

MIMESIS / STORIA CULTURALE DELLA SCIENZA STUDI E FONTI

Storia culturale della scienza – Studi e fonti

n. 3

Direttore: Marco Beretta (Università di Bologna)

In collaborazione con:

Dipartimento di Filosofia dell'Università di Bologna (Offiss)

Museo Galileo – Firenze



Comitato scientifico: Francesca Antonelli (Università di Bologna), Antonio Garcia Belmar (Universidad de Alicante), Karine Chemla (Université de Paris Cité), Gabriele Ferrario (Università di Bologna), Carla Gadebusch Bondio (Rheinische Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn), Francesco Paolo De Ceglia (Università di Bari), Giovanni Di Pasquale (Museo Galileo), Sara Fani (Università di Bologna), Leticia Galluzzi Nunes (Universidade Federal do Rio de Janeiro), Giulia Giannini (Università degli Studi di Milano), Karl Grandin (Center for the History of Science at the Royal Swedish Academy of Sciences), Cynthia Klestinec (Miami University), Sandra Linguerrì (Università di Bologna), Matteo Martelli (Università di Bologna), Irina Podgorny (CONICET), Lucia Raggetti (Università di Bologna), Sophie Roux (École normale supérieure), Paolo Savoia (Università di Bologna), Elena Serrano Jerez (Universitat Autònoma de Barcelona), Steven Shapin (Harvard University), Alessandro Tosi (Università di Pisa), Umberto Veronesi (Universidade de Lisboa)

La collana Storia culturale della scienza si propone come un punto di incontro tra diversi approcci alla storia della scienza, accomunati dall'attenzione per la sua dimensione culturale. La collana promuove studi innovativi e interdisciplinari sulla storia materiale, sociale e intellettuale della scienza, della tecnologia e della medicina, abbracciando un ampio arco cronologico e geografico. Accanto alle monografie, la collana offre uno spazio per la pubblicazione di edizioni critiche e fonti, sia in lingua originale che in traduzione, con l'obiettivo di diventare un riferimento internazionale per ricercatori e studenti. Attraverso un approccio globale e diacronico, la collana si propone di esplorare le complesse relazioni tra scienza, società e cultura.

Tutti i libri vengono sottoposti a double-blind peer review





ALESSANDRO OTTAVIANI

ALL'ORIGINE DEI VERTEBRATI

Morfologia ed embriologia nelle ricerche
di Francesco Todaro



 MIMESIS



Il libro è pubblicato con il supporto dell'Università degli Studi Roma 3, Dipartimento di Studi Umanistici, nell'ambito del Progetto Prin 2022 "Communicating and Representing the Earth: Structures and Phenomena in the Italian Context (17th - 19th century)" CUP Progetto F53D23012640006 Finanziato dall'Unione europea - Next Generation EU

MIMESIS EDIZIONI (Milano – Udine)
www.mimesisedizioni.it
mimesis@mimesisedizioni.it

Isbn (Print): 9791222326474
Isbn (Online): 9791222326481
Isbn: 3103-1838
DOI: 10.7413/1234-1234085
Collana: Cultural History of Science / Storia culturale della scienza, n. 3



This is an open access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (CC BY-NC-ND 4.0).

2025 – MIM EDIZIONI SRL
Piazza Don Enrico Mapelli, 75 – 20099
Sesto San Giovanni (MI)
Phone: +39 02 24861657 / 21100089



INDICE

INTRODUZIONE	7
1. ANDANDO PER VIE LATERALI	11
2. DALLA MORFOLOGIA COMPARATA ALL'EMBRIOLOGIA	63
3. A CACCIA DI OMOLOGIE	155
BIBLIOGRAFIA	239
INDICE DEI NOMI	275





INTRODUZIONE

Todaro [...], ancor giovanissimo aveva già compreso che conveniva dirigere la navicella anatomica verso nuovi lidi, ove fioriva la microscopia e soprattutto l'embriologia e la teoria dell'evoluzione [...].

~ · ~

Tutti sanno ormai che il nome di Todaro è associato indissolubilmente a quello delle Salpe. I risultati positivi ottenuti dal Todaro sono numerosi, preziosi ed ormai confermati da tutti coloro che si occuparono dell'argomento.¹

Le parole sono tratte da *I Progressi della biologia e delle sue applicazioni pratiche conseguiti in Italia nell'ultimo cinquantennio* di Giovan Battista Grassi, uscito nel 1911; sono rivolte al più anziano collega, Francesco Todaro, il protagonista di questo libro. Classe 1839, nato in provincia di Messina, presto chiamato a Roma a ricoprire la cattedra di anatomia, Todaro è senz'altro un interprete di rilievo di quel cinquantennio di vita scientifica italiana, e non solo di quella, poiché all'attività di docente e di ricercatore ha coniugato anche un'intensa attività politica, come senatore del Regno².

Nel delineare la sua parabola scientifica il dato che più di altri colpisce è la sua attitudine alla teoria, alla formulazione di tesi; colpi-

-
- 1 Giovan Battista Grassi, "I progressi della biologia e delle sue applicazioni pratiche conseguiti in Italia nell'Ultimo cinquantennio", in *Cinquanta anni di storia italiana*, (Milano: Ulrico Hoepli, 1911), vol. III, pp. 1-402, pp. 145 e 97.
 - 2 Fu nominato il 26 gennaio 1889 nella categoria 18: cfr. Alberto Malatesta, *Ministri, deputati, senatori dal 1848 al 1922* (Roma; E.B.B.I. 1941), vol. III, p. 115, s.v.

sce perché questo *habitus* non è stato propriamente moneta corrente nel panorama italiano, in cui ha prevalso piuttosto la propensione all'accertamento dei 'fatti'. Di questa attitudine è un chiaro esempio il suo primo saggio di biologia marina, uscito nel 1870, dedicato alla illustrazione di un 'apparecchio', le cosiddette ampolle del Lorenzini nei Selaci, nel quale l'indagine, a prescindere dall'obiettivo di precisare la funzione di tali organi, è già proiettata sulla ricerca delle omologie; quelle omologie che sono divenute la 'grammatica' della filogenesi di Ernst Haeckel, a cui Todaro si volge assai tempestivamente, ricodificando la 'navicella anatomica', per riprendere la metafora di Grassi, o meglio la morfologia comparata in chiave decisamente evolucionista; ed è su questa linea d'orizzonte che si sporge, nel 1875, il suo primo lavoro incentrato su uno dei problemi più spinosi della biologia del tempo, ovvero la determinazione della 'primogenitura' dei cordati, altrimenti detti vertebrati; nel momento in cui si misura con il tema vi erano due possibili tesi alternative: una che individuava lo stipite dei cordati nelle ascidie, o tunicati, l'altra negli 'annelidi'; Todaro a conclusione delle sue ricerche, che egli conduce sulle Salpe, un gruppo più isolato e meno studiato fino ad allora, aderisce convintamente alla tesi ascidiana; anzi, come si vedrà, ne formulerà una versione estrema, che egli difenderà con caparbietà – ma non con i paraocchi – negli anni a seguire; esemplificativo, e di questo qui si darà ampio resoconto, è il confronto critico che con Todaro intavola Vladimir Vladimirovič Salensky, che rileva l'originalità della visione ("originelle Ansicht") di Todaro, addebitandola ad una sistematica distorsione dei fatti per accordarli alla sua concezione teorica preconcepita, secondo la quale le salpe potrebbero essere risguardate come la realizzazione del piano di organizzazione dei vertebrati³.

Restano da fornire alcune indicazioni conclusive, a mo' di *vademecum* delle pagine che seguono; nel delineare la vicenda di Todaro ho privilegiato tre aspetti⁴: ovvero una analisi interna delle

3 Vladimir V. Salensky, "Ueber die Knospung der Salpen", *Morphologisches Jahrbuch. Eine Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte*, 3 (1877), pp. 549-612, + 3 tavv., p. 588.

4 Si è tenuto perciò sullo sfondo l'aspetto propriamente biografico, per cui si rimanda a Riccardo Versari, "Commemorazione [di Francesco To-

sue ricerche, una ricognizione della fortuna delle medesime ed, infine, per la valenza scientifica e personale, si è conferito ampio spazio alla storia del rapporto con Anton Dohrn; un rapporto, che si è dipanato per oltre trent'anni, interrotto solo dalla morte di Dohrn, e che può dirsi improntato ad una reciproca stima ed amicizia, così come lo restituisce il carteggio conservato nell'Archivio della Stazione Zoologica di Napoli.⁵

Nel chiudere questo lavoro, mi è grato qui ringraziare Christiane Groeben ed Andrea Travaglini, appassionati custodi dell'Archivio storico della Stazione Zoologica di Napoli, "Anton Dohrn", e Alessandra Passariello; la loro disponibilità e calda accoglienza hanno reso piacevoli i giorni dedicati alle ricerche fra le carte di Todaro.

darò]", *Ricerche di Morfologia*, I (1920), pp. 3-15, a cui si può aggiungere il necrologio di Giovanni Mingazzini, "Francesco Todaro", *Il Policlinico. Periodico di medicina, chirurgia e igiene*, 25 (1918), pp. 1074-1705 (con un ritratto); Alessandro Ottaviani in *Diz. biogr. ital.*, s.v.; Id., "La «morfologia sottile» in Italia: Darwinismo e metodo sperimentale nelle ricerche anatomiche ed embriologiche di Francesco Todaro e Giovan Battista Grassi", *Giornale critico della filosofia italiana*, s. VI, 76 (1997), pp. 365-396.

- 5 Ne è segno chiaro le parole che Todaro invia a Dohrn, il 13 aprile del 1902, in occasione di ringraziare per l'invio del dono e del biglietto di auguri per il matrimonio della figlia Olga con Pio Mingazzini, celebratosi il 2 aprile: "Ci ha fatto gran piacere il ricordo della nostra lunga ed invariabile amicizia, che rimarrà imperitura essendo poggiata su la reciproca stima ed il comune affetto": ASZN, 1.A.I.1902.T., cc. 1r-v.



1. ANDANDO PER VIE LATERALI

Messinesi !

Giacché l'amor di patria va registrato come delitto capitale e la parola libertà mette alla genia borbonica spavento come lo spettro di Agesilao, noi, perché apostoli, siamo espulsi da questa bella figlia dell'italico suolo.¹

Così esordiva il proclama degli studenti, scritto il 7 aprile del 1860, ad esortare i messinesi alla riscossa. A ricordarlo, a distanza di ben cinquantuno anni, era il suo estensore, Francesco Todaro; sul filo della rievocazione di quei giorni Todaro annotava che il suo nome “era stato messo all'indice dalla Polizia” proprio per quel proclama, per cui Carlo Peirce, saputo “da persona dell'ufficio di Polizia a lui devota” l'ordine d'arresto, lo nascose “in casa del suo amico Giulio Jähger, console prussiano; donde, con la massima segretezza la notte del giorno seguente in una carrozza” fu trasportato a Tripì, “luogo natio” – un piccolo comune nella provincia di Messina².

Nel 1860 Todaro era appena ventunenne, essendo nato il 14 febbraio del 1839; ma nonostante la pausa prolungata, dovuta alla convinta adesione alla rivolta di Messina, l'anno successivo si laureava in medicina presso l'ateneo mamertino³. Di lì il trasferimento a Firenze per il perfezionamento: frequenta i corsi e le attività di labora-

1 Francesco Todaro, “Una pagina della rivoluzione del 1860”, *Nuova antologia di lettere, scienze ed arti*, s. V, 155 (1911), pp. 177-204, p.179.

2 Ivi, p. 187.

3 La data è ricavabile dalla scheda a lui dedicata tratta dal “Patrimonio dell'Archivio Storico. Senato della Repubblica”: <https://patrimonio.archivio.senato.it/repertorio-senatori-regno/senatore/IT-SEN-SEN0001-002206/>, consultato il 5 giugno 2025; Todaro fu nominato senatore il 26 gennaio 1889.

torio di Filippo Pacini, di Carlo Matteucci e di Maurizio Schiff, nonché le lezioni di Luigi Paganucci, docente di Anatomia descrittiva e pittorica al 1865, quando ricopre il ruolo di Direttore d'Anatomia descrittiva e pittorica in Santa Maria Nuova⁴; nello stesso anno cade l'esordio scientifico, ne *Lo Sperimentale*, dove pubblica la memoria intitolata *Novelle ricerche sopra la struttura muscolare delle orecchiette del cuore umano e sopra la valvola d'Eustachio*⁵.

Il saggio fu presentato per il concorso d'anatomia descrittiva bandito dall'ateneo di Messina, che Todaro si aggiudicò nella tornata bandita per l'anno accademico stesso.⁶ Nel 1867 era in procinto di compiere un viaggio in Germania, quando scoppiava a Messina il colera; dunque, rinunciò per prestare la sua opera per fronteggiare l'epidemia⁷. Il 27 giugno 1869 presso la Reale Accademia Peloritana

4 Sul finire del 1865, Todaro risulta essere stato incaricato come aiuto di Paganucci: cfr. *Manoscritti di Filippo Pacini della Biblioteca Nazionale Centrale di Firenze* (Roma: Presso i principali librai, 1889), p. 86.

5 Francesco Todaro, "Novelle ricerche sopra la struttura muscolare delle orecchiette del cuore umano e sopra la valvola d'Eustachio", *Lo Sperimentale*, s. IV, 17 (1865), pp. 217-242; Todaro continuò ad indagare la struttura del cuore: "Sulla struttura muscolare dei ventricoli del cuore umano", *Atti della R. Accademia dei Lincei. Transunti*, ser. III, 3 (1876-77), pp. 30-31.

6 *Annuario della Istruzione pubblica del Regno d'Italia pel 1865-1866* (Firenze: Tipografo del Regno d'Italia G. Faziola e C., 1866), pp. 55, 57 e 59; dell'andamento del concorso ne riferisce *La civiltà italiana. Giornale di scienze, lettere ed arti*, 1 (1865), p. 307: "In Messina, vacando le cattedre di *Anatomia descrittiva* e d'*Igiene e Medicina legale* ne' giorni 11 e 26 settembre, anche quivi si tennero de' concorsi. Candidato per esame di Anatomia fu il solo Dottor Todaro che presentò una dissertazione *Sulla struttura del cuore*, e discorse nella lezione sulla *mano, sul piede e loro punti di contatto*. Essendo esaminatori i professori Cacapardo, Ranieri Bellini, Insani, Schiff e Randaccio, questi ultimi due, in mancanza di competitori, disputarono col Todaro. Il *plesso brachiale*, che era il tema pratico, venne assai ben preparato e dimostrato dal concorrente, che perciò ebbesi i punti della idoneità"; i nomi citati, a parte Schiff, sono Salvatore Cacapardo e Francesco Randaccio entrambi di Palermo, Ranieri Bellini di Firenze, Giovanni Insani, professore di anatomia patologica a Parma.

