanzi, non diversamente da quanto accadeva prima: ma dove i due vasi si uniscono, si forma ora un grosso seno triangolare che si prolunga per un tratto in sotto, in un diverticolo vascolare che continua la direzione iniziale dell'arteria 1, e si spinge dietro il peduncolo ottico (fig. 18). Il vaso anteriore che forma insieme con l'arteria 1 il seno triangolare, è un grosso vaso il quale sta tra la cavità premandibolare e il peduncolo ottico, e si spinge fin sotto al cervello anteriore e, quivi giunto, si divide in due tronchi, dei quali uno ( $V_3$ ), volgendo quasi ad angolo retto in sopra e girando allo innanzi della cavità premandibolare, si continua col diverticolo anteriore del seno; l'altro decorre dritto allo innanzi, costeggiando il cervello anteriore e il medio, e, seguendo la curva del tubo nervoso, si continua poi da avanti indietro lungo il cervello posteriore in un ampio seno che giunge fino a livello della

capsula uditiva. In questo suo tragitto il vaso, che presso il peduncolo ottico è molto superficiale, diventa sempre più profondo e riceve per lo meno quattro altri vasi confluenti che partono direttamente o indirettamente dal diverticolo anteriore del seno, i quali sono quelli stessi descritti nell'embrione più giovine come vasi 2, 3, 4 e 5, o i loro prolungamenti, come è facile vedere paragonando le figure 12 e 13 con la fig. 18; anzi, è più esatto dire che il grande arco vascolare, il quale gira dietro il cervello, è il risultato della fusione di questi prolungamenti, ovvero rappresenta l'insieme di rami anastomotici che uniscono fra loro gli estremi periferici dei prolungamenti anteriori del seno cefalico.

I rapporti delle arterie mandibolari con le due aorte cefaliche non sono mutati, i vasi sono però più ampi, e quindi anche il seno cefalico è più sviluppato. La comunicazione di questo con i suoi diverticoli anteriori ha luogo ora soltanto ai due lati; nella parte mediana il seno ha una sezione quasi circolare e non si prolunga oltre l'estremo anteriore della corda dorsale che, incurvandosi in sotto, rasenta la parete anteriore di esso. In questo embrione si trova innanzi all'estremo della corda un piccolo vaso trasversale che mette in comunicazione i due diverticoli (*d*) laterali del seno: esiste così una disposizione simile a quella descritta da Miss PLATT nell'*Acanthias*, ma essa non mi pare assolutamente costante negli embrioni di *Torpedine*, giacchè talvolta questo tratto di unione tra i diverticoli si trova anch'esso dietro l'estremo della corda.

La disposizione dei vasi nell'embrione che ha servito alla mia descrizione (embr. 3, fig. 18), non è perfettamente simile nei due lati, ma è fondamentalmente la stessa, e l'asimmetria è più, per così dire, quantitativa anzi che qualitativa: infatti, mentre a destra l'anastomosi del vaso 1 col primo tratto del vaso sotto-cerebrale assume proporzioni considerevoli, e invece il rimanente del vaso sotto-cerebrale e gli altri vasi che vi affluiscono sono molto ridotti, ed è difficile stabilirne con certezza i rapporti — a sinistra quell'anastomosi manca, o per lo meno è talmente ridotta e poco evidente, da non potersene affermare con sicurezza l'esistenza. Un'altra particolarità del lato sinistro è il gran seno sotto-midollare, continuazione posteriore del vaso sotto-cerebrale: esso si termina a fondo cieco, come ho detto, presso l'otocisti e contiene una gran massa di globuli rossi, i quali specialmente nell'estremo posteriore ristretto del seno sono stivati fra loro e si continuano in una specie di blastema da cui sembra si vadano formando (fig. 17 *T.c.s.*). Una simile massa di globuli in formazione ho trovato anche in un altro embrione

presso a poco dello stesso stadio: la figura 19 (tav. 30) rappresenta una sezione orizzontale di questo embrione, dove ancora meglio si vede la posizione di tale massa (la quale però in questo caso si trova dal lato destro, mentre a sinistra vi è un piccolo vaso senza agglomerazione di globuli) tra la capsula uditiva e la massa ganglionare acustico-facciale, all' esterno, e il midollo allungato all' interno.

Queste differenze tra i due lati sono in parte forse dovute a uno sviluppo non perfettamente simultaneo, in parte anche ad usurpazioni collaterali, poichè i sistemi dei due lati sono in comunicazione tra loro per mezzo del tratto di unione tra i vasi *d*; inoltre in questi stadi giovanili i vasi hanno pareti poco definite, e il mesoderma in cui essi si vanno formando, è un tessuto poco compatto, sicchè basta una leggera variazione nell' afflusso del sangue per cambiare il volume di un vaso. Per queste ragioni è facile incontrarsi in differenze apparentemente molto notevoli nella distribuzione dei vasi, tanto tra i due lati di uno stesso embrione, quanto in due embrioni allo stesso punto di sviluppo. Coloro i quali negano ai vasi la proprietà di conservare i caratteri ancestrali e li ritengono elementi molto incostanti, troverebbero in questi fatti un grave argomento in loro favore e una buona ragione per trascurare lo studio dello sviluppo dei vasi. Ma è appunto uno studio superficiale che fa venire a siffatte conclusioni; giacchè, se si estendono le ricerche su di un vasto materiale, e si seguono le trasformazioni dei vasi in un gran numero di stadi embrionali, si cambierà completamente di opinione e si vedrà che lo schema dello sviluppo del sistema vascolare nell' ontogenia di una specie è costante fin nei più piccoli particolari, e le asimmetrie e le variazioni individuali sono fatti puramente accidentali, facili a valutare, i quali, se possono fuorviare un osservatore frettoloso, riescono molto utili talvolta poichè, esagerando lo sviluppo di alcune parti, richiamano, l'attenzione su certi particolari che nelle condizioni normali passerebbero forse inosservati.

Prima di andare oltre nella descrizione delle fasi evolutive dei vasi della testa è bene soffermarci un poco a considerare i fatti fin qui messi in evidenza. Desidero anzi tutto richiamare l'attenzione sul modo come si formano le arterie branchiali. Abbiamo veduto che il primo accenno dell' art. mandibolare si mostra prima che sia formato il cuore, innanzi al fondo cieco intestinale cefalico; solo dopo qualche tempo questa prima coppia di arterie si mette in comunicazione ventralmente col cuore e dorsalmente con le aorte; così pure le arterie ioidee — le quali per altro si cominciano a sviluppare



quando già è formato il cuore, e già questo, per mezzo delle art. mandibolari, è in relazione con le aorte — si differenziano prima nel loro tratto intermedio, verso il mezzo circa della lunghezza del loro arco, e secondariamente si prolungano da una parte col cuore, dall'altra con le aorte; non altrimenti accade per le seguenti arterie branchiali, le quali, come è noto, si vanno sviluppando in ordine di tempo da avanti in dietro. Possiamo dunque formulare la legge che gli archi aortici primitivi non si originano nè dal cuore, nè dalle aorte, ma indipendentemente, nel mezzo del proprio arco viscerale, così che il primo tratto loro a differenziarsi come vaso è quello intermedio. — Questo fatto, che io credo essere primo a notare, mi sembra degno di seria considerazione, per le conseguenze che se ne possono trarre. E in primo luogo mi pare che esso valga a combattere l'opinione già riferita di RABL che gli endotelii provengano sempre da endotelii, poichè il primo abbozzo delle arterie branchiali si forma in mezzo al mesenchima dell' arco viscerale, senza che vi sia traccia di continuità con gli endotelii preformati. Ma più importanti ancora sono le deduzioni che si possono fare in riguardo alla condizione primitiva del sistema vascolare e alla formazione del cuore, e qui è il luogo dove debbo completare la confutazione delle conclusioni del RÜCKERT. già in parte tentata al principio (v. p. 443—446). Il RÜCKERT, pur confermando le osservazioni fatte da P. MAYER sullo sviluppo delle vene sotto-intestinali e delle aorte, non crede poter convenire con lui nel ritenere il cuore primitivamente pari. Il RABL, è vero, non accetta, nè meno su questo punto, le conclusioni di RÜCKERT, ma rimane dubbioso; e, non so veramente con quale criterio, mentre ha tanta fiducia nelle osservazioni di RÜCKERT, ne mostra pochissima in quelle di MAYER. Io già ho detto come mi associassi al RABL nel giudicare oltremodo coscienziose le ricerche di RÜCKERT, ma non posso astenermi dal rivendicare al MAYER il dritto alla medesima lode, tanto più che io vidi, per così dire, nascere il lavoro, e sono stato ora condotto, da ricerche fatte sotto un altro punto di vista, a riconoscere la esattezza delle sue osservazioni e a ritenere in massima parte giuste le conclusioni che egli ne trae. Non avrei rotto questa lancia in pro' del MAYER, se non avessi veduto il suo lavoro soverchiamente trascurato rispetto ad altri in alcuni libri di testo (per es. l'embriologia di O. HERTWIG).

Tornando alle arterie branchiali, io credo che il modo come si originano si spiegherebbe supponendo che esse primitivamente si univano con un tronco longitudinale che decorreva da ciascun lato

(più o meno ventralmente) dell' intestino, come continuazione delle vene sotto-intestinali: esse rappresenterebbero nella testa, come credo sia opinione anche di MAYER, quel che i vasi trasversali (Quergefäße del MAYER) nel troneo e nella coda. È stato solo posteriormente che i due tronchi longitudinali si sono andati sempre più ravvicinando l'uno all' altro, fino a fondersi in un vaso unico al modo stesso come è accaduto per le aorte. — Ma, si obietta, finora, malgrado le più scrupolose ricerche, non si è potuto, neanche dai più strenui sostenitori della primitiva duplicità del cuore, qual' è il MAYER, ad esempio, dimostrare con certezza che esso si origina sempre ontogeneticamente con un abbozzo pari, e dove la duplicità si è trovata, essa è forse dovuta a un fenomeno secondario (chiusura ritardata dell' esofago, BALFOUR, aumento del vitello nutritivo, RABL) il quale ha reso fisicamente impossibile una formazione unica. Quello che dice il MAYER a questo proposito mi sembra degno di considerazione: se il cuore (così egli si esprime a pag. 366) era originariamente impari, e, nel corso della filogenesi, il vitello si fosse accresciuto tanto da ritardare la chiusura dell' esofago, anche la formazione del cuore sarebbe stata in ritardo e si sarebbe compiuta soltanto quando la gola era già chiusa. E perchè, se le ragioni addotte fossero giuste, soggiunge egli, troveremmo le due vene ancora pari nella coda? — È inoltre assolutamente necessario trovare ontogeneticamente due cuori e vederli fondersi in uno, per dedurne la primitiva duplicità dell' organo, e non è logico far questa deduzione da un fatto già noto, cioè la duplicità delle vene intestinali di cui il cuore è continuazione? Poichè, insomma, un poco indietro al cuore e immediatamente innanzi ad esso, nessuno nega la duplicità dei vasi.