7 La notizia in *Il nuovo patto. Rassegna italiana di pensiero e di azione*, 2 (1919), p. 97, che aggiunge il particolare della rinuncia del viaggio di per-

tiene una lettura pubblica dal titolo *Il rinnovamento continuo del corpo umano*⁸; il tema di per sé non indurrebbe ad affrontare il tema della discendenza umana; ma Todaro ne trae spunto per avvertire il suo uditorio dell'esistenza di due opzioni fra loro inconciliabili; ed il riferimento va alla polemica europea e d'oltremarina allora in corso, fra Thomas Henry Huxley e Richard Owen, "l'uno per rannodare i legami anatomici fra l'uomo e le scimmie, e l'altro per disimpegnare l'uomo da questa parentela"⁹.

Se non già noto all'uditorio messinese, il tema comunque circolava nella scena siciliana: il 31 dicembre del 1866, in occasione della prolusione inaugurale presso l'Ateneo catanese, Orazio Silvestri, docente di Chimica generale, aveva riferito ampiamente della disputa fra Huxley e Owen, nonché delle *Vorlesungen über den Menschen, seine Stellung in der Schöpfung und in der Geschichte der Erde* di Carl Vogt e del *The Geological Evidence of the Antiquity of Man, with the Remarks on Theories of the Origin of Species by Variation* di Charles Lyell¹⁰. Le prove paleontologiche addotte da Vogt sono soppesate da Silvestri con estrema cautela. A suo parere, fra i crani esibiti dal naturalista tedesco nell'ultimo congresso internazionale di paleontologia umana, tenuto a Neuchâtel nel 1866, così come fra i pregressi reperti fossili, "nessun tipo preistorico si è trovato che più si colleghi [...] al tipo della scimmia"¹¹; ma vera preoccupazione di Silvestri, una volta usciti "dal campo della pura zoologia" e dalla considerazione materiale dell'uomo, ambito in cui si può avanzare la inseparabilità dalla classe dei mammiferi, riguarda la questione

fezionamento in Germania rispetto alla rievocazione che ne ha dato Todaro stesso nel 1907 in *Discorso Inaugurale pronunciato dal Senatore Francesco Todaro addì 9 ottobre 1907 al concorso ginnastico di Messina (con note storiche)* (Roma: Cooperativa Tipografica Manuzio, 1907) pp. 7-8.

8 Francesco Todaro, *Il rinnovamento continuo del corpo umano* (Messina, Dalla Tipografia Ribera, 1869); poi riedito come vol. 4° della collana "La scienza del popolo" (Milano: E. Treves, 1870).

9 Ivi, p. 7.

10 Orazio Silvestri, "Una rivoluzione nel campo della filosofia zoologica [1866]", in *Lezioni inaugurali. Anni accademici 1861/62 – 1879/80. Università degli studi di Catania*, a cura di Corrado Dollo, Giuseppe Giarrizzo, Vito Librando (Catania: nella sede dell'Università, 1989), p. 65.

11 Ivi, p. 66.

spirituale, considerando la quale, egli intravede i margini per salvare “un’alta ragione teleologica nel regno umano”: “Gli animali bruti sono nati nello stato ove devono restare, la natura li ha posti in un certo rango ed ha limitato la portata delle loro facoltà con un decreto immutabile. All’uomo invece essa ha concesso di potere fare uso di una ragione perfettibile”¹².

Così facendo, Silvestri si accorda con la posizione conciliativa, che Filippo De Filippi aveva argomentato nella conferenza, intitolata *L’uomo e le scimmie*, tenuta a Torino l’11 gennaio del 1864, dove la tesi provocatoria dell’origine scimmiesca dell’uomo era sfumata, riservando a quest’ultimo la prerogativa di rappresentare, da solo, un quarto regno nella natura¹³. In fin dei conti, nel contesto della disputa, che in Italia imperversava rovente per la durissima reazione clericale, la cautela di Silvestri aveva se non altro il pregio di rappresentare una moderata, ma significativa apertura alle ragioni del darwinismo, d’altronde presagibile alla luce della formazione di Silvestri, fiorentino di nascita, legata al magistero di Carlo Matteucci, favorevole da tempo alle teorie trasformistiche¹⁴.

Nella lettura messinese di Todaro la disputa è solo accennata; ma è difficile immaginarlo come un antagonista di Huxley. D’altro canto, nella versione a stampa campeggiava la dedica a Maurizio Schiff, significativa per più di un verso: al suo magistero si rianodava la traduzione del *Man’s Place in Nature* di Huxley da parte

12 Ivi, p. 67.

13 Filippo de Filippi, *L’uomo e le scimmie. Lezione pubblica detta in Torino la sera dell’11 Gennaio 1864* (Milano: G. Daelli e comp. Editori, 1864).

14 Si tratta, per la Sicilia, di un’area su cui si è indagato poco: cfr. ad ogni buon conto Aldo Brigaglia, “Aspetti della diffusione del darwinismo in Sicilia: istituzioni, tradizione e mondo accademico a confronto”, in *I naturalisti e la cultura scientifica siciliana nell’800*, a cura di Giovanni Liotta con la collaborazione di Alfonso Agrò e Santina Burgio (Palermo: S.t.ass., 1987), pp. 67-92; Id., “Appunti sullo sviluppo delle scienze in Sicilia sul finire del secolo XIX”, in *Scritti offerti a Francesco Renda per suo settantesimo compleanno*, a cura di Nicola De Domenico, Alessandra Garilli e Pietro Nastasi (Palermo: Grafiche Renna, 1994), vol. I, pp. 211-256; Alessandro Ottaviani, *Dalla filogenia all’enigma: il problema del vivente in cinque prolusioni accademiche in Sicilia fra Otto e Novecento* (Palermo: Facoltà di Scienze, 2002).

Pietro Marchi, che era stato assistente di Schiff, in qualità di dissettore anatomico presso il gabinetto di zoologia dei vertebrati del Real Museo di Firenze¹⁵. Per di più, alla dedica allo Schiff del 1869, seguiva, l'anno dopo, quella a Carlo Matteucci, nella successiva memoria intitolata *Contribuzione alla anatomia e alla fisiologia de' tubi di senso de' plagiostomi*¹⁶. Todaro insomma aveva portato a Messina il carico delle esperienze maturate a Firenze, un ambiente estremamente vivace e reattivo, con protagonisti, oltre ai tre citati, Alexander Herzen jr., Paolo Mantegazza, Enrico Hyllier Giglioli, tutti noti (e famigerati) per le loro posizioni materialiste e favorevoli alle dottrine trasformistiche¹⁷.

La citata *Contribuzione* era esito di una lettura tenuta alla Reale Accademia Peloritana nella seduta del 26 settembre del 1870. I tubi di senso sono le cosiddette 'ampolle del Lorenzini', una struttura collegata alla linea laterale, un sistema sensitivo che ha avuto un notevole sviluppo nei pesci e negli anfibii acquatici o allo stadio larvale. Todaro esordisce, ricostruendone la storia: a partire dal suo vero scopritore, Stefano Lorenzini, che nel 1678 diede la prima dettagliata descrizione dell'apparecchio, attribuendogli la funzione di organo muciparo¹⁸, seguito da Alexander Monro, Stefano Delle Chiaje, Paolo Savi e da ultimo da Robert McDonell¹⁹; ma questa

15 La traduzione esce con titolo *Prove di fatto intorno al posto che tiene l'uomo nella natura* (Milano; Treves, 1869); dello Schiff, inoltre, Marchi aveva compilato e curato le *Lezioni di fisiologia sperimentale sul sistema nervoso encefalico* (Firenze: Cammelli, 1865).

16 Con una buona approssimazione Luigi Castaldi riferisce a Pacini l'ispirazione per la morfologia comparata: cfr. "Programma di un morfologo dell'uomo", *Scritti biologici*, I (1926), p. 7.

17 Giovanni Landucci, *Darwinismo a Firenze. Tra scienza e ideologia (1860-1900)* (Firenze: Leo S. Olschki, 1977).

18 Stefano Lorenzini, *Osservazioni intorno alle torpedini...*, (In Firenze: per l'Onofri, 1678), p. 7: «A tutti questi forami sono continuate altrettanto strie; e messa una setola per le bocche de' forami entra in esse strie, e mostra che elle sono tanti canaletti, da' quali suole uscire un certo umore, che à del viscoso [...]».

19 Alexander Monro, *The Structure and Physiology of Fishes Explained and Compared with Those of Man and Other Animals...* (Edinburgh: printed for Charles Elliot, 1785); Stefano Delle Chiaje, "Anatomiche disamine sulle torpedini", *Atti del Real Istituto d'Incoraggiamento alle scienze na-*

dottrina era stata nel frattempo confutata da Étienne Geoffroy St. Hilaire, il quale, “guidato dalla dottrina dell’Omologia dei corpi”, volendo vedere nei tubi mucosi dei pesci l’analogo dell’organo elettrico delle torpedini, addiveniva ad una interpretazione però insostenibile, come dimostrava Henri Ducrotay de Blainville, il quale, a sua volta, cadeva in errore, proponendo di comparare l’organo elettrico delle torpedini “non a’ tubi mucosi, ma piuttosto alle masse centrali da loro formati, o come li appella egli, alle masse ganglionari”.²⁰ La via della corretta lettura fu finalmente intravista nel 1812 dal danese Ludwig Lewin Jacobson, che ne interpretava la funzione come organo di senso, di lì ripresa da Gottfried Reinhold Treviranus, dal già citato Savi, ma solo inizialmente, dallo svedese Anders Adolph Retzius, da Heinrich Müller²¹; ma soprattutto da Franz von Leydig,

turali, 6 (1840), pp. 291-308; Paolo Savi, “Études anatomiques sur le système nerveux et sur l’organe électrique de la torpille”, in Carlo Matteucci, *Traité des phénomènes électrophysiologiques des animaux...* (Paris: chez Fortin, Masson et c.ie, 1844), pp. 273-348; Robert McDonnell, “On the System of the “Lateral Line” in Fishes”, *The Transactions of the Royal Irish Academy*, 24 (1871), pp. 161-187 + 4 tavv.

- 20 Francesco Todaro, *Contribuzione alla anatomia e alla fisiologia de’ tubi di senso de’ plagiosomi*. (Messina: presso Ignazio D’Amico e figli, 1870), p. 6; cfr. Etienne Geoffroy St. Hilaire, “Mémoire sur l’anatomie comparée des organes électrique de la raie torpille, du gymnote engourdisant, et du silure trembleur”, *Annales du muséeum national d’histoire naturelle*, 1 (1802), pp. 392-407 + 1 tav.; Henri M. Ducrotay de Blainville, *De l’organisation des animaux ou principes d’anatomie comparée* (Paris: chez F.G. Levrault, 1822), tome premier, pp. 229-230.
- 21 Ludwig L. Jacobson, “Extrait d’un mémoire sur un organe particulière des sens dans les raies et les squales”, *Nouveau Bulletin des sciences par la société philomatique de Paris*, 5,3 (1812), pp. 332-337; Gottfried R. Treviranus, “Über die Nerven des fünften Paares als Sinnesnerven”, *Vermischte Schriften anatomischen und physiologischen Inhalts*, 3 (1820), pp. 135-146; Paolo Savi, in *Atti della terza riunione degli scienziati italiani tenuta in Firenze nel settembre del 1841*, (Firenze: coi tipi della Galileiana, 1841), pp. 334 e sgg.; Anders A. Retzius, “Om de förmenta elektriska organerna hos de icke elektriska Rockorna”, *Öfversigt af kong. vatenskaps-akademiens förhandlingar*, 1845, pp. 177-181; Heinrich Müller, “Zur Demonstration der Nerven im elektrischen Organ”, *Verhandlungen der physikalisch-medicinischen Gesellschaft in Würzburg*, 2 (1852), pp. 21-24.

Max Johann Sigismund Schultze e Franz Eilhard Schulze, ed infine da Franz Christian Boll, che ne ha fornito la prova anatomica.

Da questa conferma ultima muove Todaro, il quale fin da subito precisa che l'aver adottato il termine tubo in luogo del consueto ampolla trova la sua giustificazione in una rettifica non di poco conto, ovvero "che l'ampolla costituisce solamente una parte del tubo"²². Di qui in poi Todaro, precisando in prima battuta che, rispetto al saggio di Boll, egli ha potuto riscontrare l'apparecchio su un più vasto campione di pesci, procede alla determinazione delle novità delle strutture morfologiche acclarate, che toccano, al di là di una messe di precisazioni e rettifiche, una più esatta descrizione della forma degli otricoli, la scoperta di un tessuto intermedio ialino e, soprattutto, di un inedito plesso nervoso; quanto agli otricoli, il termine è da lui introdotto per significare quelle "varie prominenze regolarmente disposte, le quali corrispondono agli infossamenti che forma la superficie interna"²³; Todaro ne determina il numero, in genere pari a otto, e la loro conformazione, per cui questi "sboccano tutti nel condotto per un'apertura più o meno evasata, la quale in ciascuno otricolo si continua dalla parte esterna con la superficie interna del tubo; dalla parte interna con una placca che occupa il centro dell'ampolla; e dalle due parti laterali si unisce a quelle degli otricoli vicino per formare gli spigoli (cristae), che vanno a riunirsi alla placca centrale"²⁴.

Ma soprattutto Todaro evidenzia la possibilità di seguire il corso dei nervi, "che percorrono il centro dell'ampolla, da ove si diramano agli otricoli" per cui "le masse, che formano le ampolle riunite, sono circondati da un tessuto mucoso e chiusi da una capsula fibrosa, la quale presenta oltre al foro per ove entra il tronco nervoso accompagnato da' vasi, una serie di altri fori, ove escono i condotti de' tubi che formano la massa"²⁵; di qui Todaro passa a ridefinire la struttura interna del tubo, intorno alla quale egli scopre la presenza di una 'membranella' jalina²⁶; ma di gran lunga più determinante è stata l'analisi compiuta

22 Todaro, *Contribuzione alla anatomia*, cit., p. 9.

23 Ivi, p. 10.

24 *Ibidem*.

25 Ivi, pp. 11-12.

26 Ivi, p. 12: "La membranella jalina non era stata fin qui notata da nessun osservatore; però essa si mette in evidenza tanto ne' preparati fatti colla

sul rivestimento epiteliale, che risulta composto da cellule spiniformi, sull'importanza delle quali si era già pronunciato Boll, costituendo ciò il presupposto dell'indagine avviata da Todaro²⁷, giacché ritrovate “nel maggior numero delle specie di questa famiglia”²⁸.

A questo punto l'attenzione si rivolge alla questione centrale, ovvero la determinazione del reticolo nervoso, che giustifica l'interpretazione dei tubi come organi adibiti al senso. Nel seguire il fitto diramarsi dei nervi Todaro scopre l'esistenza di un plesso finora mai ravvisato:

I tronchi nervosi terminali vanno tutti agli otricoli, e accorrono più numerosi verso il loro apice; quindi i cilindraxi o i prolungamenti delle cellule penetrano nella cavità dell'ampolla per la parte degli otricoli, e non della placca centrale per come sembrerebbe indicarlo la fig. 7. di Boll. L'intreccio, che formano i rami che risultano dalla divisione delle fibre nervose primitive, per andare ciascun di loro a trovare gli altri rami onde comporre i varii tronchi terminali, si può caratterizzare col nome di plesso. La conoscenza dei plessi come disposizione generale che formano le fibre nervose alla loro parte terminale era stata conosciuta nella scienza in molte altre occasioni; ma il plesso da me scoperto in tutti i Plagiostomi, presenta delle particolarità tali che meritano essere messi in rilievo.²⁹

Ne fornisce a questo punto una descrizione puntuale:

Il plesso che io descrivo adunque ha due specie di tronchi, cioè, tronchi afferenti al plesso, che ho chiamato tronchi centrali, perchè sono rappresentati dalle fibre nervose primitive che stanno fra la parte centrale del sistema nervoso ed il plesso; e tronchi periferici, cioè tronchi che stanno tra questo e la terminazione periferica. Ora i rami che risultano dalla divisione dei tronchi centrali, onde potersi portare a formare i tronchi periferici, passano in

macerazione nel Jodserum, quanto in quelli coloriti con l'acido osmico, con il quale essa si colora in nero oscuro, ed appare sotto il microscopio come una linea nera ricurva”.

27 Ivi, p. 13: “L'importanza che ha dato Boll a queste cellule spiniformi, come in proseguo vedremo, spingeva alla ricerca di un [sic] esatta ricognizione delle stesse in tutte le altre specie. Questa ricerca ha dato origine al presente lavoro”; il riferimento è a Franz Ch. Boll, “Die Lorenzini'schen Ampullen der Selachier”, *Archiv für mikroskopische Anatomie*, 4 (1868), pp. 375-391 + 1 tav.

28 Ivi, p. 14.

29 Ivi, p. 16:

mezzo agli altri rami, quelli di destra a sinistra e viceversa, formando così un intreccio, da ove sortono in vari gruppi per andare a comporre i tronchi terminali. Questi gruppi hanno una forma triangolare, con la base rivolta verso il plesso e con Y apice verso il tronco periferico, che vanno a formare; hanno una lunghezza considerevole e si contano da quattro a cinque rami in ciascun gruppo nelle Raje, da due rami a quattro nelle Chimere.³⁰

Dalla conseguita caratterizzazione Todaro ricava un riscontro importante, ovvero la sua presenza sistematica nel novero dell'intero corpo dei plagiostomi: "Quindi possiamo con certezza stabilire, che il plesso in discorso è un avvenimento generale delle fibre nervose primitive delle ampolle di tutti i Plagiostomi"³¹.

A questo punto Todaro torna a seguire il corso dei tronchi nervosi, i quali "vanno a comunicare con le cellule nervose stellate [scoperte] sopra la membrana propria dell'otricolo", e di lì delle strutture già evidenziate, per diagnosticarne la significatività della funzione, ovvero la placca centrale, che, non essendo stata riscontrata nell'*Hexanchus*, riesce dunque meno importante di quanto prospettato da Boll, mentre aumenta la rilevanza degli otricoli³²; ne emerge anche il ruolo del fondo cieco che forma gli otricoli, in mezzo ai quali "i nervi formano, come in tutti i Plagiostomi, un elegantissimo plesso, che risulta formato dalla divisione del tronco delle fibre nervose primitive in rami, e dalla riunione di questi in tronchi periferici"³³.

Qui può dirsi conclusa la disamina; ma il quadro che emerge è di estremo interesse, laddove dall'aver riscontrato la presenza di queste cellule spiniformi, che rivestono la parete interna degli otricoli, ne ricava le possibili omologie con quanto osservato nelle rane, nei mammiferi, nell'uomo; segnatamente nei bottoni di gusto, secondo le ricerche di Franz Eilhard Schulze, disseminati nella cavità mucco-branchiale dei pesci e nelle larve delle rane, e nei corpuscoli di Pacini, da parte di Michel Grandry³⁴.

30 Ivi, p. 17.

31 *Ibidem*.

32 Ivi, p. 24: «la così detta placca centrale non esiste nell'*Hexanchus*, e che non si può assegnare quell'importanza che voleva Boll».

33 *Ibidem*.

34 Ivi, p. 25; cfr. Axel Key, *Om smaknervernas ändningssätt i grodtungan jemte anmärkningar öfver nervernas likartade ändringsätt i öfriga*

Con questo saggio Todaro chiarisce in maniera inequivocabile la propria intenzione di porsi nel solco della morfologia comparata, nella quale la ricerca delle omologie sta acquisendo un significato filogenetico, secondo l'indirizzo impresso da Carl Gegenbaur nella riedizione dei *Grundzüge der vergleichenden Anatomie*, alla quale Todaro rinvia *en passant*, ma proprio per questo da intendersi come un chiaro segnale³⁵. Come vedremo, con le indagini messe in cantiere negli anni venire Todaro confermerà appieno la sua collocazione nell'ambito della morfologia comparata, divenendone ben presto uno dei ricercatori di punta in Italia, ma soprattutto capace di dialogare sul più vasto concerto internazionale.

La pubblicazione della memoria è più che sufficiente per mettersi in luce, tanto che l'anno successivo Cesare Correnti, allora Ministro della Pubblica Istruzione, decide di chiamarlo a Roma³⁶. Todaro accetta e si insedia nella nuova cattedra di anatomia normale e descrittiva, e per l'occasione recita la prolusione inaugurale; il

högre sinnesorganerna (Lund: Berling, 1861); Christian Lovén, "Beiträge zur Kenntniss vom Bau der Geschmackswärzchen der Zunge," *Archiv für mikroskopische Anatomie*, 4 (1868) pp. 96-110 + 1 tav.; Gustav Schwalbe, "Ueber die Geschmackskorgane der Säugethiere und des Menschen", *ivi*, 4 (1868), pp. 154-187 + 2 tavv.; Franz E. Schulze, "Die Geschmackskorgane der Froschlarven", *ivi*, 6 (1870), pp. 407-419 + 1 tav.; Michel Grandry, "Recherches sur les corpuscules de Pacini, e Recherches sur la terminaison des nerfs cutanés chez l'homme", *Journal de l'anatomie et de la physiologie normales et pathologiques*, 6 (1869), pp. 390-395, 395-398 + 1 tav.

- 35 Carl Gegenbaur, *Grundzüge der vergleichenden Anatomie*, (Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1870); la prima edizione era uscita nel 1859; su questo scorcio della scienza biologica germanica, che avrà un ruolo centrale nella biografia scientifica di Todaro, cfr. Lynn K. Nyhart, *Biology Takes Form. Animal Morphology and the German Universities, 1800-1900* (Chicago and London: The University of Chicago Press, 1995).
- 36 Per qualche notizia circa il rapporto fra Todaro e l'Ateneo romano cfr. Nicola Spano, *L'Università di Roma* (Roma: Casa editrice «Mediterranea», 1935), *passim*; Todaro ha ricoperto la cattedra di anatomia normale umana dal 1870 fino al pensionamento; nell'anno accademico 1897-98 tenne l'insegnamento di anatomia umana microscopica: cfr. Adalberto Pazzini, *La storia della facoltà Medica* (Roma, Istituto di Storia della Medicina della Università di Roma 1961), vol. I, pp. 89, 180 e 334-335.

tema prescelto è *Sulla struttura dei plessi nervosi*, che Todaro però svolge in una forma che potremmo dire irrituale, poiché il testo, poi definitivamente licenziato, si scosta dalla tipologia delle prolusioni, assumendo i contorni di un vero e proprio saggio scientifico³⁷. Affiora, dato l'oggetto selezionato, un legame con il saggio del 1870, nel quale, come si è visto, una delle acquisizioni più significative riguardava la scoperta di un nuovo plesso. Rispetto agli autori già menzionati, ovvero Savi, Pacini, Kölliker, Leydig, Schultze, Todaro compie un aggiornamento, avendo passato in rassegna le ultime osservazioni, compiute da Aleksandr Ivanovic Babuchin e Sigmund Ritter von Exner-Ewarten.³⁸ Da questo quadro complessivo distilla innanzitutto la messa a punto di una distinzione tipologica dei plessi in reali ed apparenti; i primi, che sono l'oggetto della sua indagine, “sono piccoli plessi microscopici situati alla parte periferica del sistema nervoso, e sono costituiti dalla divisione delle fibre nervose primitive e dalla anastomosi di queste fibre fra loro e con le cellule nervose in quei plessi ove esistono”³⁹; Todaro ne discrimina due specie, i plessi nervosi ganglionari e plessi nervosi reali semplici; egli

-
- 37 Francesco Todaro, “Sulla struttura dei plessi nervosi – Prolusione al corso di anatomia descrittiva nella R. Università di Roma”, *Gazzetta clinica dello spedale civico di Palermo*, 3 (1872), pp. 529-545 + 2 tavv.; di questa prolusione si diede notizia, nella giornata del 20 ottobre, in occasione del quinto congresso generale dell'Associazione medica italiana, tenutosi a Roma dal 15 al 22 ottobre del 1871: “In ultimo dal presidente [Francesco Ratti] si dà comunicazione di una lettera del prof. Todaro, nella quale si porge invito ai membri del Congresso per assistere, alle ore 8 della mattina seguente, alla dimostrazione che egli sarà per fare nelle sale anatomiche dell'Università, del *nuovo plesso nervoso* da esso ultimamente scoperto nei tubi del senso de' Plagisotomi”: *Atti del V° congresso generale della Associazione medica italiana tenuto in Roma dal 15 al 22 ottobre 1871* (Roma: Stabilimento tipografico di G. Via, 1872), p. 71; da cui si inferisce la data della prolusione, ovvero il 21 ottobre.
- 38 Aleksandr I. Babuchin, “Das Geruchorgan”, in *Handbuch der Lehre von den Geweben des Menschen und der Tiere*, hrsg. von Salomon Stricker, Leipzig, Verlag von Wilhelm Engelmann, 1871, pp. 964-976; Sigmund Ritter von Exner-Ewarten, “Untersuchungen über die Riechschleimhaut des Frosches”, *Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse*, 63,2 (1871), pp. 44-62.
- 39 Todaro, “Sulla struttura dei plessi nervosi”, cit., p. 534.

ritiene che tutte e due le specie richiedano di essere ulteriormente indagate; ma è evidente che il suo interesse verte sulla seconda, giacché ad essa si riferisce il plesso da lui scoperto nella *Contribuzione*:

Oltre ai plessi che noi abbiamo sopraccennato negli organi elettrici di alcuni pesci, appartengono a questa specie i plessi nervosi microscopici scoperti nella pelle, nella cornea, nel peritoneo, nella coda delle larve della rana, nell'organo dell'udito, e, secondo Schwalbe, nell'organo del gusto del vitello, il plesso che io ho scoperto nei così detti tubi mucosi o tubi di senso dei plagiostomi, il plesso a larghe maglie, che formano le fibre del trigemino nel tessuto congiuntivo della mucosa nasale, e finalmente tutte le reti nervose formate da fibre pallide e descritte come terminali.⁴⁰

A questo punto la questione principale da affrontare concerne il modo in cui si formano le anastomosi reali; e qui subentra l'apporto di Babuchin, che Todaro indica come il presupposto delle sue indagini:

Una ricerca interessante, che noi sopra abbiamo riferito, è quella fatta da Babuchin negli ammassi sferoidali de' nervi olfattivi della torpedine. Pare da queste ricerche infatti, che la sostanza reticolare degli ammassi, risulta formata dall'intima unione delle fibrille nelle quali si sciolgono i prolungamenti anteriori delle cellule nervose. Sotto questa nuova veduta intorno allo studio dell'intima connessione delle varie parti delle fibre nervose nelle anastomosi reali, io ho fatto in questi ultimi tempi altre ricerche minuziose nelle fibre nervose e nei fasci o tronchi periferici del plesso dei tubi di senso delle chimere, ed ora son lieto potervene comunicare i risultati.⁴¹

Dunque, l'aspetto fondamentale da accertare è la struttura ed il modo in cui si formano l'anastomosi, per cui Todaro ritiene di aver conseguito alcuni notevoli acquisizioni:

Studiando l'intima struttura delle fibre, dei nodi e dei fasci nervosi di questo plesso, non che il passaggio delle fibre midollari in fibre senza midollo e l'anastomosi che queste ultime formano nei nodi nervosi e nei fasci secondari, sono arrivato ad alcuni risultati ai quali do

40 Ivi, p. 536; cfr. Schwalbe, "Ueber die Geschmacksorgane", cit.

41 Ivi, pp. 537-538.

un grande valore. Innanzi tutto mi sono convinto, che oltre delle due guaine generalmente ammesse, guaina di Schwann e guaina midollare, le fibre nervose ne posseggono una terza alla quale io do il nome di guaina del cilindrax. Questa guaina del cilindrax che io descrivo è ben diversa dalla guaina o cilindrax cavo ammesso da Remak [...]; poichè Remak supponendo cavo il cilindrax, che perciò ha chiamato *Axenschlauch*, descrisse un otricolo, che rappresentava lo stesso cilindrax, mentre la guaina che io descrivo invece chiude nel suo interno il vero cilindrax, e si trova quindi nelle fibre midollari fra questo e la guaina midollare, e nelle fibre senza midollo fra il cilindrax e la guaina di Schwann.⁴²

L'esistenza di questa guaina terza, che avvolge il cilindrax, è avvalorata da una serie di riscontri, che qui non è il caso di seguire nel dettaglio; importa però accompagnare il ragionamento di Todaro nel momento in cui egli si interroga sulla funzione di queste anastomosi:

Ma a che servono queste anastomosi reali? Abbiamo veduto, come le anastomosi apparenti hanno per ufficio di portare alla stessa parte periferica fibre nervose di natura diversa e provenienti dai vari punti dell'asse centrale, le quali restano indipendenti l'una dall'altra, venendo solamente riuniti per solo tessuto congiuntivo. L'ufficio delle anastomosi reali però è tutt'altro; in queste le riunioni si fanno tra fibre della stessa natura, le quali comunicano intimamente l'una con l'altra.⁴³

Nella fattispecie, Todaro enuncia due ipotesi, una per i plessi ganglionari, che riguardano l'apparecchio elettrico delle torpedini, l'altro concernente gli organo di senso:

42 Ivi, pp. 539-540; la guaina di Schwann, così detta dal suo scopritore Theodor Schwann, è “un involglio sottile ialino, costituito da tessuto connettivo”: Guglielmo Romiti, *Sunto delle lezioni di anatomia generale umana fatte nella R. Università di Siena nell'anno 1878-79* (Siena: Tip. dell'Ancora di G. Bargellini, 1879), p. 118; quanto a Robert Remak il riferimento è a *Observationes anatomicae et microscopicae de systematis nervosi structura* (Berolini: sumtibus et formis Reimerianis, 1838); per la coniazione del termine cfr. “Ueber den Bau der Nervenfasern und Ganglien kugeln”, *Amtlicher Bericht über die neunundzwanzigste Versammlung der Gesellschaft deutscher Naturforscher und Aerzte zu Wiesbaden*, 1852, p. 182.