Ma perchè, se questa duplicità di origine esiste, si nasconde essa appunto nella regione del cuore, mentre altrove si palesa nella ontogenesi?

La risposta a questa obiezione non mi pare difficile. Lo sviluppo precoce, nell' ontogenesi dei Selacei, delle tasche branchiali e la successiva formazione delle fenditure viscerali, hanno turbato profondamente la primitiva disposizione dei vasi della testa. I tronchi longitudinali che continuavano innanzi le vene sotto-intestinali, non avrebbero evidentemente potuto funzionare dopo l'apertura delle fenditure branchiali; essi si sono perciò a poco a poco (forse in seguito al dilatarsi dell' intestino anteriore) spostati ventralmente fino ad unirsi per formare l'attuale cuore — o deve ammettersi questo, oppure si dovrà supporre che il cuore attuale sia una formazione secon-

daria che secondariamente si è messa in rapporto con i vasi preesistenti, sostituendosi ad una porzione dei primitivi tronchi longitudinali. Comunque sia però, dal vedersi originare le arterie branchiali ai lati dell'intestino, indipendentemente dal cuore e dall' aorta, si è quasi forzati ad ammettere che anche lungo tutta l'attuale regione branchiale, o cardiaca che dir si voglia, esistevano altravolta due vasi longitudinali (vene sottointestinali) da cui quelle arterie si staccavano.

#### Modificazioni della circolazione nella testa e formazione del vaso cerebro-spinale.

Col crescere dell'embrione aumenta man mano la curvatura della testa; l'angolo che il cervello anteriore fa con gli archi mandibolari, diventa sempre più acuto, e la insenatura anteriore in cui si prolunga la cavità boccale tra le basi di questi archi, si comincia ad allargare, iniziando i diverticoli laterali dell' ipofisi, mentre innanzi ad essa il tratto mediano delle cavità premandibolari si accresce acquistando un lume centrale; d'altra parte la corda dorsale si sviluppa maggiormente. È forse in conseguenza di queste modificazioni che le comunicazioni tra il seno vascolare cefalico e i suoi prolungamenti anteriori divengono più difficili. Già abbiamo veduto come i due diverticoli in cui si continuava il seno, sono divenuti più stretti allo loro base e sono rimasti in relazione soltanto con una piccola porzione laterale di esso. Ora (embrione 4) la separazione dei diverticoli dal seno s'è ancora estesa, e, come si vede nella fig. 25 della tav. 30, il tratto di unione è angustissimo. Innanzi al seno il diverticolo (vaso *d*) di un lato comunica sempre con quello del lato opposto per mezzo dell' anastomosi trasversale notata a pag. 451 (v. fig. 22 *S. ip*). Si sono inoltre a poco a poco modificati anche i rapporti del seno con le arterie mandibolari da una parte, e con le aorte cefaliche dall'altra. Allargandosi la bocca in senso trasversale, i due archi mandibolari s' incurvano sempre più, così che, mentre dapprincipio erano paralleli, ora formano insieme un' ellissi, che limita l'apertura boccale; per conseguenza le arterie mandibolari tendono a confluire nel seno non più solo da dietro in avanti e da sotto in sopra, ma anche dall' esterno all' interno; mentre al tempo stesso lo svilupparsi dell' ipofisi tende a interrompere la loro comunicazione col seno.

D'altra parte le due aorte cefaliche si allontanano l'una dall' altra tra i loro due punti di confluenza (e cresce l'angolo sotto cui s'incontrano tanto posteriormente nell' aorta discendente unica, quanto

anteriormente nel seno) e sboccano esse pure nel seno più dall'esterno all' interno.

Le conseguenze di questi mutamenti negli angoli di incidenza dei principali tronchi vascolari tra loro sono notevolissime. Chi ha seguito la descrizione dello stadio precedente, con la scorta della figura 18 (tav. 29), facilmente ricaverà quale era il cammino del sangue: esso per le due grandi vie delle arterie mandibolari era spinto dal cuore verso il seno; quivi una parte, forse la maggiore, passava direttamente nelle aorte cefaliche, dove si univa al sangue portatovi dalle altre arterie branchiali; l'altra andava nei vasi 1 e nei diverticoli anteriori del seno e quindi nei vasi 2, 3, 4 e 5 che con quelli comunicano, seguendo un cammino che, sebbene impossibile a determinarsi con certezza senza l'osservazione diretta sul vivo, deve ritenersi, dal modo come quei vasi si uniscono tra loro, riconducesse il sangue nel seno e quindi anche nelle aorte cefaliche. Altra via non è possibile immaginare. Per i cambiati rapporti dei vasi deve accadere questo, che minor copia di sangue passa dalle arterie mandibolari nel seno (e per la compressione esercitata dalla ipofisi, e per la cambiata direzione delle arterie stesse), e minor copia ancora passa dal seno nelle aorte, e ciò in parte per il mutato angolo d'incidenza delle aorte col seno, in parte perchè il sangue viene più energicamente richiamato in altra direzione per quanto ora dirò.

Abbiamo lasciato nell' embrione della fig. 18 il vaso cerebro-spinale (*V.es*) terminantesi a fondo cieco a livello della capsula uditiva; ora esso si è continuato in dietro fin sotto le radici del nervo ipoglosso, e qui si volge in giù e si versa nel seno cardiaco per mezzo di un tratto trasversale (tav. 31 fig. 48). Stabilitasi così una comunicazione dei vasi anteriori, provenienti dalle arterie mandibolari, con l'estremo venoso del cuore, per mezzo del vaso cerebro-spinale, il sangue è richiamato in questo canale dalla *vis a tergo*, che viene a riattivare la circolazione cefalica. È perciò che il sangue dal seno, anzi che nelle aorte, o per lo meno in quantità maggiore che in esse, si precipita per i diverticoli e i vari vasi anteriori nel grande seno cerebro-spinale.

Dei vasi anteriori 1—5 mi resta a dire qualche cosa. Il vaso 1, costretto tra il diverticolo laterale dell' ipofisi e la porzione laterale della cavità premandibolare, diventa angustissimo e sembra scomparire completamente. Se finisce per atrofizzarsi, non ho potuto appurare con certezza, ma, se pur rimane, esso è talmente ridotto che a fatica vi si può cacciare qualche globulo sanguigno. Il vaso 2



invece assume proporzioni colossali, esso si continua sopra e dietro al peduncolo ottico e, girando intorno ad esso, ritorna in sè stesso allo innanzi; i vasi 4 e 5 si sono fusi in un gran seno, il vaso 3 o è scomparso o si è fuso col 2; il seno formato dai vasi 4 e 5 e il vaso 2 (o  $2 + 3$ ) comunicano per mezzo del noto vaso sotto-cerebrale. Questi vasi rappresentati nella fig. 20 (tav. 30) si lasciano senza difficoltà riconoscere per gli stessi che abbiamo trovati in uno stadio più giovine, più o meno fusi tra loro e aumentati di volume. Se costantemente accada una trasformazione simile, se, cioè, si formino sempre questi grandi seni, e la fusione dei vasi si faccia nello stesso grado e allo stesso modo, non saprei affermare; è ben possibile che vi siano delle piccole variazioni individuali, le quali per altro non hanno grande importanza, nè possono alterare lo schema fondamentale.

Questo punto della evoluzione del sistema vascolare è molto interessante; esso segna la prima tappa verso la circolazione definitiva; ora infatti, per la prima volta, tutto il sangue che esce dal cono arterioso per mezzo dell'arteria mandibolare non va nelle aorte cefaliche, ma una parte di esso torna al cuore per mezzo del gran vaso cerebro-spinale.

Siccome in questo periodo dello sviluppo i cambiamenti nei vasi della testa si succedono rapidamente, è utile paragonare tra loro due embrioni che poco differiscono. Fo seguire per ciò la descrizione fatta sopra sezioni orizzontali di un embrione poco più sviluppato del precedente. Qui troviamo che il seno cefalico si è allungato nel senso dorso-ventrale, e, mentre conserva ancora una sezione presso che circolare sulla sua parte centrale, ai suoi due estremi, dorsale e ventrale, si è schiacciato da avanti indietro, aumentando il suo diametro trasversale, e acquista così sulle sezioni orizzontali, tanto tra l'origine delle due aorte, quanto tra lo sbocco delle art. mandibolari, l'aspetto di un'anastomosi trasversale tra il vaso di un lato e quello dell'altro (tav. 30 fig. 27). Si sono intanto interrotte le comunicazioni tra il seno e i suoi diverticoli anteriori; lo sviluppo della ipofisi e della porzione mediana comune delle cavità pre-mandibolari non sembra estranea a questa interruzione. Questi due organi, infatti, aumentando di volume, comprimono il seno da sotto in sopra verso la sua parte anteriore, rendendo sempre più difficile il passaggio del sangue, fino a farlo cessare completamente e a provocare quindi l'obliterazione dei vasi anteriori. Seguendo sopra sezioni orizzontali, dal dorso verso il ventre, il percorso del seno mediano (fig. 26—31 tav. 30), si vede come esso, giunto dietro al

diverticolo mediano dell' ipofisi, il quale si spinge da sotto in sopra e da dietro in avanti, si divide in due, e ciascuna delle due metà si unisce con l'arteria mandibolare del suo lato, e ventralmente poi si continua in un vaso che può interpretarsi come continuazione e del seno e delle arterie mandibolari; e si dirige un poco allo esterno, dietro al diverticolo laterale dell' ipofisi, nell' angolo formato posteriormente da questo diverticolo e dalla parete della cavità premandibolare del proprio lato, diminuendo rapidamente di volume. — Questo vaso (fig. 29—31  $V_1$ ) ha la medesima posizione e lo stesso decorso di quello descritto in uno stadio più giovine come vaso 1, e molto probabilmente è proprio lo stesso. Abbiamo veduto come il vaso 1, dappprincipio abbastanza sviluppato, si vada poi atrofizzando tanto da far supporre la sua completa scomparsa, quando il sangue portato dalla arteria mandibolare, trovando nuovi e più facili sbocchi attraverso il seno mediano nei vasi anteriori, abbandona i vasi 1 o vi passa soltanto in piccolissima quantità. Interrotte ora le comunicazioni anteriori del seno, è verosimile supporre che una parte del sangue delle art. mandibolari si faccia di nuovo strada nelle art. 1, e queste, riallargandosi, ritornino alla prima dignità, per poi, come or ora diremo, divenire due arterie considerevoli. — Innanzi a ciascuno dei vasi ora descritti se ne trova un altro (fig. 29—31 *v. oft*) che chiamerò fin da ora vena oftalmica, il quale si lascia seguire dorsalmente fin dove il seno cefalico si bipartisce; e quivi sbocca in un sistema di lacune comunicanti con quelle del lato opposto, situate immediatamente innanzi al seno, le quali sono i diverticoli del seno ora separatisi da esso. — I due vasi ( $V_1$  e la vena oft.) vanno da sopra in sotto, ciascuno lungo la parete della cavità premandibolare del suo lato, e dorsalmente al diverticolo laterale dell' ipofisi. Queste due coppie di vasi si continuano ventralmente oltre l'ipofisi, da ciascun lato lungo la parete della vescicola mediana del cervello anteriore, tra questo e la cavità premandibolare, che s'incurva ventralmente seguendo la curva della testa; le arterie 1 sono sempre posteriori e un poco esterne alle vene, ma molto vicine a queste, e in taluni punti l'arteria viene con la vena a così intimo contatto da far credere, che esse sieno la stessa cosa. A misura che i vasi vanno in giù, l'arteria 1 diviene man mano esterna alla vena, costeggia la cavità premandibolare, e impicciolendosi sempre più, si esaurisce nel mesoderma circostante; la vena si continua ancora per un tratto e, a livello dell' estremo anteriore della cavità premandibolare, si esaurisce anch' essa presso una sottile lacuna vascolare che è diretta da avanti

indietro lungo la parete cerebrale e si continua fino al peduncolo ottico.

I vasi situati anteriormente al seno mediano, col quale prima comunicavano, costituiscono ora un sistema di lacune poc' anzi accennate, alquanto irregolari, in molte delle quali non si trova mai traccia di sangue. Non è facile stabilire i rapporti reciproci di esse. Due di queste lacune più grandi e costanti si lasciano seguire a cominciare dal punto dove sboccano le arterie mandibolari nel seno, da ciascun lato, innanzi al seno, fino all' origine delle aorte (fig. 26 *d*); esse sono i due diverticoli anteriori del seno descritti a pag 448; nella loro porzione ventrale quello d'un lato comunica, come faceva prima, con quello dell' altro, per mezzo del ramo anastomotico trasversale il quale passa dorsalmente al diverticolo mediano dell' ipofisi e dietro al punto più dorsale del tratto comune delle cavità pre-mandibolari. È dove le due lacune si uniscono al ramo anastomotico, che in esse vengono a versarsi da ciascun lato le due vene oftalmiche testè descritte.

I vasi che, partendo dai diverticoli anteriori del seno, andavano a fornire il vaso cerebro-spinale, sono ora in parte scomparsi; se ne trovano ancora però qua e là dei residui (fig. 29 *vas.*); il seno cerebro-spinale stesso è per conseguenza in atrofia più o meno completa; la sua porzione anteriore, ovvero cerebrale, sembra anche scomparire del tutto, la posteriore, lungo il midollo allungato, è ancora facilmente riconoscibile, e tuttora in comunicazione con le lacune anteriori al seno, per mezzo di un vaso che è forse quello stesso indicato prima col numero 5.

Come si vede dalla descrizione che precede, a questo stadio le lacune anteriori al seno, separate da questo, non hanno più comunicazioni di sorta col resto del sistema vascolare e sembrano quindi avviarsi alla completa atrofia. Ma questo stato di cose è soltanto transitorio, se pur realmente esiste mai, giacchè forse delle piccole comunicazioni continuano ad esservi, sebbene sfuggano all' osservazione. Ben presto, per modificazioni che accadono nel sistema degli archi branchiali, nuove comunicazioni sorgeranno, e mentre taluni dei vasi primitivi finiranno per scomparire, i più centrali fra essi, le due lacune, primitivi diverticoli (*d*) del seno cefalico, diverranno parte del sistema venoso definitivo.

È intorno all' epoca cui si riferiscono le due precedenti descrizioni che comincia la formazione delle vene branchiali nel modo descritto da DOHRN nello studio 4 (1). Il tratto dorsale dell' arco aortico

primitivo, ovvero arteria branchiale, compreso tra la prima (ossia più dorsale) ansa vascolare che essa manda nel sacchetto entodermico costituente il primo abbozzo di un foglietto branchiale, e l'aorta, non è più in diretta comunicazione col vaso che viene dal cuore, ma col vaso efferente dell'ansa vascolare, perciò quindi innanzi merita il nome di vena branchiale; esso viene prolungato a poco a poco ventralmente, rimanendo sempre posteriore all'arteria, col raccogliere i rami efferenti delle nuove anse vascolari che si vanno formando dall'arteria, e costituisce la vena branchiale posteriore. Questa è la prima a formarsi, come si vede (e come aveva già dimostrato DOHRN) negli archi branchiali; l'anteriore, che poi finisce per diventare la più considerevole, si forma parecchio tempo dopo, e non è dunque come sostiene PARKER (1), se ben l'intendo, la primitiva.

La prima vena a differenziarsi è quella dell'arco ioideo (nel quale, come è noto, essa rimane unica anche allo stato adulto, non formandovisi la vena anteriore). Poco dopo la separazione del tratto dorsale dell'arteria ioidea dal ventrale, come prima porzione della vena, a un dipresso nel punto dove accade tale separazione, si forma dalla vena ioidea un vaso (fig. 46 *com. ioide.*) che, staccandosi quasi ad angolo retto da essa, si dirige in avanti, attraversa tutto lo spessore dell'arco, e, girando intorno all'angolo ventrale della fenditura spiracolare, finisce per entrare nell'arco mandibolare e per confluire con l'arteria di esso. — Questo vaso, descritto da DOHRN e paragonato giustamente a una delle commessure che nei veri archi branchiali mettono in comunicazione la vena posteriore con l'anteriore, viene a rinsanguare la porzione anteriore della arteria mandibolare<sup>1</sup>. Questa quindi innanzi è composta di due tratti, uno ventrale, dal tronco arterioso fino al punto dove in essa confluisce la commessura ioidea, nel quale scorre sangue venoso, e uno più dorsale, dal punto di quell'unione fino al suo sbocco nel seno cefalico, nel quale al sangue proveniente dal cuore si aggiunge il sangue proveniente dai foglietti branchiali, per mezzo della vena ioidea e della sua commessura, sangue, cioè, che ha già respirato (fig. 46 *v. sp.*). È questo tratto anteriore cui DOHRN dà il nome di vena spiracolare<sup>2</sup>, mentre il

<sup>1</sup> Quanto segue si riferisce a uno stadio embrionale più avanzato.

<sup>2</sup> Veramente, secondo DOHRN, l'art. tir.-spir. insieme alla commessura ioidea forma l'art. spir.; la vena spir. rappresenta il vaso efferente. Però, siccome le anse vascolari che costituiscono la branchia spiracolare e si sviluppano molto dopo lo stadio di cui mi occupo, non alterano la primitiva unità del vaso, come risulta dalle ricerche del VIRCHOW, così può dirsi indifferentemente arteria o vena spiracolare quello che di fatti è lo stesso ed unico vaso.



tratto posteriore egli chiama arteria tireo-spiracolare o tireo-mandibolare. — Di questa arteria tireo-spiracolare DOHRN ha supposto, come ho già detto (pag. 447), l'origine dal cono arterioso, non ha potuto però constatarla, poichè egli l'ha studiata sopra stadii embrionali più evoluti, nei quali essa si origina dall'arteria ioidea. Infatti, col prosieguo dello sviluppo, diminuisce il calibro dell'arteria mandibolare, aumenta invece molto quello della ioidea, e la prima si allontana sempre più alla sua origine dall'omonima del lato opposto (al che contribuisce fors' anche lo svilupparsi della tiroide), così che l'estremo anteriore del cono arterioso retrocede e non più si biforca, dietro la tiroide, nelle due a. mandibolari, ma nelle a. ioidee, di cui ora le a. mandibolari sono divenute una ramificazione. Così esse rimangono, a quanto pare per le ricerche di DOHRN, nei Selacei squaliformi e anche in alcuni dei Batoidei, mentre nelle Torpedini esse a poco a poco si atrofizzano e scompaiono affatto. Si confrontino fra loro le fig. 1 (tav. 29), 38 e 32 (tav. 30) che rappresentano l'origine dell'a. mandibolare in tre diversi stadi.

#### Origine del sistema arterioso definitivo.

Nello stadio di cui ora mi occupo, le arterie mandibolari già sono notevolmente ridotte nella loro porzione ventrale fino al punto dove ricevono la commessura ioidea: la dorsale, ossia la vena spiracolare, è invece un vaso considerevole.

Il seno cefalico si è sempre più ridotto e non differisce in ampiezza dai grossi tronchi vascolari; ora esso ha cambiato notevolmente forma e posizione; ha, cioè, retroceduto alquanto ed ha preso la forma di un cono tronco, schiacciato da avanti indietro (a sezione cioè ellittica) che nella sua parte ventrale, larga, si continua da ciascuna parte con le vene spiracolari (tav. 30 fig. 39), nella ristretta, dorsale, con le due aorte. — Queste ora divergono fortemente all'indietro; il tratto di esse tra lo sbocco delle vene ioidee e lo sbocco delle prime vene branchiali si è ridotto notevolmente nel suo calibro (tav. 31 fig. 42); il sangue che è portato dalla vena ioidea passa in parte in questo tratto aortico più angusto, ma la maggior copia, non potendo avervi adito, cambia direzione e cammina da dietro in avanti nel tratto aortico anteriore il quale conserva il calibro primitivo, anzi lo accresce. Conseguentemente anche nel seno cefalico cambia il cammino del sangue e, anzi che da sotto in sopra come prima, esso è ora da sopra in sotto, cioè, verso le vene spiracolari. Queste già non hanno più la direzione che avevano prima come

art. mandibolari, ma tendono ad assumere sempre più quella della commessura ioidea, che aumenta di volume, direttamente da dietro in avanti; la corrente sanguigna che esse trasportano, incontrandosi con quella che viene dal seno da sopra in sotto, dà luogo a una corrente risultante che va da sopra in sotto e da dietro in avanti. Questa corrente trova il suo canale nell'arteria primitiva indicata come  $V_1$ , ovvero (giacchè è difficile acquistare la certezza su tal punto) in un vaso di nuova formazione che occupa lo stesso posto e in cui il sangue ha la stessa direzione<sup>1</sup>, e passa così, ventralmente alla cavità premandibolare, nel vaso cerebro-spinale.