43 Ivi, p. 544.

Non conosciamo ancora bene il come si fa quest'intima comunicazione ne' plessi ganglionari, né l'ufficio a cui servono. Crediamo che negli organi elettrici la divisione e l'anastomosi delle fibre nervose servono ad ottenere una scarica più uniforme, e quindi serve ad accrescerne l'estensione e l'intensità. Negli organi di senso, facendosi l'anastomosi intimamente tra le fibrille di cilindraxis i plessi che incontriamo sembrano avere un ufficio di trasmettere la sensazione, che avviene in un punto della superficie dell'organo sensiente ad una larga estensione dell'organo centrale e così permettere la sua percezione; e quando la sensazione si fa in larga superficie serve a farla percepire distintamente su tutta la superficie dell'organo interno, come se fosse avvenuta in un sol punto.⁴⁴

L'ufficio della funzione è un aspetto che merita di essere sottolineato, poiché in Todaro è ben chiara fin da subito la necessità di contemperare la morfologia con la fisiologia; questo lo porterà, seppur aderendo in prima istanza alla morfologia di Gegenbaur, a dialogare e ad apprezzare, una volta compiuta la svolta 'embriologica', con Anton Dohrn e Nikolaus Kleinenberg; entrambi infatti vengono formulando due principi di natura schiettamente 'fisiologica', che susciteranno una dura opposizione in Gegenbaur ed in Haeckel. Ma queste sono precisazioni sottili; qui importa sottolineare l'evidenza, ovvero l'aperta adesione di Todaro alle teorie evolutive: evidenza che moltiplicherà la reazione ostile all'arrivo di questo giovane siciliano a Roma, ritenuto acerbo e poco attrezzato; ne originerà un caso giornalistico⁴⁵, rinfocolato dall'iniziativa presa assieme a Giacomo Lignana di pronunciarsi a favore di Ignaz von Döllinger in merito alla questione della infallibilità papale, negata dal teologo bavarese.⁴⁶

44 *Ibidem.*

45 Ne abbiamo un accenno nell'anonimo profilo pubblicato in *L'università italiana. Rivista dell'istruzione superiore*, 17 (1918), p. 86: "La designazione del giovane professore alla cattedra romana sollevò immense gelosie e invidia specialmente nel campo universitario e fu fatta un'aspra campagna contro il giovane professore siciliano e contro le dottrine scientifiche da lui propagate. La stampa romana d'allora, uscendo dalle sue consuetudini si appassionò al dibattito parteggiando senza riserve per Todaro, al quale offrì in omaggio un foglio di adesione e di ammirazione che portava la firma di circa 150 fra i più valorosi giornalisti di allora".

46 Si veda in tal senso la sezione "Cronaca contemporanea", in *La civiltà cattolica*, s. VIII, 4 (1871), p. 594: "I professori Lignana e Todaro, autori e promo-

La prolusione del 1871, ad ogni buon conto, è un segnale eloquente, che rimanda alle intenzioni con cui Todaro intende inaugurare il suo nuovo corso; si spende per rinnovare l'assetto degli studi di medicina: una testimonianza eloquente dello stato di arretratezza in cui versavano si legge nella *Relazione e notizie intorno alla R. Università di Roma*⁴⁷. Vi si apprende che, a seguito dell'unità del paese, si procedette alla rimozione delle scuole di medicina annesse agli ospedali e alla riunione delle cattedre nella Facoltà presso i locali della Sapienza. Ma ben presto la situazione si è aggravata:

In questi ultimi tempi tutto l'insegnamento pratico dell'anatomia era ridotto a quattordici o a quindici dimostrazioni sul cadavere, che si facevano in tutto il corso dell'anno nell'ospedale di S. Spirito, e di là si trasportavano nell'anfiteatro della Sapienza, nei giorni di giovedì. Erano queste le condizioni, nelle quali si trovava l'insegnamento dell'anatomia fino all'anno 1870, ed era così scarso che i giovani medici erano costretti, negli ultimi tempi, a far tutto da loro, nelle sale anatomiche degli ospedali.⁴⁸

Segue la descrizione del nuovo allestimento, la cui organizzazione si deve senza alcun dubbio all'iniziativa di Todaro⁴⁹, ed in special

tori principali di questo movimento ebraico cattolico, corsero testé, come tutti i fondatori di religioni, un brutto rischio di martirio"; il riferimento è al fatto che il Correnti, non avendo gradito l'iniziativa, dispose il trasferimento ad altro Ateneo, poi non perseguito; la questione ribalzò nei giornali: cfr. ad esempio l'articolo "Dal liberalismo all'eresia", *La Frusta. Giornale politico e morale*, 2, martedì 9 maggio 1871, p. 418; seguito il 12 maggio, ivi, p. 430, la filastrocca, intitolata *L'indirizzo a Doëllinger [sic]*, in cui Todaro compare così: "Mentre il *Todaro* un po' strano / Massacrando il corpo umano / Non ne trovò traccia"; nel numero del primo novembre, ivi, p. 1003, vi è un riferimento all'imminente licenziamento: "Perché il *brecciajuolo* Prof. Todaro strapazzatore di Anatomia nell'Università ex-romana è stato licenziato? Perché essendo il somaro più grosso, suscitò l'invidia de' suoi fratelli di latte".

47 *Relazione e notizie intorno alla R. Università di Roma. Scuole e Istituti scientifici annessi. Pubblicazioni del personale insegnante* (Roma: Stabilimento Crivelli, 1873), p. 51.

48 *Ibidem*.

49 Ivi, pp. 51-53; segue elenco del personale, che comprende, oltre a Todaro come direttore, Angelo Incoronato come primo settore, Giuseppe Colasanti, come secondo settore, Raimondo Galassi e Filippo Ramaccia come primo e secondo inserviente.

modo del laboratorio che al siciliano sta particolarmente a cuore, non solo per le inevitabili ricadute positive, immediate, sulla didattica, ma per avviare un processo virtuoso di rinnovamento degli indirizzi di ricerca, per i quali egli devolverà tutte le sue energie, mettendosi a disposizione di allievi diretti e ricercatori occasionali⁵⁰. Ne sortisce anche una pubblicazione periodica. Escono così nel 1873 le *Ricerche fatte nel laboratorio di anatomia normale*, che convogliano le indagini messe in cantiere a partire dall'anno precedente. L'uscita della rivista serve anche a spronare Francesco Brioschi – che ora sappiamo essere stato colui che ha facilitato il rinnovamento dei locali e ha consentito l'allestimento in termini di strumentazione –, affinché prosegua e perfezioni l'intrapresa: “Malgrado però tutti i miglioramenti – nota Todaro – apportati nel locale addetto ad uso di laboratorio e scuola d'anatomia, ci riesce impossibili di poter proseguire con frutto, nelle attuali condizioni”⁵¹; in attesa di miglorie, Todaro vi ha riversato tutta la sua convinzione ed entusiasmo per instradare le attività sulla morfologia comparata, come evidenziato nella prefazione: “nel Laboratorio, che è il luogo ove si formano gli anatomici, bisogna investigare ugualmente l'organizzazione di tutti

50 Ne abbiamo più di una testimonianza: Francesco Bertè, “Contribuzione all'anatomia ed alla fisiologia delle antenne degli Afanitteri”, *Atti della R. Accademia dei Lincei. Memorie della Classe di scienze fisiche, matematiche e naturali*, s. II, 1 (1877-78), pp. 24-29 + 2 tavv.; Michele Giuliani, “Sulla struttura del midollo spinale e sulla riproduzione della coda della *Lacerta viridis*”, *ibidem*, pp. 1129-1142 + 2 tavv.; Francesco Bertè, “Sopra le nuove anastomosi. Anomali fra il nervo trocleare, il sopraorbitale ed il simpatico cavernoso”, *Atti della R. Accademia dei Lincei. Transunti*, 2 (1878), pp. 71-75; Francesco Ghilarducci, “Influenza dei disturbi della circolazione spinale sulla genesi della mielite acuta sperimentale da streptococco”, *Atti della R. Accademia dei Lincei, Rendiconti della Classe di scienze fisiche, matematiche e naturali*, s. V, 13 (1904, 2), pp. 202-207, a p. 202: “[...] continui perciò nelle ricerche ospitato liberamente nel gabinetto di anatomia umana della R. Università diretto dal prof. Francesco Todaro, al quale professo la più profonda riconoscenza”.

51 Francesco Todaro, “Prefazione”, *Ricerche fatte nel laboratorio di anatomia normale della R. Università di Roma nell'anno 1872*, 1 (1873), pp. V-VI; su questa rivista qualche notazione in Olga Majolo Molinari, *La stampa periodica romana dell'Ottocento* (Roma: Istituto di Studi Romani Editore 1963), vol. II, pp. 771-772 (n° 1342).

gli animali, poiché tutti sono costituiti de' medesimi elementi e sottoposto fatalmente alle stesse leggi"⁵²; ed è lo stesso Todaro a fornire l'esempio di come avvalersi delle indagini di morfologia comparata, pubblicando in apertura *Gli organi del gusto e la mucosa bocco-branchiale dei selaci*.

Il saggio era stato anticipato, nel 1872, da una breve comunicazione uscita in *Centralblatt für die medicinischen Wissenschaften*; vi si apprendeva che già nell'agosto dell'anno precedente, su alcuni esemplari di *trygon pastinaca* aveva riscontrato la presenza nelle "papille cilindriche nel rudimento della lingua ed in quelle coniche delle due pieghe trasversali della mucosa palatale di numerose formazioni rotonde a forma di fiasco, collegate agli ultimi rami del nervo glossofaringeo"⁵³, nervo che egli ritiene svolgere la funzione di organo di gusto e risultare così del tutto omologo "a quelli scoperti da Schwalbe e Lovén sulla lingua dei mammiferi e da F. E. Schulze nella cavità orale delle larve di rana, nonché ai cosiddetti organi a forma di coppa trovati da Leydig in alcuni pesci d'acqua dolce e riconosciuti da Schulze come organi di gusto"⁵⁴. Finalmente, avendo compiuto ulteriori ricerche nella mucosa bocco-branchiale delle razze, nelle chimere e "di tutte le specie di squali [...] posso ora con certezza affermare essere ciò un avvenimento generale di tutti gli animali componenti l'ordine de' Selaci, e mi trovo ancora nel grado di poterne dare una relazione più esatta e dettagliata"⁵⁵.

Il saggio procede descrivendo partitamente gli organi di gusto per tutti gli ordini contemplati, principiando da quello delle razze, per il quale il lavoro di riferimento è sempre di Franz von Leydig, ovvero *Beiträge zur mikroskopischen Anatomie und Entwicklungsge-*

52 Ivi, p. V.

53 Francesco Todaro, "Die Geschmackorgane der Rochen", *Centralblatt für die medicinischen Wissenschaften*, 10 (1872), pp. 227-229, p. 227: "Ich fand dabei in den cylindrischen Papillen des Zungenrudimentes und auf den konischen Papillen der beiden Querfalten der Gaumenschleimhaut".

54 *Ibidem*; cfr. Lovén, *Beiträge zur Kenntniss*, cit.; Schwalbe, *Ueber die Geschmackorgane*, cit.; Schulze, *Die Geschmackorgane der Fro-schlarven*, cit.

55 Francesco Todaro, "Gli organi del gusto e la mucosa bocco-branchiale dei selaci", *Ricerche fatte nel laboratorio di anatomia normale della R. Università di Roma nell'anno 1872*, 1 (1873), p. 2.

schichte der Rochen und Haie; Todaro muove dalla descrizione delle diverse forme di papille riscontrabili nella mucosa, ovvero le papille, “aventi la forma ora conica, ora cilindrica, ora piramidale, ora olivare, ora foliata ed ora miliariforme”⁵⁶. Di lì passa a descrivere il nervo glossofaringeo, che innerva la mucosa in questione, soffermandosi sulla struttura epiteliale della medesima, in forma assai dettagliata, determinandone lo “strato di tessuto congiuntivo mucoso o gelatinoso”, che si aggiunge all’epitelio e alla *Propria*, la quale risulta essere costituita da tessuto “congiuntivo fibrillare fascicolato”⁵⁷.

L’epitelio è a sua volta formato da tre strati: “Lo strato superficiale e lo strato profondo dell’epitelio sono semplici, cioè ciascuno di loro è formato da una sola serie di cellule poste le une a canto alle altre, mentre lo strato medio viceversa è composto da una straordinaria quantità di cellule ammassate le une sopra le altre di forma e natura diversa”⁵⁸. Di questi ammassi di cellule Todaro ne descrive la varie tipologia: le cellule di basamento, quelle di ricoprimento, che costituiscono lo strato superficiale e quello profondo; le cellule epiteliali e mucose, che formano lo strato intermedio; sono queste ultime due a rivelarsi importanti; le cellule epiteliali risultano di tre forme, “cioè cellule fusiformi di varia lunghezza, cellule rotonde di varia grandezza e cellule ovali di varie gradazioni”⁵⁹; le cellule mucose presentano due forme: “alcune hanno la forma di vescicole chiuse da ogni parte, altre presentano un’apertura, e prendono la forma di bottiglia o di un vaso etrusco”⁶⁰. Sono queste ultime le cellule caliciformi, le stesse che Todaro ha incontrato nei tubi di senso dei selacei; ed ora al siciliano è dato di correggere l’errore in cui era allora incappato, ovvero l’aver descritte come prive di nucleo e di protoplasma e di accordarsi su quanto evidenziato nel 1868 da Franz Eilhard Schulze⁶¹.

56 *Ibidem*.