Ora è tempo, per non generar confusione, di cambiare la nomenclatura dei vasi in armonia coi nuovi rapporti acquistati e con la direzione del sangue. Per chi è al giorno dell'angiologia dei Selacei, e particolarmente degli studii del DOHRN sui vasi della testa, non sarà difficile ritrovare nel tratto angusto delle aorte cefaliche tra lo sbocco della vena ioidea e quello della prima vena branchiale (fig. 42 e 46 *r.ao*), la 1<sup>a</sup> radice aortica di HYRTL — nel tratto dorsale (oltre l'arco ioideo) della vena ioidea insieme col tratto anteriore dell'aorta (fig. 46 *car.p*), la carotide comune HYRTL (ex parte) o *car. posteriore* di J. MÜLLER e DOHRN — nel seno cefalico stesso (fig. 42 *s.c*), il tratto comune o chiasma delle carotidi — e nei suoi due prolungamenti laterali ventrali le carotidi interne (MÜLLER e DOHRN) nelle quali si versa la vena spiracolare (DOHRN, vaso anastomotico della 1<sup>a</sup> vena branchiale, HYRTL). Il vaso cerebro-spinale rappresenta dunque anteriormente l'arteria profonda cerebrale, e la sua continuazione posteriore la futura art. medullaris impari. Però questo vaso, che anteriormente ha connessioni arteriose, posteriormente ancora, come nello stadio precedente, si versa nella porzione venosa del cuore e dovrebbe perciò considerarsi come vena; nè è a dimenticarsi che, se la maggior parte del sangue che vi transita è arterioso (proveniente dalla vena ioidea per le due vie della carotide posteriore e della spiracolare), vi è pure una piccola porzione di sangue venoso che viene direttamente dal cuore per mezzo dell'arteria tiro-spiracolare o mandibolare.

Le ulteriori trasformazioni, già note per le osservazioni di DOHRN, consistono nella completa atrofia dell'arteria mandibolare (v. pag. 461)

---

<sup>1</sup> Questo vaso è evidentemente la carotis interna di DOHRN, dunque, anche se esso è lo stesso della primitiva arteriola  $V_1$ , è stato a torto chiamato da Miss PLATT in uno stadio più giovane arteria ophthalmica magna.

e del tratto delle aorte primitive tra la vena ioidea e quella dell'arco branchiale posteriore (si confrontino le fig. 42 e 43 della tav. 31), onde tutto il sangue della vena ioidea va alla testa per mezzo della carotide. — Non insisto maggiormente su questi fatti e sul modo di comportarsi dei vasi branchiali e delle arterie che vanno alla testa negli embrioni più sviluppati e negli adulti, nè sulle differenze che si osservano nelle varie specie di Selacei, poichè di ciò si sono occupati vari autori, e passo ora a descrivere il modo come si forma il sistema venoso<sup>1</sup>.

#### Origine del sistema venoso nella testa.

Abbiamo veduto come, prima della comparsa delle appendici branchiali e del consecutivo sdoppiamento dei vasi branchiali in troneo afferente e troneo efferente, tutto il sangue che dal cuore va alla testa ritorna nelle aorte cefaliche. Il primo vaso che riconduce il sangue dalla testa direttamente al cuore è quello che ho chiamato vaso cerebro-spinale, e che ho detto originarsi dalle anastomosi sotto-cerebrali dei vasi primitivi ( $V_1—V_3$ ), che partono dal seno cefalico, prolungarsi a poco a poco fin dietro alla regione branchiale, poi volgere obliquamente in sotto e, incrociando esternamente l'aorta cefalica del proprio lato, unirsi ventralmente ad essa in un seno trasversale che comunica col seno venoso cardiaco (tav. 31 fig. 46). Questo seno trasversale è il futuro ductus Cuvieri il quale a quell'epoca raccoglie il sangue oltre che dalla porzione posteriore del vaso cerebro-spinale, da un altro vaso, situato immediatamente sotto l'aorta, decorrente longitudinalmente da dietro in avanti (fig. 45), del quale tra poco dirò il modo di formazione, e che è la porzione anteriore della vena cardinale posteriore e servirà forse anche in parte alla formazione del ductus Cuvieri. Su questo punto e sullo sviluppo ontogenetico di tutta la regione del cuore sono però necessarie altre osservazioni.

Poco dopo avvenuto lo sbocco del vaso cerebro-spinale nel cuore, comincia la formazione della vena principale definitiva che sarà destinata a transitare il sangue che ritorna dalla testa, cioè la giugulare o cardinale anteriore. Miss PLATT, per la prima volta, ha notato come una porzione anteriore del seno cefalico si separi dal resto, e, con i vasi che ne partono, passi a far parte del sistema venoso; ma i vasi che ella nella fig. 9 tav. IV indica come inizio

<sup>1</sup> Per maggiori particolari sul sistema arterioso della testa nei Selacei, oltre ai lavori di MÜLLER e HYRTL, si veggano PARKER (1), DOHRN (5) e H. VIRCHOW (1, 2).

delle vene cardinali anteriori, sono, io credo, i vasi cerebro-spinali; la formazione delle cardinali anteriori o giugulari accade più tardi, nel modo che ora dirò. Negli embrioni di Torpedine io ho potuto, come s'è visto, confermare in massima l'osservazione di Miss PLATT e ho detto che dal seno cefalico si separano i due diverticoli anteriori con i vasi che ne partono. Il tronco anastomotico trasversale<sup>1</sup> che esiste, come ho detto, fin da principio tra i due diverticoli, costituisce con essi quel seno venoso che abbiamo veduto trovarsi innanzi al chiasma delle carotidi e che può chiamarsi seno venoso ipofisario (fig. 49 *S. ip*). Nel periodo che segue alla separazione del seno cefalico dai suoi diverticoli, mentre si stabiliscono le vie definitive del sangue arterioso, quei vasi anteriori che prima comunicavano ampiamente col seno, ricevono poco o nulla sangue e sembrano accennare ad atrofizzarsi, e taluni molto probabilmente finiscono realmente per scomparire. Ma il sangue che ora per la via delle carotidi affluisce all'occhio, per mezzo della arteria ophthalmica magna la quale si va formando, e al cervello, per ramificazioni dell'arteria profonda cerebrale, dilaga intorno a questi organi in numerosi seni che in questo periodo si trovano sempre stivati di corpuscoli rossi, e dai quali a poco a poco si vanno formando le arterie e le vene definitive e i capillari tra esse interposti. Così la corrente sanguigna portata dai due tronchi principali, che sono la carotide posteriore e la vena spiracolare, per vie che divengono d'ora in ora più intricate e lunghe, ritorua dagli organi che ha nutriti, e finisce per raccogliersi, in parte usufruendo dei vasi primitivi (che portavano sangue alla testa dal cuore per mezzo delle arterie mandibolari), in parte forse attraversando canali di nuova e più recente formazione<sup>2</sup>, da ciascun lato in due tronchi. Uno viene dalla regione orbitale, decorre più o meno parallelamente alla carotida interna, internamente ad essa, e merita il nome di vena oftalmica; una porzione di esso già era formata in uno stadio precedente ed è stata descritta a pag. 458 (v. fig. 46 e 49). L'altro (fig. 45 e 49 *v. cer*) viene dallo innanzi, raccogliendo il sangue del cervello anteriore e medio. Questi due vasi si riuniscono dorsalmente e lateralmente alla porzione mediana delle cavità premandibolari nel seno ipofisario accresciutosi ora notevolmente. Questo

<sup>1</sup> Esso è senza dubbio l'anastomosi tra i due seni venosi orbitali ovvero seno interorbitale di cui parla il PARKER (2), mentre le porzioni laterali del seno ipofisario, primitivi diverticoli del seno cefalico, sono i seni orbitali.

<sup>2</sup> Non è sempre possibile decidere con sicurezza quali sono i vasi già esistenti e quali i nuovi.



seno venoso per qualche tempo ancora comunica, per mezzo del vaso primitivo 5, col vaso cerebro-spinale, e per mezzo di questo forse manda il suo sangue al cuore; ma poi, atrofizzandosi il vaso 5 (i cui residui ancora si veggono nella fig. 45), si estende a poco a poco da ciascun lato da avanti indietro, unendosi mano mano a lacune che vanno formandosi accanto e dietro ad esso e portano sangue dagli archi branchiali e dalle altre regioni della testa. Si formano così due canali longitudinali, in sulle prime lacunosi e irregolari, poi sempre meglio individualizzanti come vasi, i quali decorrono allo esterno delle aorte cefaliche, ora più, ora meno accostandosi, e finiscono per sboccare ciascuno nell'ultimo tratto del vaso cerebro-spinale del proprio lato. Così, per un certo tempo, il sangue ritorna dalla testa al cuore mediante due grossi tronchi pari che confluiscono prima di giungervi: uno dorsale che è il vaso cerebro-spinale, l'altro ventrale che è la giugulare o cardinale anteriore (fig. 47). Ma col progredire dello sviluppo, la comunicazione tra i due vasi si oblitera (fig. 50), e, mentre quello più ventrale e di più recente formazione, insieme al tratto posteriore dell'altro, costituisce la giugulare definitiva, il vaso cerebro-spinale, divenendo assolutamente arterioso, si continua direttamente all'indietro sotto il midollo spinale e più tardi diventa forse in parte, unendosi a quello dell'altro lato, l'arteria spinale impari dell'adulto.