57 Ivi, pp. 10-11.

58 Ivi, p. 12.

59 Ivi, pp. 13-14.

60 Ivi, p. 14.

61 Ivi, p. 16; cfr. Franz E. Schulze, “Epithel- und Drüsen-Zellen”, *Archiv für mikroskopische Anatomie*, 3 (1868), pp. 137-202 + 7 tavv., a correggere Max Schultze, *Untersuchungen über den Bau der Nasenschleimhaut, namentlich die Stuctur end Endigungweise der Geruchsnerven bei dem*

Avendo passato in rassegna le modificazione dell'epitelio, della membrana gelatinosa e della *Propria* in corrispondenza delle papille, Todaro richiama l'attenzione "per i caratteri istologici speciali che presentano, e per il posto che occupano, sopra certi gruppi di grandi cellule, che ho incontrato costantemente nel fondo dei solchi, che dividono l'una dall'altra, le papille coniche del margine libero del velopendolo del Trygon Pastinaca, e sopra la superficie delle papille cilindriche dello stesso animale"⁶²; istologicamente si tratta di formazioni ghiandolari, ciascuna delle quali è formata "da cinque ad otto al più dieci grandi cellule ghiandolari"⁶³, aventi tre guise, a mazza o clava, ovale e rotonda. Si tratta di formazioni già riscontrate nell'epidermide di Petromyzon, che il già citato Schultze interpretava come apparati nervosi terminali, di natura muscolare, essendo attaccati alla cute. Ma contro questo parere sta soprattutto l'opinione contraria di Schulze, che ne ha trovate moltissime che non hanno alcun legame con il derma. Ed è a questa linea che si associa Todaro, avendo egli trovato nelle razze la stessa situazione riscontrata in Petromyzon, con la differenza che le cellule ghiandolari clavate "si trovano chiuse in una cavità alveolare provvista di un dotto escretore"⁶⁴, che ne sancisce la funzione di 'glandule secernenti.' A questo punto Todaro passa a descrivere i corpuscoli del gusto:

I corpuscoli del gusto si trovano sparsi nella cavità bocca-branchiale di questi animali in mezzo all'epitelio modificato, che riveste la superficie di tutte le papille di primo ordine, innanzi descritte. Presentano due forme assai caratteristiche; alcuni hanno cioè la forma di un calice, con il peduncolo impiantato sulla *Propria* della mucosa, e con l'estremità aperta, che viene a livello della superficie esterna dell'epitelio; altre presentano la forma di una campana di vetro capovolta, in maniera che la base della campana si trova a livello della superficie libera dell'epitelio, ed il fondo ricurvo scende nella fossetta o nappo congiuntivo,

Menschen und den Wirbelthieren (Halle: Druck und Verlag von H.W. Schmidt, 1862), p. 28, dove è negata la presenza di protoplasma: "In das sie umschliessende Netzwerk, welches bis an die Kerne heranreicht und somit keinerlei Protoplasmaresten Platz zu gewähren scheint [...]".

62 Ivi, p. 22.

63 Ivi, p. 23.

64 Ivi, p. 26.

che presentano nel centro dell'apice le papille miliariformi ed alcune papille di second'ordine, che si elevano sopra le altre eminenze. In ogni papilla miliariforme una campana del gusto, che occupa il centro dell'apice, e che, direi, torreggia sulla vetta, viene circondata da una corona fatta di calici gustativi, i quali stanno posti circolarmente sulle parti declivi [*sic*; forse per 'declivi'] della papilla.⁶⁵

Dopo aver descritto la conformazione delle papille miliariformi, Todaro passa in rassegna la struttura, che è propria delle papille cilindriche, coniche, foliate, piramidali ed olivari. Emerge la centralità della struttura della campana e dei calici del gusto, che è comune a tutte le forme di papille, per cui

[t]anto le campane quanto i calici del gusto sono formate da due specie di cellule: le cellule di sostegno e le cellule gustative. Le cellule di sostegno sono una modificazione delle cellule ordinarie dell'epitelio che li circonda; occupano la parte periferica e sono disposte medesimamente in tre strati; alcune occupano la base, cellule di basamento; altre la parete laterale, cellule parietali; ed altre infine fanno una specie di coperchio che chiude la cavità dell'organo del gusto, ove si contiene l'altra specie di cellule, e formano in questo modo le cellule di ricuoprimento.⁶⁶

Quanto alle cellule gustative, queste “presentano un corpo, il quale manda generalmente dai poli opposti due prolungamenti. Nei calici del gusto queste cellule sono di due forme: cellule a bastoncello, e cellule a cono. – Nelle campane gustative sono di una sola forma: cellule a bastoncello”⁶⁷, mentre nei calici del gusto si trovano le cellule a cono mescolate a quelle a bastoncello; su queste ultime Todaro ha voluto verificare, senza essergli riuscito, se portassero i filamenti capillari, che Schultze ha già trovato nelle cellule olfattive dei pesci, della rana e dell'uomo e poi Schulze nelle cellule gustative dei pesci.

Così termina il capitolo dedicato alle razze; qui non seguirò le pereipezie per i rimanenti due ordini, ovvero degli squali e delle chime-re; rivolgo piuttosto l'attenzione alle considerazioni finali; riemerge

65 Ivi, pp. 29-30.

66 Ivi, p. 32.

67 Ivi, p. 34.

la centralità di Leydig, di cui Todaro riporta un saggio, apparso giusto l'anno precedente, dedicato agli organi di senso nei serpenti; qui l'istologo tedesco ancora una volta nega la funzione, sia gustativa sia tattile, negli organi caliciformi, e torna ad argomentare a favore di quel 'fantomatico' sesto senso invocato anche per i pesci⁶⁸, laddove Schulze, in un saggio del 1870, ha asserito, con fondamento – a parer di Todaro – “che gli organi della linea laterale dei pesci sono organi di tatto, conformati in maniera che i pesci possano avvertire i movimenti dell'acqua, nella quale vivono”, in analogia con la funzione esercitata dai tubi di senso⁶⁹.

A questo punto Todaro si accomiata dal lettore, ponendo la domanda cardine: “Ma, esclusa la esistenza di un Sesto senso, gli organi che abbiamo fin qui descritti come organi gustativi, sono veramente tali o sono organi di tatto?”⁷⁰. La risposta è inevitabilmente improntata a cautela, ma al tempo stesso fiduciosa di aver impostato correttamente la questione:

Lasciando da canto altri argomenti, e basandoci solamente sopra le forme particolari che presentano gli elementi speciali dei sensi, pare che la forma a bastoncino di questi elementi stia in corrispondenza con uno dei sensi speciali (olfattivo, visivo, auditivo gustativo), e la forma a cono con il senso del tatto. Ora, vi sono degli organi semplici, nei quali cioè si trova un solo di questi elementi. Così, p. e., nella membrana

68 Franz von Leydig, “Zur Kenntniss der Sinnesorgane der Schlangen”, *Archiv für mikroskopische Anatomie*, 8 (1872), pp. 317-357 + 2 tavv., con riferimento al precedente *Ueber Organe eines sechsten Sinnes. Zugleich als Beitrag zur Kenntniss des feineren Baues der Haut bei Amphibien und Reptilien* (Dresden, Druck von E. Blochmarin & Sohm, 1868).

69 Todaro, “Gli organi del gusto e la mucosa”, cit., p. 52; cfr. Franz E. Schulze, “Ueber die Sinnesorgane der Seitenlinie bei Fischen und Amphibien”, *Archiv für mikroskopische Anatomie*, 6 (1870) pp. 62-88 + 3 tavv., p. 86: “Wir gelangen demnach zu einer Auffassung von der Function der Seitenorgane, nach welcher dieselben einen speciell für den Wasseraufenthalt eingerichteten Sinnesapparat darstellen, geeignet zur Wahrnehmung von Massenbewegungen des Wassers gegen den Fischkörper oder dieses gegen die umgebende Flüssigkeit, so wie von groben durch das Wasser fortgeleiteten Stosswellen mit längerer Schwingungsdauer, als sie den das Gehörorgan afficirenden Wellen zukommt”.

70 *Ibidem*.

dell'olfatto si trovano solamente gli elementi a bastoncello; nella linea laterale dei pesci e nei tubi di senso dei Plagiostomi, gli elementi a cono. Nel primo caso abbiamo l'organo semplice dell'olfatto, e nel secondo gli organi semplici del tatto. Ma vi sono organi nei quali trovansi mescolati insieme i due elementi, come l'organo della vista, ove si trovano i cono e i bastoncelli. L'organo della vista infatti è un organo misto. M. Schultze ha avanzata la opinione, che i cono servono a percepire i colori, ed i bastoncelli ad accomodare l'intensità della sensazione della luce. Si potrebbe dire, che i cono sentono l'impressione tattile dei vari elementi della luce, mentre i bastoncelli fanno la parte speciale della funzione visiva per aggiustarne l'intensità. Nella cavità bocca-branchiale dei Selaci io ho trovato, che gli organi del gusto si presentano sotto due forme caratteristiche: le campane, ove si trovano solamente le cellule a bastoncello; i calici, ove trovansi insieme alle cellule a bastoncello, le cellule a cono. Le campane possono essere considerate come organi di gusto semplici, i calici come organi misti; le prime fanno solamente la sensazione gustativa, i secondi probabilmente avvertono inoltre, per i loro elementi speciali a cono, il contatto dei corpi sapidi al quale si aggiusta la sensazione del gusto.⁷¹

Non è un caso che il saggio sui selaci si chiuda con quell'affondo alla tesi di Leydig del sesto senso estesa ai serpenti, poiché sarà quello il prossimo programma di indagine che Todaro metterà in cantiere.

Nel frattempo, sul piano biografico, l'anno 1872 si chiude con una polemica di carattere concorsuale; si trattava di chiamare un professore straordinario per la cattedra di Clinica chirurgica, resasi vacante per il trasferimento di Giuseppe Corradi presso l'ateneo fiorentino; la Facoltà medico-chirurgica di Roma, su istanza rettorale, incarica Francesco Todaro, in quanto segretario della commissione, ad inoltrare una richiesta a Ferdinando Palasciano, allora docente di Clinica chirurgica presso l'ateneo partenopeo, a pronunciarsi sul merito scientifico dei sette candidati; Palasciano declina, per manifesta irregolarità della procedura, giacché nella fattispecie la Facoltà di medicina romana scaricava su terzi l'onere di scegliere un candidato, mentre la regolare procedura per una chiamata di un professore straordinario prevedeva o il concorso oppure una chiamata senza

71 Ivi, pp. 52-53.

concorso, ma con pronunciamento della commissione della Facoltà interessata⁷². Il 2 gennaio del 1874 Todaro è ammesso come socio ordinario presso l'Accademia dei Lincei. Si tratta di un passaggio di rilievo, poiché di lì negli anni a venire Todaro diverrà un membro particolarmente attivo dell'Accademia. L'anno successivo diviene membro della neonata Accademia Medica di Roma, nella quale presenta due note, una intitolata *Struttura della valvola di Eustachio nel cuore umano*, nel 1876, l'altra intitolata *L'arteria mediastinica superiore, ramo anomalo dell'arteria tiroidea inferiore* nel 1877⁷³.

Tornando alle indagini, nel 1875 escono tre comunicazioni "pre-ventive"; la prima è svolta nel corso del dodicesimo congresso de-

72 Ne abbiamo notizia circostanziata della vicenda per mano dell'interpellato, Fernando Palasciano, che nella sua rivista ha ritenuto opportuno pubblicare sia l'istanza firmata da Todaro, per conto del Rettorato dell'Università di Roma, sia la sua risposta: *Archivio di memorie ed osservazioni di chirurgia pratica*, un volume, da novembre 1872 a dicembre 1873, Napoli, Stabilimento di Angelo Trani, 1874: a p. 57 la lettera di Todaro, datata 28 ottobre 1872; a pp. 58-59 la replica di Palasciano, datata 6 novembre 1872; su Palasciano cfr. Maria Conforti, in *Diz. biogr. ital.*, s.v.; la Facoltà di medicina romana procedette poi a bandire il posto con regolare concorso, vinto da Costanzo Mazzoni, che nell'anno accademico 1872-73 risulta inquadrato come professore straordinario di Clinica chirurgica: cfr. *Annuario della R. Università degli studi di Roma per l'anno scolastico 1872-1873* (Roma: Stabilimento G. Civelli, 1873), p. 8; su Mazzoni cfr. Mario Crespi, in *Diz. biogr. ital.*, s.v.

73 La prima in *Atti dell'Accademia medica di Roma*, 1 (1875-1876) pp. 212-215; la seconda in *ivi*, 3 (1877), pp. 32-35; in quell'occasione la nota è stata recitata da Francesco Durante, e duramente criticata da Angelo Incoronato, ragion per cui nella seduta del 24 giugno Todaro fu costretto a replicare di persona (*ivi*, pp. 43-46), cui segue la controreplica di Incoronato; dalla lettura degli atti dell'anno successivo si evince però che quella controreplica sia stata inserita in forma diversa da quanto quella registrata nel resoconto del segretario, per cui Todaro si è giustamente lamentato, giacché egli si sarebbe assicurato "che ove quelle espressioni fossero state da lui intese non avrebbe potuto lasciarle correre senza una risposta" (*ivi*, 4, 1878, p. 79); la seconda nota è stata poi inserita nelle *Ricerche fatte nel laboratorio di anatomia normale della R. Università di Roma*, 2 (1878), pp. 151-152; dopo questo incidente, Todaro non affiderà più alcuna lettura di note presso questa Accademia.

gli scienziati italiani, che si è tenuto nel mese di settembre a Palermo: Todaro riferisce delle indagini svolte in collaborazione con Michele Giuliani, suo assistente, sulle papille, da lui ritenute gustative, rinvenute su *Lacerta viridis*: “questi corpuscoli erano stati descritti dal prof. F. Leydig, tanto nella mucosa che riveste il lato interno della mascella inferiore, quanto su quella della mascella superiore”⁷⁴, ma gli era sfuggita la presenza sulla lingua, costituendo tale rinvenimento un’obiezione formidabile alla succitata tesi del ‘sesto senso’.⁷⁵ Alla funzione così ricondotta Todaro associa anche una nuova interpretazione della loro struttura, assimilabile “a bottoni gustativi, simili a quelli trovati nell’uomo, e nei mammiferi; quindi con un porus gustativo molto stretto, ed immersi nell’epitelio delle papille”, per cui, “contrariamente a quanto ha sostenuto Leydig”, Todaro sostiene “che ciascun corpuscolo è fatto da cellule di sostegno e cellule gustative. Quest’ultime portano all’estremità libera del bastoncino il pelo gustativo, e sono in legame con i rami nervosi del trigemino e probabilmente alcune con quelli del glossofaringeo”⁷⁶; interessante in tal senso il resoconto del confronto intavolato con Giovanni Baraldi:

Baraldi fa osservare che la *Lacerta viridis*, nutrendosi di coleotteri che ingoia interi, non può percepire almeno in bocca il senso del gusto, perciò egli dubita che i corpuscoli trovati ai margini della lingua di essa siano corpuscoli gustativi. Il prof. Todaro risponde che se il prof. Baraldi si darà la pena di rifare con più attenzione la sua osservazione, troverà certamente in mezzo ai coleotteri interi alcuni frammenti almeno schiacciati. Del resto i medesimi corpuscoli, tanto nell’uomo e nei mammiferi, come nei pesci ossei, nei selaci e nelle larve delle rane, si trovano legati al nervo glossofaringeo e al ramo linguale del trigemino, e perciò a buon diritto da F. E. Schulze, Schwalbe, Löven e dallo stesso Todaro sono stati per tal ragione significati per organi gustativi. Per la medesima ragione sostiene

74 Francesco Todaro, “Sugli organi del gusto della *Lacerta viridis*” *Atti del duodecimo congresso degli scienziati italiani tenuto in Palermo nel Settembre del MDCCCLXXV* (Roma: Tipografia dell’opinione, 1879), pp. 118-119, p. 118.