Per intendere come sia raggiunta la topografia dei vasi della testa dell'adulto bisogna tener presenti i cambiamenti che accadono nella forma della testa e le metamorfosi che subiscono i suoi vari organi. I cambiamenti che avvengono nella posizione reciproca dei vasi e nella loro direzione sono considerevoli, e difficilmente, se non si seguissero nella loro evoluzione, si potrebbero nell'adulto rintracciare i vasi che si trovano nell'embrione. Sebbene le mie osservazioni si arrestino a uno stadio relativamente giovane, già, confrontando tra loro le figure dei vari stadi descritti, si può avere una idea del modo come si muta la topografia. Così ad esempio, vediamo le carotidi assumere una direzione sempre più spiccatamente orizzontale (da dietro in avanti), lo sbocco della v. spiracolare in esse accadere sempre più vicino all'occhio, a quest'organo pure accostarsi il seno venoso che raccoglie il sangue dalla vena oftalmica e dalla cerebrale (seno orbitale di PARKER), ecc. ecc.

### Formazione delle vene segmentali e delle cardinali posteriori.

Le vene segmentali (intercostali, intervertebrali degli autori) precedono di parecchio nella loro comparsa le arterie omonime, e ciò a prima giunta desta meraviglia, perchè non si capisce dove pigliano il sangue che scorre in esse. Ma lo studio del loro sviluppo spiega l'enigma. Quando il vaso cerebro-spinale, che già tante volte ha richiamato la nostra attenzione, si mette in rapporto col cuore per mezzo dell' abbozzo del ductus Cuvieri, non tutto il sangue segue quella via che gli viene aperta, ma una porzione continua oltre indietro nella direzione primitiva del vaso; così da ciascun lato del midollo spinale cominciano a formarsi due rivoli di sangue che a poco a poco si spingono sempre più indietro, e da cui, in corrispondenza dei punti dove le radici nervose superiori si staccano dalla cresta neurale, partono piccole correnti sanguigne che accompagnano i nervi; in modo che innanzi a ciascuna radice nervosa si forma una piccola corrente sanguigna. A misura che il vaso cerebro-spinale va perdendo la sua comunicazione col cuore, in seguito alla formazione della vena giugulare, il sangue che viene dallo innanzi scorre in maggior copia in queste vie che lo continuano posteriormente, e al tempo stesso si apre un altro cammino, parallelo e ventrale al primo, per cui si va spingendo sotto i gangli spinali; e nel suo corso s' incontra naturalmente con i piccoli torrentelli che scorrono lungo le radici superiori, e in parte mischiandosi ad essi scorre da sopra in sotto, in parte continua da avanti in dietro. In altri termini, innanzi a ciascun nervo spinale si forma un vaso trasversale in cui il sangue scorre da sopra in sotto, e questi vasi comunicano tra loro per mezzo di due tronchi longitudinali, uno dei quali scorre a livello delle radici di senso, l'altro più inferiormente (fig. 47 *an.s* e *an.i*). Mentre i tronchi longitudinali si fanno strada all' indietro, i vasi trasversali si cercano una via in giù e, costeggiando i nervi, i primi di essi finiscono per raggiungere la vena giugulare e l'abbozzo del ductus Cuvieri; quelli situati più indietro, giunti sull' abbozzo del rene, si uniscono, dando origine al piccolo tronco longitudinale di cui ho parlato a pag. 463 (fig. 46, 47 e 50); il qual tronco a poco a poco aumenta di volume e viene prolungato posteriormente dai vasi segmentali che uno dopo l'altro vengono a metter capo nell' abbozzo del mesonephros e ivi confondono le loro correnti in una sola longitudinale. Così gradatamente si forma in tutto il tronco, procedendo dall' avanti all' indietro, un sistema di vene segmen-

tali e un tronco longitudinale che le raccoglie, il quale è la vena cardinale posteriore.

Meglio che dalla descrizione si intenderà il processo dalle figure.

#### I vasi segmentali nel tronco e nella coda.

Tutti gli autori, antichi e recenti, si accordano su per giù nelle loro descrizioni a considerare questi vasi come tipicamente metamerici, se non che non sempre nell'adulto questa disposizione si conserva. Il modo loro di comportarsi nei vari stadi embrionali è stato finora poco studiato; e, oltre alle osservazioni di K. E. VON BAER e di C. VOGT, le quali versano esclusivamente sui pesci ossei, non si trovano, per quel che so, nella letteratura altre notizie se non quelle dateci dal MAYER e dal DOHRN. — DOHRN (5 pag. 381) si occupa soltanto delle arterie che egli chiama Vertebralarterien e che egli ha studiato su embrioni di *Scyllium* (*canicula* e *catulus*), di *Pristiurus* e di *Mustelus vulgaris*. Egli dice che esse si sviluppano in un'epoca alquanto posteriore a quella della formazione dei vasi branchiali, delle carotidi e dell'aorta, e ne descrive la disposizione metamERICA, soggiungendo che questa è evidentissima nel tronco tra le due estremità, meno chiara più allo innanzi, dove è alquanto irregolare. In generale tutta la sua descrizione mi sembra conforme ai fatti.

Prima che vi sia ancor traccia di arterie segmentali, sono già formate in tutto il tronco, nel modo poc' anzi detto, le vene segmentali, e quando cominciano ad apparire le arterie queste si formano immediatamente innanzi e in dentro di ciascuna vena; negli embrioni di Torpedine, l'arteria è situata rispetto alla vena molto più profondamente (tav. 31 fig. 52), mentre in quelli di *Mustelus* i due vasi sono vicinissimi tra loro e spesso si toccano.

Nei *Mustelus* anzi, la esile arteriola che si va formando è così intimamente addossata alla parete della vena (la quale è un vaso di considerevoli dimensioni) che talvolta nello studiare le sezioni nasce il dubbio che essa si formi in parte a spese della vena, e si sarebbe per fino tentati di credere che il lume dell'arteria si segregghi a poco a poco da quello della vena; ma la stranezza di un tal fatto e la grande difficoltà che presenta l'osservazione, consigliano un completo riserbo. Comunque sia, le arterie vanno aumentando di volume, pur rimanendo sempre molto più piccole delle vene, e, per un certo tempo, in tutto il tronco a ciascun segmento e per con-

seguenza a ciascun ganglio spinale, corrispondono un'arteria e una vena (fig. 53). Il differenziamento tanto delle vene quanto delle arterie procede, come per le ultime osservò DOHRN, dall'innanzi all'indietro, sicchè accade di trovare nei segmenti anteriori del tronco già i due vasi, mentre nei posteriori vi è la sola vena.

Verso la coda, l'arteria di ciascun segmento si differenzia sempre più lontano (più innanzi) dalla vena, e nella coda questa distanza è cresciuta tanto che, mentre la vena, come nel tronco, si trova a egual distanza tra due gangli nervosi, l'arteria è immediatamente dietro al ganglio anteriore, così che tra i due vasi intercede uno spazio presso a poco eguale a un mezzo segmento, e così ciascun segmento codale non ha, come quelli del tronco, due vasi, ma un solo che è alternativamente un'arteria o una vena (fig. 55). Questo fatto è stato già notato nell'adulto dal MAYER (2 pag. 329); il quale giustamente ne trae la conclusione che le vertebre codali sono da considerarsi come metà di quelle del tronco. L'embriologia viene fortemente in appoggio a questo modo di vedere, poichè dimostra come dapprincipio la regione codale è divisa dalle vene in segmenti eguali a quelli del tronco ed egualmente composti: e secondariamente, per la comparsa delle arterie, ciascun segmento vien suddiviso in due. È importante notare, che la comparsa delle arterie precede nella coda la formazione dei corpi vertebrali, e, come spero poter dimostrare in un prossimo studio sullo sviluppo della colonna vertebrale, che tanto le arterie come le vene sembrano avere una non lieve influenza sulla formazione dei segmenti vertebrali, dei quali in certo modo circoscrivono e determinano il territorio.

Secondo MAYER (ibid.) nell'adulto a ogni vertebra del tronco corrisponde un'arteria e una vena segmentale, — *allerdings nur schematisch* — soggiunge egli molto opportunamente; giacchè infatti, secondo le descrizioni dei varii autori le cose stanno in modo alquanto diverso e si può, senza scendere a particolari, ritenere che la disposizione metamerica delle vene e delle arterie del tronco è nell'adulto tutt'altro che regolare. — Anzi, durante lo sviluppo embrionale medesimo, la disposizione dei vasi segmentali innanzi descritta si modifica, e allo stadio in cui ciascun segmento del tronco possiede un'arteria e una vena, ne succede un altro in cui per l'atrofia or di uno, or dell'altro vaso, si trovano alternativamente, come nella coda, un'arteria e una vena (fig. 54).

Ai lati della colonna vertebrale, che va formandosi, si trova un tronco (fig. 54) che unisce le vene segmentali; il quale si suddivide



spesso in plessi più o meno complicati e forse dà infine origine ai capillari di quella regione. È per mezzo di questo vaso (o dei plessi che se ne originano) che si stabiliscono durante lo sviluppo ulteriore delle vie collaterali le quali, trasportando il sangue da una vena all'altra, mantengono ininterrotta la circolazione quando una vena si va atrofizzando come ho detto che accade.

#### Considerazioni sulle condizioni primordiali del sistema vascolare.

DOHRN, parlando della circolazione del sangue nella testa, dopo varie considerazioni sulle aorte e sulle carotidi, si domanda se negli antenati dei pesci abbia sempre esistito una separazione tra sistema carotideo e sistema aortico, e continua con le seguenti considerazioni, che traduco quasi letteralmente (v. 15. Studie pag. 374). Se noi troviamo effettuato il cambiamento di direzione della corrente sanguigna nel tratto dell'aorta primitiva che corrisponde all'arco glossofaringeo, se ci è lecito inoltre concludere dall'esistenza di ciò che HYRTL chiama primo arco aortico degli Squali, che altravolta — se non pure oggigiorno, il che forse sarebbe dimostrabile — una porzione del sangue proveniente dalla carotide posteriore, cioè dalla vena ioidea, si versava nell'aorta — che cosa ci vieta di ammettere, che anche la vena spiracolare dava altravolta il suo sangue nell'aorta, per mezzo di quel tratto del tronco vascolare primitivo cui oggi diamo il nome di carotide posteriore? — E, per spiegare, come in tal caso la testa sarebbe stata fornita di sangue, DOHRN spinge oltre la sua ipotesi e suppone che il vaso spiracolare neppure sia stato il primo arco vascolare, ma che negli antenati dei pesci vi siano stati innanzi ad esso ancora altri archi arteriosi, i quali portavano sangue dal cono arterioso ai grossi tronchi vascolari che percorrono tutto il corpo, dalla testa alla coda, sotto i nomi di carotide interna, carotide posteriore e aorta.

Questa ipotesi, che non fa meraviglia a chi conosce le idee di DOHRN sulle condizioni primitive della testa, e che naturalmente si connette intimamente all'altra, secondo la quale nella bocca attuale dei Vertebrati ed innanzi ad essa sarebbero da riconoscersi i resti di archi e di fenditure branchiali ora spariti, trova, se non sbaglio, nei fatti ora riferiti, un'ampia conferma: e se DOHRN non l'ha potuta giustificare del tutto con l'aiuto dell'ontogenia, ciò è dipeso dall'aver egli studiato stadi embrionali troppo avanzati.

Il PARKER e l'AYERS, i quali pure ammettono che originariamente esistevano altri archi aortici anteriori agli attuali, hanno tratto le loro

conclusioni dallo studio di forme adulte e da considerazioni poggiate quasi esclusivamente sull'anatomia comparata, e questo metodo, che io reputo erroneo, li ha naturalmente condotti a risultati falsi; i loro schemi degli archi aortici primitivi sono ingegnosi ma artificiali. Senza scendere qui a una critica particolareggiata di questi lavori, che contengono per altro osservazioni molto interessanti, io credo sufficiente dimostrare l'errore del metodo.

Per conoscere le probabili condizioni primitive della testa dei Vertebrati bisogna studiarla nei primi stadi del suo sviluppo, e certo, quanto meno vi si trovano trasformati e complicati i vari sistemi organici, tanto più chiaramente possiamo giudicare degli elementi primi che la componevano. La verità di quest'asserzione è dimostrata luminosamente dai recenti studi embriologici che hanno mano mano atterrato gli edifizii a gran fatica innalzati dall'anatomia comparata »pura«, e sempre altri ne vanno diroccando, e non basta: studiando attentamente i primi stadi embrionali, s'è visto che molte conclusioni basate sulla osservazione di stadi più avanzati dovevano o abbandonarsi o modificarsi.

Il problema stesso, oggidi in così gran voga, della metameria della testa è un buonissimo esempio di quanto ora ho detto; dalle tre vertebre okeniane agli odierni 15 e 20 segmenti di DOHRN e di KILLIAN, molti schemi sono stato fatti e demoliti, e ora, che si sono andati a cercare i segmenti della testa nell'epoca stessa in cui si formano gli altri segmenti del corpo, ora soltanto si è trovato, io credo, il metodo buono, che ha già dato, con molto minor fatica, risultati molto più attendibili.

Per la ricerca degli archi aortici preorali deve necessariamente seguirsi lo stesso metodo. PARKER e AYERS costruiscono invece gli archi a un dipresso come OWEN faceva le sue vertebre cefaliche, senza curarsi della origine e del significato degli elementi che li compongono; così vengono messi insieme dei vasi che si formano in epoche molto diverse e soltanto tardi per nuovi scopi si uniscono, e sono dichiarati per un dato arco aortico. Non è realmente possibile nell'adulto e nè anche nell'embrione, se questo è già troppo sviluppato, rintracciare le condizioni primitive del sistema vascolare.

Un'arco aortico nella sua più semplice espressione è un vaso unico che dal cuore va nell'aorta, e soltanto come tale merita veramente il suo nome. Oramai è noto che questa è la condizione primitiva dei vasi branchiali; DOHRN ha già da tempo dimostrato

che il primo e unico vaso che si trova in un arco branchiale è l'arteria la quale dal prolungamento anteriore del cono arterioso va ad unirsi dorsalmente all' aorta: a quell' epoca non vi è ancora traccia di appendici branchiali; e quando queste cominciano a svilupparsi, allora soltanto comincia pure a formarsi una vena branchiale, la quale secondariamente si unisce all' aorta, usurpando il posto fino ad allora occupato dall' estremo dorsale dell' arteria.

In uno stadio ancora più giovine, come ho detto sopra, l'arco aortico mandibolare è il solo formato; le altre arterie si formano successivamente, con l'ordine cronologico stesso secondo cui si differenziano gli archi branchiali, da avanti indietro. Ora, se archi aortici vi sono mai stati innanzi all' arteria mandibolare, è logico supporre che essi nella loro formazione seguivano la stessa legge degli altri, cioè che essi erano costituiti dapprima da una sola arteria branchiale. Quanto all' epoca della loro comparsa vi sono da fare tre ipotesi: o essi, come gli archi posteriori, si differenziano da avanti in dietro, e sono allora in ordine di tempo anteriori all' arteria mandibolare; o appaiono contemporaneamente a questa; o, finalmente, l'arteria mandibolare è il primo arco ad apparire, e poi si vanno differenziando tanto quelli situati avanti quanto quelli dietro di essa: ad ogni modo gli archi anteriori si dovevano formare a una epoca non molto lontana dalla comparsa dell' arteria mandibolare.

Il seno cefalico e i suoi diverticoli anteriori sono infatti contemporanei nella loro comparsa all' arteria mandibolare, e di poco precedono la formazione delle arterie branchiali posteriori. È a quest' epoca, nell' arteria mandibolare, nel seno e nei vasi che con essi si connettono, che bisogna ricercare le tracce degli archi aortici ora scomparsi, o rinunziarvi addirittura.

Nel prosieguo dello sviluppo non si può più parlare di archi aortici primitivi, e l'arteria mandibolare medesima e i vasi situati innanzi ad essa, subiscono metamorfosi tali da non essere più riconoscibili per chi non li ha seguiti fin dalla loro origine. Tutte le connessioni successive che essi contraggono sono, come abbiamo veduto, di carattere decisamente secondario, e corrispondenti allo sviluppo ulteriore degli altri organi della testa i quali si allontanano sempre più dalle condizioni originarie.

Io credo inoltre che questi archi aortici primitivi sono i soli che si trovano nell' ontogenesi di tutti i Vertebrati, e che è poco probabile che esistano, nei sistemi vascolari delle diverse classi, dei tronchi omologhi tra loro oltre quelli che formavano parte di

quel sistema primitivo. — Con ciò viene a toccarsi una questione anche più complessa, quella, cioè, del valore fisiologico delle fenditure branchiali. Poichè quel sistema di archi aortici primitivi si trova nei Pesci soltanto prima della comparsa dei foglietti branchiali, cioè prima che le branchie acquistino la loro funzione respiratoria, si potrebbe dimandare, che cosa dunque sono le fenditure branchiali, e che cosa i vasi branchiali primitivi dal punto di vista fisiologico?

Se la nostra attuale ignoranza non ci permette di rispondere in modo soddisfacente a un simile quesito, non perciò dobbiamo vedere necessariamente in una fenditura branchiale il precursore di una branchia come quelle che funzionano nei Pesci e negli Anfibi. Il fatto che nei Pesci le fenditure branchiali si formano molto prima della comparsa delle appendici vascolari degli archi, e lo sviluppo completo di una vera branchia avviene relativamente molto tardi nell'ontogenesi (come esempio calzantissimo potrebbe, più di tutte, servire la branchia spiracolare) mi pare renda probabile che sia esistito nella filogenesi dei Pesci (e di tutti i Vertebrati) un animale provvisto di fenditure viscerali semplici, le quali nulla vieta ritenere che potessero anche servire alla respirazione; esse anzi esistevano forse lungo tutto l'intestino, val quanto dire in tutta la lunghezza del corpo, dal capo alla coda, e a ciascuna di esse corrispondeva una coppia di vasi trasversali (quelli descritti da MAYER e RÜCKERT nel tronco e nella coda, e nella testa le attuali arterie branchiali e i vasi preorali) che univa i due tronchi longitudinali ventrali a quelli dorsali. A poco a poco la regione respiratoria dell'intestino si è andata (per ragioni in massima parte ignote) circoscrivendo, e ne è venuto come conseguenza l'aumento di funzionalità di ciascuna branchia. La branchia propriamente detta, con vasi afferenti, reticolo capillare, e vasi efferenti si è formata nei Pesci, perciò io credo che le vene branchiali e i vasi che ne derivano sono organi secondari di cui si possono trovare complete omologie soltanto tra i Pesci e forse tra gli Anfibi, e non credo punto necessario, anzi credo illogico, ammettere la presenza di una branchia funzionante (con appendici ecc.) altravolta dove oggi troviamo tracce di una fenditura viscerale scomparsa.

Io sono dunque perfettamente d'accordo con Miss PLATT nel considerare i vasi che partono dalle arterie mandibolari quali archi aortici primitivi preorali, e aggiungo alcune considerazioni sul modo come, in questo ordine di idee, si può interpretare il seno cefalico. Questo per la sua posizione e pel modo come si forma, mentre rap-



presenta nella sua porzione ventrale la continuazione delle arterie mandibolari, nella dorsale è continuazione delle aorte cefaliche; esso è costituito, secondo me, dalla fusione di elementi vascolari ventrali e dorsali, ossia di vari archi aortici primitivi, i quali erano in tutto simili a quelli che ora troviamo dietro la bocca, ma poi, per la scomparsa del tratto intestinale preorale, per lo sviluppo del cervello (e la conseguente curvatura che subisce la porzione anteriore della testa), per la formazione dell' attuale bocca e forse ancora per altre cause, si sono fusi tra loro tanto nel senso antero-posteriore quanto in quello dorso-ventrale, dando origine all' ampio seno che si trova nell' ontogenesi dei Selacei. Ma anche allo innanzi del seno esistevano altri archi dei quali si trovano residui evidenti in quei vasi che dappprincipio partendo dal seno nel seno ritornano.

Una numerazione e più precisa identificazione di questi archi aortici preorali è ardua impresa, poichè all' epoca in cui essi si mostrano, tutta l'anatomia della testa dimostra che già grandi metamorfosi sono accadute. Ma del resto non mi pare che il perno della questione sia nel numero e nella disposizione degli archi anteriori, al modo stesso come non reputo di primissima importanza pel problema della metameria della testa, lo stabilire con certezza il numero dei segmenti che la componevano; di alcuni archi aortici, come di alcuni segmenti mesodermici, ha potuto anche, nel corso della filogenesi, sparire ogni traccia d'individualità, ma ciò non rende meno probabile che la testa fino al suo estremo anteriore era composta di segmenti come il tronco, nè che fino a quell' estremo si continuavano i vasi longitudinali ventrali (vene sotto-intestinali), i dorsali (aorte) e gli archi aortici primitivi che li congiungevano.