75 Leydig, “Zur Kenntniss der Sinnesorgane der Schlangen”, cit.

76 *Atti del duodecimo congresso*, cit., p. 119.

ora Todaro che si debbano ritenere per tali i bottoni epiteliali che si trovano nella bocca della *Lacerta viridis*.⁷⁷

Il medesimo discorso e la medesima obiezione ritorna nelle due comunicazioni successive, la prima dedicata alla presenza degli organi in questione sui sauriani in generale e la seconda sulla testuggine⁷⁸.

Ma la ricerca delle papille gustative nei rettili è anche parte di un programma di ricerca più ambizioso, che troverà la sua forma compiuta, dopo una comunicazione preliminare,⁷⁹ nel saggio *Sulla struttura intima della pelle de' rettili* uscito nella seconda raccolta delle *Ricerche* uscita nel 1878. Il saggio entra subito *in medias res*: “La pelle dei rettili consta, come quella degli altri vertebrati, di due strati diversi, l'uno sovrapposto all'altro, cioè dell'epidermide e del sottostante derma. Però nei rettili questi due strati si sollevano insieme in eminenze considerevoli appellate squame, le quali presentano forma e grandezza diversa, e danno alla superficie esterna della pelle di questi animali un aspetto vario e caratteristico”⁸⁰.

Segue l'anamnesi delle vicende dello studio istologico della pelle dei rettili, partendo da Georges Cuvier, passando per Martin Heinrich Rahtke, Joseph Hyrtl, André Dumeril, Gabriel Bibron, Émile Blanchard, il citato De Filippi, Otto von Schrön, per finire a Corrado Tommasi Crudeli, dopo di che, con l'accelerazione impressa dal solito Leydig, si è aperto “un nuovo movimento importante nello studio istologico della pelle dei rettili”⁸¹. Ma nonostante questo cambio di passo, Todaro si è andato convincendo “che l'intima struttura della pelle dei

77 Ivi, p. 118, nota 1.

78 Francesco Todaro, “Sopra la presenza degli organi di gusto nella lingua dei Sauriani” e “Sopra gli organi del gusto della testuggine greca”, *Atti della Reale Accademia dei Lincei. Transunti e Bullettino bibliografico*, s. II, 3 (1875), pp. 51-52 e 122-123.

79 Francesco Todaro, “Sopra la struttura intima della pelle dei rettili”, *Atti della R. Accademia dei Lincei. Transunti*, s. III, 1 (1876-77), pp. 236-237.

80 Francesco Todaro, “Sulla struttura intima della pelle de' rettili”, *Ricerche fatte nel laboratorio di anatomia normale della R. Università di Roma*, 2 (1878), pp. 81-135 + 5 tavv. p. 81; la memoria esce anche in *Atti della R. Accademia dei Lincei. Memorie della classe di scienze fisiche, matematiche e naturali*, s. III, 2 (1878), pp. 1073-1128 + 5 tavv.

81 Ivi, pp. 82-83.

rettili è argomento difficilissimo, il quale richiede ancora studî più minuziosi e diligenti per arrivare all'esatta conoscenza dei fatti, e quindi a sciogliere le gravi e profonde controversie che si sono sollevate principalmente intorno alla struttura intima dell'epidermide"⁸². La memoria, in ottemperanza alla necessità di fornire una descrizione la più possibile esatta delle due fondamentali fasi che caratterizzano la vita dei rettili, si compone di due parti; la prima parte è intitolata *Struttura della pelle dei Rettili nell'epoca remota da quella della muda*; si divide in due sotto sottosezioni: la prima è dedicata alla descrizione dell'epidermide, la seconda, e qui si comprende il filo rosso che lega tutte queste indagini, dedicata agli organi di senso; la seconda parte è intitolata semplicemente come *Muda*, ovvero muta o ecdisi.

Cominciando a trattare dell'epidermide, Todaro asserisce essere composta di due strati, uno mucoso, detto 'rete di Malpighi', e l'altro corneo. Todaro inizia la sua descrizione dalla rete di Malpighi:

La rete del Malpighi consiste di cellule prive di membrana, con un protoplasma trasparente, sparso di finissime granulazioni, ed un nucleo vescicoso contenente un nucleolo relativamente molto grosso e granuloso. Questo strato è composto di più serie di cellule. La parte interna o profonda consta di una semplice serie di cellule cilindriche verticali, le quali si impiantano con il lato inferiore, più o meno dentato, nella superficie esterna del derma. La parte esterna è composta di grandi cellule poliedriche, ora alte ed ora larghe ed appiattite. Nel primo caso presentano nel profilo la superficie poligonale e nel secondo l'aspetto fusiforme.⁸³

Ne emerge la prima controversia con Carl Kerbert, uno dei protagonisti del 'movimento importante': "Malgrado che C. Kerbert neghi nell'epidermide dei rettili le cellule dentate, i preparati che io ho ottenuto dimostrano chiaramente, che le cellule della parte superiore della rete del Malpighi, come le cellule dello strato lucido, che si sviluppa più tardi nell'epoca della muda, sono dentate"⁸⁴.

82 Ivi, p. 83.

83 Ivi, p. 84.

84 *Ibidem*; cfr. Carl Kerbert, "Ueber die Haut der Reptilien und anderer Wirbelthiere", *Archiv für mikroskopische Anatomie*, 13 (1877), pp. 205-262 + 3 tavv.

L'obiezione ai risultati di Kerbert torna nell'analisi dell'epidermide in corrispondenza delle macchie cutanee, dove Todaro ha trovato le cellule "granulose o cariche di pigmento", che si mostravano fusiformi ed ha riscontrato la loro presenza "nello strato corneo compatto", ma non nel modo in cui viene descritto da Kerbert, bensì solo "in corrispondenza delle macchie cutanee"⁸⁵.

Quanto allo strato corneo Todaro ritiene essere sempre caratterizzato da questi due livelli, quello corneo rilassato e quello corneo compatto, sia nello stato ordinario sia nell'ecdisi, nel corso della quale si aggiunge lo strato corneo granuloso e quello lucido, contrariamente a quanto ha affermato Oscar Cartier, secondo il quale il tessuto corneo presenta solo due tipologie⁸⁶.

Passando alla pellicola epidermica, Todaro ne rinviene due strati: "Lo strato interno è composto di una sola serie di cellule appiattite, poligonali e per lo più uninucleate; lo strato esterno viceversa è fatto di una sola serie di lamelle cornee, che, portando sulla superficie libera i peli e le cosiddette *sculture* del Leydig, lo chiamerò *strato esterno della pellicola* o *strato delle sculture*"⁸⁷. Questo strato è composto da cellule poligonali, le quali posseggono un nucleo vescicoloso e sono prive di membrana, ed il protoplasma assume una consistenza granulosa e pigmentata, di cui Todaro fornisce la sua interpretazione:

85 Ivi, p. 86-87; cfr. Kerbert, "Ueber die Haut der Reptilien", cit., p. 217: "Das Stratum corneum besteht aus stark abgeplatteten, verhornten Zellen, worin man entweder manchmal [...] noch deutliche Kerne wahrnehmen kann, oder worin diese Kerne weniger deutlich sind und erst nach Zusatz von Kalilösung hervortreten. In letzterem Falle ist die Hornschicht scheinbar homogen [...]. Auch bei *Lacerta agilis* [...] und *Tropidonotus natrix* [...] sind meistens noch deutliche Kerne zu erkennen, und zwar daran, dass hier in den Hornzellen Pigmentkörnchen vorkommen, welche sich um den Kern herum gruppirt haben".

86 Ivi, pp. 86-87; cfr. Oskar Cartier, "Studien über den feineren Bau der Haut bei den Reptilien. II Abtheilung. Ueber die Wachsthumerscheinungen der Oberhaut von Schlangen und Eidechsen bei der Häutung", *Verhandlungen der physikal.-medizin. Gesellschaft in Würzburg*, n.s., 5 (1874), pp. 192-211 + 1 tav.

87 Ivi, p. 87.

Secondo la mia opinione, questo fatto si deve attribuire allo stato in cui si trovavano queste cellule nello strato esterno della rete del Malpighi, ove precedentemente al processo di cornificazione si erano sovraccaricate di pigmento, il quale ne ha impedito la cornificazione. Infatti in questo luogo nel derma sottostante abbondano le cellule congiuntive con pigmento nero, che mandano numerosissime ramificazioni in tutta la rete del Malpighi, ove formano una rete fitta attorno alle cellule della parte o strato esterno; e quindi le cellule, da cui, come dimostrerò in seguito, si formano nell'epoca della muda la pellicola epidermica e lo strato corneo compatto, essendosi sovraccaricate tutte di pigmento, non si cornificano e restano granulose.⁸⁸

Ne deriva che Todaro, ritenendo l'accumulo di queste cellule granulose dello strato interno della pellicola epidermica dovuto al sollevamento dello strato delle sculture, che determina la forma carenate delle squame, si opponga alla tesi sostenuta da Leydig e da Cartier, secondo la quale "questa forma [sarebbe] dipendente da un rilievo mediano fatto dal derma sottostante"⁸⁹. Inoltre, Todaro avverte che queste cellule granulose non vanno confuse con le cellule protoplasmatiche, che si trovano immediatamente sotto la pellicola epidermica: queste cellule sono prive di granuli di pigmento ed hanno perciò caratteri del tutto differenti ed hanno un significato del tutto diverso giacché formantesi nel periodo dell'ecdisi; peraltro, questo strato granuloso sarebbe quello descritto da Leydig nel 1868 e da Émile Blanchard nel 1861⁹⁰, che si trova fra lo strato

88 *Ibidem*.

89 Ivi, p. 88: cfr. Franz von Leydig, "Ueber die äusseren Bedeckungen der Reptilien und Amphibiem, Erster Artikel: Die Haut einheimischer Ophidier", *Archiv für mikroskopische Anatomie*, 9 (1873), pp. 753-794 + 1 tav., p. 759; e soprattutto Cartier, "Studien über den feineren", p. 200: "Auf der Oberhaut des Rückens besitzt eine jede Schuppe eine mediane, stärkere und zahlreiche seitliche schwächere Leisten [...], die der Länge des Körpers nach verlaufen. Die mittlere und die Seitenleisten bilden sich jedoch auf verschiedene Weise: die mittlere [...] durch eine wallartige Erhebung der Lederhaut sammt der ganzen Epidermis, als eine ächte Hautpapille mit Blutgefässen, sie zeigt im Häutungsstadium ebenfalls die Borsten auf ihrer Oberfläche".

90 Franz von Leydig, "Ueber Organe eies sechsten Sinnes. Zugleich als Beitrag zur Kenntniss des feineren Baues der haut bei Amphibien und Repti-

corneo e la rete di Malpighi, mentre Kerbert, confondendosi, lo ha riferito a quello interposto fra lo strato corneo e la pellicola, a cui si sta riferendo Todaro⁹¹.

Nel passaggio successivo si prende in considerazione la natura dello strato delle sculture, le quali risulta “composto di lamelle cornee omogenee e senza nucleo, le quali sono chiare, ma non perfettamente trasparenti”⁹². Il constatato difetto del nucleo porta Todaro di nuovo a rettificare l’opinione di Kerbert e di Robert Wiedersheim, celebre anatomista, allievo di Leydig, che ne attestavano la presenza⁹³; la superficie delle lamelle è invece, a detta di Todaro, sparsa di prolungamenti filiformi, la cui lunghezza e rigidità dipendono dalle specie indagate; sullo strato esteriore, nella superficie libera delle lamelle, si formano delle linee crestate o seghettate, che a secondo dell’andamento Leydig, il loro scopritore, ha nominato ‘sculture trasverse’ e ‘longitudinali’; la osservazione delle sculture longitudinale si prestano ad una ulteriore rettifica nei confronti di Kerbert:

Il luogo più favorevole all’osservazione è in prossimità della radice della squama, ove le sculture longitudinali cominciano a formarsi, e i denti, cui sono composti, non sono molto ravvicinati fra loro, ed ove ancora le lamelle dello strato esterno della pellicola non si sono fuse in

lien”, *Novorum Actorum academiae Caesareae Leopoldino-Carolinae Germanicae naturae curiosorum*, 14 (1868), pp. 1-108 (numerazione propria) +5 tavv., p. 81 con riferimento a Émile Blanchard, “Recherches anatomiques et physiologiques sur le système tégumentaire des reptiles (sauriens et ophidiens)”, *Annales des Sciences naturelles. Zoologie*, s. IV, 15 (1861), pp. 375-381, p. 380.