### Letteratura.

- Ayers, H., The morphology of the Carotids, based on a Study of the blood-vessels of *Chlamydoselachus anguineus*, Garman. in: Bull. Mus. Harvard Coll. Vol. 17 1891 pag. 191.
- Balfour, F., Elasmobranch Fishes, e: Comparative Embryology Vol. 2.
- Corning, H. K., Zur Frage der Blutbildung aus dem Entoderm. in: Arch. Mikr. Anat. 36. Bd. 1890 pag. 516.
- Dohrn, A., 1. Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. 4. Die Entwicklung und Differenzirung der Kiemenbogen der Selachier. in: Mitth. Z. Stat. Neapel 5. Bd. 1884 pag. 102.
- 2. 7. Entstehung und Differenzirung des Zungenbein- und Kieferapparates der Selachier. *ibid.* 6. Bd. 1885 p. 1.
- 3. 11. Spritzlochkieme der Selachier etc. *ibid.* 7. Bd. 1887 p. 12S.

- Dohrn, A., **4.** 13. Über Nerven und Gefäße bei *Ammocoetes* und *Petromyzon Flaneri*. *ibid.* 8. Bd. 1888 pag. 233.
- **5.** 15. Neue Grundlagen zur Beurtheilung der Metamerie des Kopfes. *ibid.* 9. Bd. 1890 pag. 330.
- Gütte, A., Entwicklungsgeschichte des Flussneunauges (*Petromyzon fluviatilis*). 1890.
- Hoffmann, C. K., Über die Entstehung der endothelialen Anlage des Herzens und der Gefäße bei Hai-Embryonen (*Acanthias vulgaris*). in: *Anat. Anzeiger* 7. Jahrg. 1892 pag. 270. [Ho avuto troppo tardi occasione di leggere questa nota, per poterne tener conto nel testo.]
- Mayer, P., **1.** Über die Entwicklung des Herzens und der großen Gefäßstämme bei den Selachiern. in: *Mitth. Z. Stat. Neapel* 7. Bd. 1887 pag. 335.
- **2.** Über Eigenthümlichkeiten in den Kreislauforganen der Selachier. *ibid.* 8. Bd. 1888 pag. 307.
- Parker, T. Jeffery, **1.** On the blood-vessels of *Mustelus antarcticus*, a contribution to the morphology of the vascular system in the Vertebrata. in: *Phil. Trans.* Vol. 177 1887 pag. 655.
- **2.** Note to a Paper on the Blood-vessels of *Mustelus antarcticus*. in: *Proc. R. Soc. London* Vol. 42 1887 pag. 437.
- Platt, Julia B., A Contribution to the Morphology of the Vertebrate Head, based on a Study of *Acanthias vulgaris*. in: *Journ. Morph.* Boston Vol. 5 1891 pag. 79.
- Rabl, C., Theorie des Mesoderms. in: *Morph. Jahrb.* 15. Bd. 1889 pag. 113.
- Rückert, J., **1.** Über die Entstehung der endothelialen Anlagen des Herzens und der ersten Gefäßstämme bei Selachier-Embryonen. in: *Biol. Centrabl.* 8. Bd. 1888 p. 385.
- **2.** Über die Entstehung der Excretionsorgane bei Selachiern. in: *Arch. Anat. Phys.* Anat. Abth. Jahrg. 1888 pag. 205.
- Schwink, J., Über die Entwicklung des Herzendothels der Amphibien. in: *Anat. Anzeiger* 5. Jahrg. 1890 pag. 207.
- Virchow, H., **1.** Die Augengefäße der Selachier und die Verbindung derselben mit den Kopfgefäßen. in: *Arch. Anat. Phys.* Phys. Abth. Jahrg. 1890 pag. 169.
- **2.** Die Spritzlochkieme der Selachier. *ibid.* p. 177.
- Wenckebach, K. F., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Knochenfische. in: *Arch. Mikr. Anat.* 28. Bd. 1886 pag. 225.

### Spiegazione delle tavole 29 a 31.

*a. ioid.* arteria ioidea  
*am.* arteria mandibolare  
*an. i.* tronco anastomotico inferiore  
*an. s.* tronco anastomotico superiore  
*ao.* aorte cefaliche  
*ao. a.* aorta addominale  
*a. s.* arterie segmentali  
*Aud.* otocisti

*B.* bocca  
*B<sub>1</sub>—B<sub>3</sub>.* archi branchiali  
*Br.* cavità dell' intestino branchiale  
*C.* cuore e tronco arterioso  
*C. A., C. M., C. P.* cervello anteriore, medio, posteriore  
*car. i.* carotide interna  
*car. p.* carotide posteriore

<i>cav.ioid.</i> cavità cefalica ioidea	<i>S.C.</i> seno vascolare cefalico
<i>cav. 1<sup>a</sup> e 2<sup>a</sup></i> cavità cefalica premandibolare e mandibolare	<i>S.Cuv.</i> seno di CUVIER
<i>Ch.</i> corda dorsale	<i>S.ip.</i> seno venoso ipofisario
<i>Com.</i> commessura o cresta nervosa	<i>SP.</i> fenditura spiracolare
<i>com.ioid.</i> commessura vascolare ioidea	<i>Tir.</i> tiroide
<i>cost.</i> abbozzo delle costole	<i>vas.</i> vasi
<i>c.v.</i> abbozzo della colonna vertebrale	<i>v.c.</i> vena cardinale posteriore e codale
<i>d.</i> diverticoli vascolari del seno cefalico	<i>v.cer.</i> vena cerebrale
<i>g.c.</i> ganglio ciliare	<i>v.c.s.</i> vaso cerebro-spinale
<i>g.s.</i> gangli spinali	<i>v.g.</i> vena giugulare
<i>inf.</i> infundibulo	<i>v.gl.</i> vena glossofaringea
<i>ip.</i> ipofisi	<i>v.ioid.</i> vena ioidea
<i>M.S.</i> midollo spinale	<i>v.oft.</i> vena oftalmica
<i>oc.</i> occhio e peduncolo ottico	<i>v.s.</i> vene segmentali
<i>r.ao.</i> 1 <sup>a</sup> radice aortica di HYRTL	<i>v.sp.</i> vena spiracolare
<i>r.m.</i> radice nervosa di moto	<i>V<sub>1</sub>—V<sub>5</sub></i> vasi primitivi della testa
<i>r.s.</i> radice nervosa di senso	* Sbocco della giugulare nel vaso cerebro-spinale.

I numeri romani indicano i nervi o i gangli cefalici corrispondenti.

#### Tav. 29.

Fig. 1—18 (*Torpedo ocellata*).

Fig. 1—5. Sezioni orizzontali di un embrione lungo mm. 5,5, tra *I* e *K* di BALFOUR (Embrione 1<sup>1</sup>). La 1<sup>a</sup> e la 2<sup>a</sup> fenditura viscerale (spiracolare e ioidea) sono aperte, la 3<sup>a</sup> e la 4<sup>a</sup> prossime ad aprirsi, la 5<sup>a</sup> accennata come diverticolo entodermico che non ancora ha raggiunto l'ectoderma. La capsula uditiva è una semplice insenatura aperta in tutta la sua estensione. Degli archi aortici è formato soltanto il mandibolare. (Le figure si seguono dal ventre al dorso.) Ingr. 57

Fig. 1. Biforcazione del tronco arterioso, dietro l'abbozzo della tiroide, nelle arterie mandibolari.

Fig. 2. Fenditura boccale fiancheggiata dalle arterie mandibolari.

Fig. 3. Porzione dorsale delle art. mandib. dietro alla massa mesodermica preorale.

Fig. 4. Fusione delle art. mandibolari.

Fig. 5. Seno cefalico e suoi diverticoli vascolari anteriori.

Fig. 6—9. Sezioni sagittali di un embrione coetaneo o di poco più giovine del precedente. (Le figure si seguono dall' esterno all' interno.) Ingr. 57.

Fig. 6. Prima porzione dell' arteria ioidea che si forma nel mesoderma dell' arco.

Fig. 7. Dietro la cavità mandibolare ne esiste un' altra la cui comunicazione con la prima si vede nella figura precedente.

Fig. 8. Anche la cavità premandibolare è doppia.

Fig. 9. Seno cefalico che comunica indietro con l'aorta, art. mandibolare, porzione mediana e ventrale della 1<sup>a</sup> cavità cefalica.

<sup>1</sup> Gli embrioni sono numerati progressivamente secondo la loro età.

- Fig. 10. Estremo ventrale della cavità premandibolare, ingrandito maggiormente, per mostrare come essa comunichi con un' altra piccola cavità che le è anteriore.
- Fig. 11—16. Sezioni sagittali di un embrione poco più giovine dello stadio *K*, lungo 7 mm. (Embrione 2). Sono aperte le fenditure viscerali 1—4, la 5<sup>a</sup> è prossima ad aprirsi. L'otocisti è ora un sacco che comunica ampiamente con l'esterno. Comincia l'invaginazione della vescicola ottica secondaria. (Le figure si seguono dall' esterno all' interno.) Ingr. 45.
- Fig. 11. Sbocco dell' art. ioidea nell' aorta. In questo punto sembra esservi una comunicazione tra l'aorta e il seno sotto-midollare.
- Fig. 12. Cominciano a formarsi dal seno cefalico, e propriamente dai suoi diverticoli, i vasi anteriori primitivi della testa ( $V_2$ — $V_5$ ); dall' arteria mandibolare si stacca un piccolo vaso ( $V_1$ ) che si dirige verso l'occhio.
- Fig. 13. Questa figura, insieme alla precedente e alle seguenti (14 a 16), mostra i rapporti tra il seno cefalico, i vasi anteriori, l'arteria mandibolare e l'aorta.
- Fig. 17 e 18. Sezione sagittale (17) e ricostruzione (18) da sezioni sagittali di un embrione (No. 3) presso a poco dello stadio *K*. La 5<sup>a</sup> fenditura viscerale è appena aperta. L'otocisti somiglia ad una storta a collo cortissimo. L'invaginazione della vescicola ottica secondaria è molto progredita; la vescicola primitiva è ora, sulle sezioni, un' angusta fenditura falciforme; dirimpetto all' invaginazione è già formato l'abbozzo del cristallino come zona di proliferazione ectodermica. Nel margine posteriore dell' arco ioideo e del glossofaringeo è formata una piccola appendice branchiale in cui si spinge l'arteria. Ingr. 57.
- La fig. 18 è una parziale ricostruzione del lato sinistro (nel comporre la tavola la figura è stata capovolta) che mostra la topografia dei vasi della testa — vi si veggono quattro archi aortici, il mandibolare completo, i seguenti tagliati nella loro porzione più esterna. Le aorte cefaliche (di cui naturalmente una sola si vede nella figura) sono due grossi tronchi, di calibro uniforme, che ricevono sangue direttamente dal cuore, per mezzo delle arterie branchiali e dei vasi anteriori al seno cefalico.
- Si è formato per le anastomosi sotto-cerebrali dei vasi 1—5 un grosso tronco pari, *V.c.s.* (vaso cerebro-spinale) che si continua indietro fin sotto l'otocisti e termina a fondo cieco in un ammasso di corpuscoli sanguigni, come più chiaramente si vede nella fig. 17 e nella fig. 19 (tav. 30).