- 91 Kerbert, “Ueber die Haut der Reptilien”, cit., p. 217: “Eine eigentümliche Beschaffenheit besitzt die Zellenschicht, welche direkt unter der Epitrichialschicht gelegen ist. Diese Zellen sind meist von unregelmässiger Gestalt, bisweilen mehr oder weniger polygonal und sind dadurch charakterisirt, dass sie einen fein- oder grobkörnigen Inhalt besitzen”.
- 92 Todaro, “Sulla struttura intima”, cit., p. 90.
- 93 *Ibidem*; cfr. Kerbert, “Ueber die Haut der Reptilien”, cit., p. 215, e a Robert Wiedersheim, “Zur Anatomie und Physiologie des Phyllodactylis europaeus mit besonderer Berücksichtigung des Aquarductus vestibuli der Ascalaboten im Allgemeinen. Zugleich als zweiter Beitrag zur Inselfauna des Mittelmeeres”, *Morphologisches Jahrbuch. Eine Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte*, 1 (1876), pp. 498-534 + 3 tavv., pp. 502 e 508.

un strato omogeneo portante le sculture, come avviene verso l'estremità opposta delle dette squame. Questa fusione delle lamelle dello strato delle sculture, nella parte libera delle squame, dimostra sempre più erronea l'opinione di C. Kerbert [...], il quale ha ritenuto le sculture trasverse essere margini cellulari finamente dentati e ondulati, rivolti in sopra.⁹⁴

A questo punto la questione da affrontare concerne la pellicola, più volte evocata, sulla cui esistenza nessuno degli studiosi ha mai dubitato, salvo denominarla con diversi termini: “La questione si è fatta solamente per sapere, se questa pellicola sia composta di elementi cellulari induriti o cornificati, trasformati in lamelle o fusi in uno strato più o meno omogeneo; o se invece essa sia una vera cuticola, cioè una membrana separata o segregata ('Abscheidung') dalle cellule, e indurita in seguito”⁹⁵. La seconda ipotesi è quella sostenuta da Leydig, ma avversata da tutti i successivi osservatori: Cartier, seguito da Braun e da Wiedersheim⁹⁶, ha negato l'esistenza della cuticola, ma ha ammesso “che in tutti i rettili le sculture o le varie sollevazioni o prolungamenti della superficie siano formazioni o secrezioni cuticolari”; Kerbert si è opposto sia alla tesi di Leydig sia a quella di Cartier, ammettendo, secondo l'opinione di Franz Eilhard Schulze, “essere il sottile rivestimento esterno dell'epidermide dei rettili uno strato di cellule, chiamato ‘strato epitrichiale’, ritenendolo analogo allo strato corneo e epitrichiale dell'embrione”⁹⁷.

94 *Ibidem*; cfr. Kerbert, “Ueber die Haut der Reptilien”, cit., p. 215.

95 *Ivi*, p. 94.

96 *Ivi*, pp. 94-95; cfr. Oskar Cartier, “Studien über den feineren Bau der Haut bei den Reptilien. I. Abtheilung. Die Epidermis der Geckotiden”, *Verhandlungen der physikal.- medicin. Gesellschaft in Würzburg*, n.s., 3 (1872), pp. 281-294 + 2 tav.: qui § II. *Die Cuticularbildung*, pp. 285-290 e *Id.*, *Studien über den feineren Bau der Haut*; M. Braun, “*Lacerta Lilifordi* und *Lacerta muralis*”, *Arbeiten aus dem zoologisch-zootomischen Institut in Würzburg*, 4 (1877-1878), pp. 1-64 + 2 tavv.; Wiedersheim, “Zur Anatomie und Physiologie”, cit., p. 502.

97 *Ivi*, p. 95; cfr. Kerbert, “Ueber die Haut der Reptilien”, cit., pp. 210-211, che a sua volta rinvia a Johann C. Eberth, “Zur Entwicklung der Gewebe im Schwanz der Froschlarven”, *Archiv für mikroskopische Anatomie*, 2 (1866), pp. 490-503 + 2 tav.; e a Franz E. Schulze, “Ueber cuticulare Bildungen und Verhornung von Epithelzellen bei den Wirbelthieren”, *ivi*, 5 (1869), pp. 295-319 + 2 tav., pp. 295-296.

Todaro affronta partitamente tutte le opinioni, a partire da quella Leydig; segnatamente, egli trova non sia appoggiata su osservazioni esatte “l’opinione, che la pellicola sia una secrezione cuticolare, o che siano solamente tali le sculture e i prolungamenti della superficie esterna della stessa”⁹⁸; ciò che ha descritto Leydig sulle squame di *Anguis fragilis*, ovvero “che lo strato finamente granuloso e nucleato rappresenta la matrice della cuticola sovrastante, la quale presenta nel lato interno la così detta zona pneumatica”⁹⁹, andrebbe interpretato altrimenti:

Io sospetto infatti che l’epidermide delle squame dell’*Anguis fragile*, osservata da F. Leydig, era nell’epoca della muda. Quindi lo strato granuloso nucleato, da lui ritenuto come matrice della cuticola, non era altro che la rete del Malpighi nel suo accrescimento; la zona, detta da lui pneumatica, era probabilmente quello strato della muda, che io chiamo strato glandulare, in via di disfacimento; la parte soprastante a questo strato, descritta da F. Leydig come duplicature della cuticola, evidentemente rappresentava tutto lo strato corneo rivestito dalla sua pellicola. Non mi sembra adunque si possa ammettere in questo caso, che la pellicola poteva essere separata o segregata dal così detto strato granuloso e nucleato.¹⁰⁰

Lo stesso vale per l’opinione sostenuta da Cartier, “il quale ammette la secrezione della cuticola e dei peli cuticolari dalla parte superiore delle cellule dello strato ch’egli chiama cilindrico interno o strato interno della muda”¹⁰¹; ma secondo questa ipotesi Todaro va respinta, in forza di una alternativa interpretazione, secondo la quale “gli elementi di questo strato, da me detto glandulare, degenerano invece in una secrezione probabilmente mucosa, che produce il distacco degli strati”¹⁰²; resterebbe, per provare a salvare questa interpretazione, da interrogarsi “se lo strato esterno della

98 *Ibidem*.

99 *Ibidem*.

100 *Ibidem*; cfr. von Leydig, “Ueber Organe eies sechsten Sinnes”, cit., pp. 69-70.

101 *Ibidem*; cfr. Cartier, “Studien über den feineren Bau der Haut bei den Reptilien. II Abtheilung,” cit., p. 196.

102 *Ibidem*.

pellicola possa venire segregato dalle cellule dello strato interno della stessa nel loro stato giovane, cioè nel momento della formazione della nuova epidermide nell'ultimo periodo della muda¹⁰³; ma ad un vaglio più circostanziato, anche questa via secondo Todaro non regge:

poiché i margini delle lamelle dello strato esterno, strette e allungatissime, non corrispondono ai margini delle cellule larghe e poligonali dello strato sottogiacente. Né le sculture trasverse, sviluppate lungo il margine ondulato delle lamelle esterne, possono essere prese per sollevazioni allineate della superficie esterna delle cellule sottostanti, essendo che nelle piastre della mascella inferiore della *Lacerta muralis* ho veduto che le cellule poligonali dello strato interno della pellicola erano separate da una discreta quantità di sostanza intercellulare, e le sculture passavano sopra senza mostrare interruzione in corrispondenza di questa sostanza. Cosa che dovrebbe essere tutta all'opposto se le sculture fossero una dipendenza delle cellule sottostanti. D'altronde dalle mie osservazioni fatte in questo periodo, che esporrò in seguito, risulta che tale secrezione non ha luogo. Al contrario si vede allora la matrice dello strato delle sculture composta di cellule nucleate, che più tardi si cornificano e si tra-sformano in lamelle, allo stesso modo di quelle che vanno a formare lo strato corneo compatto sottostante. In tutti e due i casi avvi un processo di cornificazione. Se la sostanza cornea sia una trasformazione diretta, o se invece una secrezione del protoplasma cellulare, che va a supplantare mano mano che questo si riassorbe e sparisce, è difficile di poterlo dire.¹⁰⁴

Conclusivamente Todaro può affermare che nell'epidermide dei rettili non si riscontrano vere e proprie formazioni cuticulari “ma lo strato esterno della pellicola epidermica, o lo strato delle sculture, è formato di cellule cornificate, ora trasformate in lamelle omogenee e senza nucleo, ed ora fuse in uno strato omogeneo, su cui s'elevano i peli o l'eminenza che formano le sculture”¹⁰⁵; ciò asserito, Todaro torna a precisare che questo strato esterno non può essere analogo allo strato epitrichiale, secondo la tesi sostenuta da Kerbert, giacché contro essa si oppone l'osservazione di Braun che dimostra “che lo

103 Ivi, pp. 95-96.

104 Ivi, p. 96.

105 *Ibidem*.

strato portante le setole manca nell'epidermide dell'embrione, e non appare che nella prima muda"¹⁰⁶.

Infine, Todaro giunge alla determinazione che la pelle dei rettili, così come quella di tutti i vertebrati, sia, in stato remoto sia successivo all'ecdisi, formata dai soli due strati, ovvero la rete di Malpighi e lo strato corneo: "La rete del Malpighi nella parte profonda è composta di cellule cilindriche, e nella parte esterna di cellule dentate. Lo strato corneo risulta della parte rilassata, della parte dura e compatta e della pellicola epidermica, sulla cui superficie esterna sorgono i peli e l'eminenze che formano le sculture"¹⁰⁷.

Così si chiude la sezione dedicata all'epidermide; incomincia la peripezia sugli organi di senso, che tornano dunque a tematizzare la questione delle 'linea laterale'; ancora una volta il discorso prende le mosse da Leydig, al quale si deve la conoscenza di questi organi nella pelle dei rettili, così come esposta nell'ormai classico studio del 1868; dopo di che Todaro passa in rassegna gli studi successivi di Cartier e di Braun, che ne hanno esteso la ricerca sui geconidi e su *Lacerta Lilfordi*. Ad essere oggetto di disparità di opinioni è la tipologia e la dislocazione degli organi: nell'*Anguis fragilis*, indagata da Leydig, questi hanno una forma a calice; nella *Lacerta Lilfordi* di Braun essi prendono la forma di bottoni e nelle parti inferiore sono connessi con le fibre nervose; nei geconidi di Cartier si evince che alla loro formazione

prendono parte tutti e due gli strati della pelle, il derma e l'epidermide. Nell'epidermide, secondo questo osservatore, si trova un canale chiuso all'esterno da un coperchio cupoliforme, il quale è fatto dalle lamelle esterne dello strato corneo, e porta sulla superficie esterna lunghi prolungamenti da lui chiamati peli cuticolari degli organi di senso. La parete di questo canale è formata, nello strato mucoso, dalle stesse cellule piatte di questo strato dirette verticalmente. Dentro di questo canale si avvanza una papilla cutanea variabile di forma e di volume, la quale secondo lo stesso rappresenterebbe l'apparecchio terminale nervoso.¹⁰⁸

106 *Ibidem*.

107 *Ibidem*.

108 Ivi, p. 98.

Come prevedibile, la notevole differenza riscontrata presso i tre studiosi è ciò che ha indotto Todaro a riprendere da capo la questione. Accertata la congruenza delle osservazioni compiute da Cartier in riferimento alla conformazione e alla dislocazione degli organi di senso nei geconidi, Todaro si concentra sulla testa degli ofidiani, a carico dei quali

risulta che gli organi [...] quando hanno raggiunto il loro massimo sviluppo, presentano la forma di un fiasco con il fondo rivolto verso il derma, e con il collo verso la superficie esterna dell'epidermide, della quale misurano l'altezza. Tutto il corpo dell'organo è circondato dalle cellule dello strato del Malpighi. Il fondo ora tocca immediatamente la superficie del derma, ed ora non raggiunge questa superficie, ma vi è connesso per mezzo di una specie di grosso peduncolo, composto di cellule allungate, che dal fondo dell'organo vanno ad impiantarsi sulla superficie esterna del derma.¹⁰⁹

Il 'collo' di questi organi rappresenta un aspetto rilevante, poiché in accordo con Cartier, Todaro può rettificare la chiusura da parte della pellicola epidermica dell'estremità di questo collo, contrariamente a quanto opinava Leydig¹¹⁰.

Definita la loro struttura complessiva, Todaro passa a discriminare la composizione cellulare, che risulta essere di due specie diverse, ovvero, le prime sono "cellule epiteliali ordinarie allungate, che riunite insieme compongono il corpo cellulare interno o conico"¹¹¹. Queste cellule tappezzano la parete dell'organo, che è doppia; le seconde cellule sono quelle che costituiscono il corpo interno dell'organo e sono piriformi, "le quali hanno un grosso nucleo, rotondo e granuloso, che occupa quasi tutto il corpo cellulare e contiene un piccolo nucleolo omogeneo e risplendente. Queste cellule stanno collegate col polo profondo alle ramificazioni della fibra nervosa, mentre mandano dal polo superficiale lunghi e fini prolungamenti o peli a base conica"¹¹². L'acquisizione è rilevante, poiché queste cellule piriformi sono le medesime, dunque omolo-

109 Ivi, p.100.

110 Leydig, "Ueber Organe eines sechsten Sinnes", cit., pp. 81-86.

111 Todaro, "Sulla struttura intima", cit., p. 101.

112 *Ibidem*.

ghe, a quelle trovate da Schulze negli organi della linea laterale dei pesci e delle larve degli anfibii, da Paul Langerhans nella salamandra e da Édouard Bugnion e Max Malbranc in *Axolotl* ed in *Proteo*;¹¹³ inoltre sono analoghe alle cellule spinose scoperte da Boll e da Todaro su selacei

La conformazione della fibra nervosa presenta un “doppio contorno o midollare lungo l’asse del peduncolo o nella parte a questo corrispondente, la sua penetrazione nel corpo interno dopo essersi spogliata dalle sue membrane, la ramificazione in fibrille del suo cilindrase, nonché la congiunzione di queste o la continuazione col polo inferiore delle cellule sensitive, apparisce in modo evidentissimo esaminando uno di questi organi, nel momento della sua formazione nel periodo d’accrescimento dell’epidermide al tempo della muda”¹¹⁴. La notazione investe ancora una volta il problema delle omologie, poiché conferma quanto già acclarato nei selaci.

A questo punto Todaro si pone la domanda circa la funzione probabile di questi organi di senso, precisando che le considerazioni che verrà svolgendo, non potendosi basare su esperienze dirette, saranno frutto dell’induzione basata sul correlato anatomico. Torna dunque la premessa fondamentale ovvero la teoria del sesto senso esposta da Leydig, la quale però muove da una confusione fra “gli organi di senso della pelle dei rettili, gli organi della linea laterale dei pesci e degli anfibii e gli altri organi analoghi della pelle”¹¹⁵. Ha prevalso così la tesi di Schulze, che ha interpretato gli organi caliciformi ed i bottoni epiteliali come organi del gusto, così come allo stesso studioso, lo si è visto sopra, si deve la corretta interpretazione degli apparati della linea laterale a organi tattili modificati.

113 Schulze, “Ueber die Sinnesorgane”, cit.; Paul Langerhans, “Ueber die Haut der Larve von Salamandra maculosa”, *Archiv für mikroskopische Anatomie*, 9 (1873), pp. 745-752 + 1 tav.; Édouard Bugnion, *Recherches sur les organes sensitifs qui se trouvent dans l’épiderme du protée et de l’axolotl* (Lausanne: Imprimerie Ed. Allenspach Fils, 1873); Max Malbranc, “Von der Seitenlinie und ihren Sinnesorganen bei Amphibien”, *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*, 26 (1876), pp. 24-86 + 8 tavv.