### Tav. 30.

Fig. 19—41. *Torpedo ocellata*.

- Fig. 19. Sezione orizzontale a livello dell' otocisti di un embrione poco più sviluppato del precedente — vi si vede a destra un ampio seno gremito di corpuscoli di sangue. Ingr. 57.
- Fig. 20—25. Ricostruzione (20) parziale del lato destro su sezioni sagittali, e sezioni sagittali (21—25) di un embrione che corrisponde allo stadio *L* (Embrione 4). La 6<sup>a</sup> fenditura viscerale è prossima ad



aprirsi. L'otocisti si è sviluppata maggiormente e ora rimane in comunicazione con l'esterno per mezzo di un peduncolo cavo rivolto all' indietro (abbozzo del dotto endolinfatico). Il cristallino è separato dall' ectoderma.

La prima appendice branchiale dell' arco ioideo e quella del glossofaringeo si sono notevolmente allungate: in esse l'arteria forma un' ansa il cui ramo efferente si continua nel tratto dorsale dell' arteria stessa, formando così la prima porzione della vena branchiale — ventralmente alla prima appendice, nell' arco ioideo, si è già sviluppata una seconda ansa; nel 2° arco branchiale vero (4° arco viscerale) è pure iniziata una piccola appendice Ingr. 57.

Fig. 20. I vasi anteriori 1--5 hanno acquistato maggior sviluppo e si sono in parte fusi. Intorno al peduncolo ottico s'è formato un grosso anello vascolare.

Fig. 21. Connessioni dei vasi anteriori con l'aorta e col vaso sotto-midollare (lato sinistro).

Le fig. 22--25 si seguono dall' interno all' esterno, alla fig. 25 fa seguito la 21.

Fig. 22. Sezione mediana del seno cefalico e dell' anastomosi tra i suoi diverticoli anteriori o seno ipofisario (*S. ip.*).

Confrontando tra loro queste figure si vede come la comunicazione del seno con i suoi diverticoli anteriori si è fatta molto angusta.

Fig. 26--31. Sezioni orizzontali di un embrione più avanzato del precedente, stadio *M?* (Embrione 4). Tutte le fenditure viscerali sono aperte. L'otocisti si è molto sviluppata tanto in senso dorso-ventrale quanto da avanti in dietro; il dotto endolinfatico si è molto allungato. Il cristallino ha acquistato una piccola cavità centrale. Nei margini posteriori dei primi quattro archi branchiali cominciano a svilupparsi le appendici vascolari. Le arterie mandibolari si originano ancora dal tronco arterioso. (Le sezioni si seguono dal dorso verso il ventre.) Ingr. 45.

Fig. 26. Seno cefalico e diverticoli del seno, ora separati da questo.

Fig. 27. Sbocco delle art. mandibolari nel seno.

Fig. 28. Vasi che costeggiano l'ipofisi.

Fig. 29--31. Percorso dei  $V_1$  e delle vene oftalmiche.

Fig. 32--37. Sezioni orizzontali di un embrione più sviluppato del precedente (Embrione 9). Anche nel 5° arco branchiale si trovano appendici branchiali filiformi, e nel 2°, 3° e 4° già sono iniziate le appendici vascolari del margine anteriore. Ingr. 30.

Fig. 32. Corrisponde alla fig. 35. Le art. mandibolari sono in completa atrofia, esse rappresentano ora due esili ramificazioni delle art. ioidee.

Fig. 33. Arteria mandibolare atrofizzata, maggiormente ingrandita (140).

Fig. 34. Sbocco della vena spiracolare nella carotide posteriore, origine delle carotidi interne; vene oftalmiche. — Corrisponde alla fig. 39.

Fig. 35. Seno cefalico (chiasma delle carotidi) dorsalmente allo sbocco delle vene spiracolari; innanzi ad esso è il seno venoso ipofisario in cui mettono capo le vene oftalmiche segnate nella fig. precedente.

Fig. 36. Seno venoso ipofisario e lacune venose che con esso si uniscono ventralmente al tratto comune delle cavità premandibolari. Le lacune venose sono i residui dei diverticoli anteriori del seno e

dei vasi che da quelli partivano, portando il sangue nel vaso cerebro-spinale. La figura è composta da varie sezioni.

- Fig. 37. Sezione immediatamente dorsale alla precedente e corrispondente presso a poco alla fig. 41. Le parti laterali del seno ipofisario sono molto aumentate di volume e rappresentano l'inizio delle vene giugulari. La porzione dell'embrione dorsale a questa sezione è rappresentata nella fig. 43 della tav. 31.
- Fig. 38—41. Sezioni orizzontali di un embrione (No. 6) meno sviluppato del precedente. Anche nel 5° arco branchiale cominciano ad apparire le appendici vascolari; negli archi anteriori già talune appendici (le più esterne) si sono allungate formando le branchie esterne. (Le sezioni si seguono dal ventre verso il dorso). Ingr. 30.
- Fig. 38. Tronco arterioso e arterie branchiali che da esso si originano. (La figura è ottenuta da varie sezioni sovrapposte.) Le art. mandibolari ancora cospicue, pur fiancheggiando tuttora la tiroide, si originano dalla radice delle art. ioidee anzi che direttamente dal tronco arterioso come facevano prima (cfr. fig. 1 tav. 29).
- Fig. 39. Il seno cefalico (divenuto ora chiasma delle carotidi) a livello dello sbocco delle vene spiracolari (primitive art. mandibolari).
- Le fig. 40 e 41 servono a mostrare la forma del seno cefalico.
- Nella fig. 42 della tav. 31 si vede l'unione del seno con le aorte.

#### Tav. 31.

Fig. 42—52 *Torpedo ocellata*, fig. 53—56 *Mustelus*.

- Fig. 42. Ricostruzione da sezioni orizzontali dorsali a quella della fig. 41. — Il tratto delle aorte cefaliche compreso tra lo sbocco delle vene ioidee e quello delle vene glossofaringee (1<sup>a</sup> radice aortica di HYRTL) è in via di atrofizzarsi, il suo calibro è già molto ridotto.
- Fig. 43. Ricostruzione da sezioni orizzontali dorsali a quella della fig. 37. L'atrofia della 1<sup>a</sup> radice aortica di HYRTL è completa, a sinistra della figura (cioè dal lato destro dell'embrione), ne rimangono ancora tracce.
- Fig. 44—47. Riguardano un embrione (No. 8) più avanzato di quello della fig. 48, ma tuttavia più giovine dell'embr. 9, nel quale cominciano appena le appendici vascolari anteriori nel 2°, 3° e 4° arco branchiale.
- Fig. 44. Sezione nel piano mediano. Seno cefalico (ora chiasma delle carotidi) molto ridotto; innanzi ad esso la parte mediana del seno venoso ipofisario. Ingr. 45.
- Fig. 45. Sezione più superficiale della precedente. Sbocco della vena spiracolare nella carotide posteriore; origine del tratto anteriore della vena giugulare dalla porzione laterale del seno ipofisario. Ingr. 45.
- Fig. 46. Figura d'insieme dei vasi della testa (ricostruita da tagli sagittali). Ingr. 24.
- Fig. 46<sup>bis</sup>. Figura schematica della origine della circolazione cerebrale superficiale.
- Fig. 47. Porzione posteriore della fig. 46, maggiormente ingrandita per meglio mostrare i rapporti tra il vaso cerebro-spinale e la vena giugulare, come pure la formazione delle prime vene segmentali e dei tronchi anastomotici tra esse. Ingr. 45.

- Fig. 48. Sezione sagittale di un embrione (No. 7). Ingr. 57. Sbocco del vaso cerebro-spinale nel seno di CUVIER. Origine delle vene segmentali anteriori e del tratto anteriore della vena cardinale.
- Fig. 49. Figura d'insieme (ricostruita da sezioni sagittali) dei vasi della testa di un embrione (No. 10) più sviluppato di quello della fig. 46, e presso che simile all'embrione No. 9. Ingr. 24.
- Fig. 50. Porzione posteriore della fig. 49, maggiormente ingrandita, da paragonarsi alla fig. 47. Ingr. 45.
- Fig. 51. Regione delle radici ipoglossiche dello stesso preparato, a più forte ingrandimento. Serve a mostrare come pigliano origine le vene segmentali dalle ramificazioni del vaso cerebro-spinale.
- Fig. 52. Sezione orizzontale (soltanto la metà sinistra è disegnata) di un embrione alquanto più sviluppato del No. 9, che mostra la posizione delle arterie e delle vene segmentali nel tronco. Ingr. 45.
- Fig. 53. Sezione sagittale del tronco di un embrione lungo 27 mm (misurato in paraffina) in cui è già formato l'abbozzo mesodermico degli archi vertebrali e comincia a differenziarsi la cartilagine; la corda dorsale è ancora di calibro uniforme e la sua capsula poco spessa. In ciascun segmento si trovano una vena ed un'arteria segmentale molto vicine l'una all'altra. (Parte anteriore a sinistra della fig.) Ingr. 25.
- Fig. 54. Ricostruzione da sezioni sagittali di un pezzo del tronco di un embrione lungo 35 mm. Gli archi vertebrali sono nettamente delimitati, e in parte cartilaginei; cominciano ad accennarsi gli archi intercalari. Gli strozzamenti della corda cominciano a manifestarsi. (Parte anteriore a destra.) Ingr. 25. Cominciano ad atrofizzarsi in ciascun segmento alternativamente l'arteria o la vena segmentale.
- Fig. 55. Ricostruzione dell'ultima porzione del tronco e della adiacente della coda dello stesso embrione della fig. precedente. (Parte anteriore a destra.)
- Fig. 56. Una vena segmentale della fig. 54 con l'arteria in atrofia, maggiormente ingrandite.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1891-1893

Band/Volume: [10](#)

Autor(en)/Author(s): Raffaele Fed.

Artikel/Article: [Ricerche sullo sviluppo del sistema vascolare nei Selacei 441-479](#)