114 Todaro, “Sulla struttura intima”, cit., p. 102.

115 Ivi, p. 103.

Senza entrare nel merito delle tante opinioni, che si sono nel frattempo pronunciate o dalla parte di Schulze o dalla parte di Leydig¹¹⁶, Todaro si chiede se sia possibile individuare un criterio efficace per accertarne la funzione, visto che né la loro distribuzione sulla pelle né la loro conformazione sembrano dare la conferma definitiva; Todaro propone di rivolgere l'attenzione ad un dato istologico più pertinente, ovvero quello della forma delle cellule sensitive:

Nel mio lavoro sopra gli organi del gusto dei selaci ho fatto rilevare, che la forma a bastoncino del prolungamento periferico delle cellule sensitive sta in corrispondenza con uno dei sensi speciali (olfattivo, visivo, uditivo, gustativo) e la forma a cono con il senso più generale del tatto. Per conseguenza alle campane epiteliali della cavità boccobranchiale di questi animali, nelle quali ho trovato solamente le cellule a bastoncino, ho dato la significazione di organi di gusto semplici, ed ho significato per organi composti (di gusto e di tatto) i calici di questi animali che contengono insieme alle cellule sensitive a bastoncino, le cellule a cono. Voglio qui far notare che la forma conica dell'elemento sensitivo può essere rappresentata o dal prolungamento periferico della cellula o da un lungo pelo sensitivo a base conica, annesso all'estremità di questo prolungamento, come è negli organi laterali descritti da F. E. Schulze e P. Langerhans.¹¹⁷

Torna dunque la sintonia con Schulze (e con Langerhans). Todaro poi azzarda un secondo criterio, ovvero quello del "luogo in cui terminano le estremità libere degli elementi sensitivi": aperto per gli organi del gusto e dell'olfatto; chiuso all'interno per i tubi membranosi degli organi acustici, di senso e in quelli propri della linea laterale dei pesci e degli anfibi; se dunque, gli organi della pelle dei sauriani presentano questo prolungamento conico, allora la loro funzione sarà tattile e conclusivamente ne ricava l'ipotesi di

116 Antonio Zincone, "Osservazioni anatomiche su di alcune appendici tattili dei pesci", *Rendiconto dell'Accademia delle scienze fisiche e matematiche*, 15 (1876), pp. 182-193 + 2 tavv.; e Alexandre Fœttinger, "Recherches sur la structure de l'épiderme des Cyclostomes, et quelques mots sur les cellules olfactives de ces animaux", *Bulletins de l'Académie Royale des sciences, des lettres et des beaux arts de Belgique*, s. II 45 (1876), pp. 599-679 + 3 tavv.

117 Todaro, "Sulla struttura intima", cit., p. 106.

una omologia, filogeneticamente indicativa, ovvero “di un rapporto intimo fra questi organi e quella della linea laterale”¹¹⁸.

Tralasciando la sezione riguardante il derma, su cui Todaro stesso afferma di aver poco da aggiungere a quanto stabilito a suo tempo da Leydig, sarà opportuno ora volgere l’attenzione alla parte seconda dedicata alla muda. Dopo aver fatto una rapida anamnesi, Todaro passa ad analizzare le ricerche più recenti. Spetta a Cartier l’aver aperto “una nuova via di investigazione”, seguito in questo dagli studiosi già evocati, Leydig, Schulze, Bugnion, Kerbert, e Braun, di cui Todaro fornisce in sintesi le varie posizioni, prima di giungere a formulare la sua interpretazione del fenomeno, che egli in via preliminare divide in tre periodi; il primo periodo, determinato dall’accrescimento dell’epidermide, che è a propria volta suddiviso in due stadi; nel primo “l’accrescimento dell’epidermide comincia colla proliferazione delle cellule cilindriche dello strato profondo della rete del Malpighi, e ciò costituisce il primo stadio, che è stato osservato da me nell’epidermide della mascella inferiore dell’*Ascalabotes mauritanicus*, e nel *Coluber viridiflavus*”¹¹⁹; queste cellule proliferanti presentano un protoplasma granuloso ed un grosso nucleo vescicoloso e spingono in alto le vecchie cellule dentate, che formano lo strato superiore della rete di Malpighi; il secondo stadio è “caratterizzato dalla formazione dello strato grassoso, e dalla sua trasformazione in strato corneo granuloso; dalla formazione dello strato glandulare e dello strato lucido; e dalla muda degli organi di senso”¹²⁰ Il fenomeno principale è costituito dalla fusione delle cellule dentate in uno strato protoplasmatico che si frappone fra lo strato corneo e la rete di Malpighi, da cui si producono due strati, che Todaro chiama ‘glandulare’ e ‘lucido’; a conclusione di questo processo l’epidermide, dunque, consta di cinque strati: lo strato corneo, antico, quello corneo granuloso, quello lucido, quello ghiandolare e quello mucoso, altrimenti denominato rete di Malpighi. Lo strato corneo antico consiste, come al solito, della pellicola epidermica, dello strato corneo compatto

118 *Ibidem*.

119 *Ivi*, p. 113.

120 *Ivi*, p. 114.

e di quello rilassato; gli altri strati sono invece di neo-formazione; la rete di Malpighi, nel periodo dell'ecdisi, come in quello remoto, consta dei due consueti strati, con la differenza che nel periodo della muda lo strato profondo riesce "inspessito e presenta i suoi elementi in via di proliferazione e lo strato superiore, molto più inspessito ancora per aumento numerico dei suoi elementi, è anch'esso di nuova formazione"¹²¹; va inoltre, secondo Todaro, notato che è nell'inspessimento dello strato granuloso che si formano gli insaccamenti, che daranno vita agli organi di senso; quanto allo strato lucido, nella sua sede inferiore le cellule "sono prismatiche, basse ma non appiattite, con il nucleo spinto in alto contro il lato superiore convesso. O. Cartier [...] aveva descritto questa serie di cellule, come lo strato cellulare esterno della muda, o lo strato esterno delle cellule cilindriche, ma C. Kerbert [...] ha giustamente sostenuto dopo non potere essere altro che le giovani cellule inferiori dello strato lucido"¹²²; quanto allo strato ghiandolare "è fatto di una serie di grandi cellule cilindriche, le quali hanno un protoplasma granuloso ed un nucleo vescicoloso, ordinariamente nucleato, ad eccezione di poche altre che si presentano prive di nucleo"¹²³; anche in questo caso Todaro si trova a rettificare quanto sostenuto dai suoi predecessori, in particolare i soliti Cartier e Kerbert, avendo il primo "indicato questo strato come lo strato delle cellule interne della muda, o lo strato delle cellule cilindriche interne destinate a segregare la cuticola in forma di peli ofidiani", il secondo "supposto non essere altro che lo strato granuloso, fatto dalle stesse cellule, che F. Leydig aveva descritto come cellule a contenuto grassoso"¹²⁴.

Resta così da precisare, chiudendo la sezione del primo periodo, la modalità in cui si formano i nuovi organi di senso:

121 Ivi, p. 115.

122 Ivi, p. 119; cfr. Cartier, "Studien über den feineren Bau der Haut bei den Reptilien. II Abtheilung", cit., p. 197; e la risposta di Kerbert, "Ueber die Haut der Reptilien", cit., p. 221.

123 *Ibidem*.

124 *Ibidem*; cfr. Cartier, "Studien über den feineren Bau der Haut bei den Reptilien. II Abtheilung", cit., p. 198, e la risposta di Kerbert, "Ueber die Haut der Reptilien", cit., p. 223.

Tutto il canale dell'organo di senso era circondato dallo strato granuloso, e le cellule allungate della sua parete erano disseccate. Il nucleo di queste cellule, grosso, ovale o piriforme, si mostrava omogeneo, giallognolo e risplendente come il nucleo delle cellule disseccate dello strato lucido dei solchi delle squame addominali e della faccia inferiore delle squame del pulvillo scansorio della stessa specie come in seguito dimostrerò. Il loro corpo era medesimamente divenuto vitreo. Nell'interno del canale traspariva un grosso pelo sensitivo. Questo canale, insieme allo strato corneo trasverso o circolare che lo separa dal corpo, veniva spinto in fuori dal canale del nuovo organo di senso sviluppatosi sotto. Il nuovo organo di senso mostrava già distinti il canale ed il corpo. La parete del nuovo canale era fatta di piccole cellule quadrangolari uninucleate e granulose; ed il corpo di piccole cellule indifferenti uninucleate e granulose, rotonde od ovali.¹²⁵

Il secondo periodo, coincidente con il distacco dell'antica epidermide e rimpiazzo della nuova, ancora una volta si può suddividere in due stadi; nel primo si verifica "la secrezione delle cellule glandulari, la quale consiste nella generazione e disfacimento delle stesse cellule in un prodotto di secrezione di natura probabilmente mucosa. Questa secrezione produce, per tutta l'estensione della parte libera delle squame, ove si estende solamente lo strato glandulare, la separazione o il distacco dell'epidermide destinata a cadere"¹²⁶; ma in corrispondenza di questo fenomeno degenerativo delle cellule glandulari, nella parte libera delle squame succede, in un secondo tempo, "nelle loro radici [...] in continuazione dello strato glandulare del pulvillo, la formazione di elementi glandulari che si disfanno [...] mano mano che si formano e allo stesso tempo si costituiscono "una serie di cellule, che portano sottili peluzzi, ed i corpi delle grosse cellule del pulvillo provviste di setole"¹²⁷; segue il secondo stadio, in cui si verifica "dopo la degenerazione delle cellule dello strato glandulare, e quindi del consecutivo distacco dello strato lucido, che resta connesso all'antica epidermide cornea per mezzo dello strato granuloso, [...] la formazione della nuova epidermide"¹²⁸. Vale, a

125 Ivi, pp. 120-121.

126 Ivi, p. 122.

127 Ivi, p. 123.

128 Ivi, p. 124.

completamento del quadro del fenomeno, la constatazione che “le cellule cilindriche che compongono lo strato profondo restano attaccate al derma e sono il punto di partenza di tutti i fenomeni che abbiamo studiato, e che si rinnoveranno nelle successive mute”¹²⁹.

Passando al terzo stadio, quello cioè del distacco della vecchia pelle, le due pelli stanno fra loro in questa forma: “L’antica epidermide costa della pellicola epidermica, dello strato granuloso e dello strato lucido. La nuova è composta della nuova pellicola epidermica sottostante immediatamente allo strato lucido appartenente all’antica, del nuovo strato granuloso dello strato superiore e dello strato profondo della rete del Malpighi”¹³⁰; il distacco avviene secondo queste due modalità: “nella parte libera delle squame avviene per la secrezione o degenerazione in sostanza probabilmente mucosa delle cellule dello strato glandulare; nei solchi per il disseccamento dello strato lucido”.¹³¹

Possiamo dire conclusa la disamina di questa lunga memoria. Rivolgiamoci ora a ricostruire il contesto in cui queste ricerche, messe in campo dal 1870, sono state recepite; necessariamente senza alcuna pretesa di completezza, tenuto conto dell’eco prolungata, che ne ha mantenuto vivo l’interesse almeno fino agli anni venti del secolo successivo. Prima di addentrarci nel comune ambito che affratella i due saggi sui selaci, mi concentro in prima battuta sulla fortuna toccata in sorte dalla prolusione del 1871, dedicata ai plessi nervosi, tema peraltro più scontornato, più controverso e più caduco, a partire dalla teoria della guaina del cilindrase¹³²; nel 1876 Axel Key e Gustaf Retzius ne parlano ancora come una tesi di cui tener in debito conto¹³³; ma già due anni dopo, molti dubbi sono stati sol-

129 Ivi, p. 126.

130 *Ibidem*.

131 Ivi, p. 128.

132 Di questa prolusione Franz Christian Boll eseguì un sunto uscito in *Centralblatt für di medicinischen Wissenschaft*, 11 (1873), pp. 244-246; la prolusione è menzionata fuggevolmente in Paul Meyer, *Études sur le labyrinthe membraneux et plus spécialement sur le limaçon chez les reptile et les oiseaux* (Strasbourg-Paris: Ch. J. Trübner, Libraire-Éditeur-J. B. Baillièrre et fils, 1876), p. 52.

133 Axel Key, Gustav Retzius, *Studien in der Anatomie des Nervensystems und des Bindegewebes*, 2 voll. (Stockholm: Druck von P.A. Norstedt & Soner, 1875-1876), II, p. 72.

levati da Louis Ranvier¹³⁴, discutendo la tesi di Todaro e quella di Julius Hermann Kuhnt congiunte;¹³⁵ tre anni dopo questa teoria è posta in rassegna da Camillo Golgi¹³⁶, il quale cita l'apporto di Todaro entro una più larga convergenza di posizioni analoghe, quale quelle di Ludwig Mauthner, espressa precedentemente, e quella di J. Tamamscheff espressa invece appena l'anno dopo¹³⁷. Ma come nota Golgi, “nessuna delle accennate opinioni, non esclusa quella sulla guaina assiale, può dirsi generalmente accettata dagli istologi; basta in proposito l'osservare, che nei trattati di Istologia è molto se alcune di esse appena trovansi ricordate fra i dati storici”¹³⁸. Stesso discorso, sebbene più sfumato il riferimento alla inattualità del problema dal punto di vista istologico, si legge nello studio di Louis Gedoelst, risalente al 1886¹³⁹.

Assai più disseminato e tutt'altro che caduco è l'arco delle questioni agitate nel doppio intervento sui selaci. Ne tratterò in forma congiunta, giacché sovente i due saggi sono discussi in un medesimo contesto; per quanto concerne la questione degli organi di gusto si può, in prima battuta, discutere circa la breve anticipazio-

134 Louis Ranvier, *Leçons sur l'histologie du système nerveux*, 2 Tomes (Paris: Librairie F. Savy, 1878), I, pp. 88-89; a questa disamina critica rimanda, ad es., Paul Schiefferdecker, “Beiträge zur Kenntniss des Baus der Nervenfasern”, *Archiv für mikroskopische Anatomie*, 30 (1887), pp. 435-494 + 1 tav., p. 482.

135 Julius H. Kuhnt, “Die periferische markhaltige Nervefaser”, *Archiv für mikroskopische Anatomie*, 13 (1877), pp. 427-464 + 1 tav., p. 452.

136 Camillo Golgi, “Sulla struttura delle fibre nervose midollate periferiche e centrali”, *Archivio per le scienze mediche*, 4 (1881), pp. 221-246 + 1 tav.; p. 227.

137 Ludwig Mauthner, “Beiträge zur näheren Kenntniss der morphologischen Elemente der Nervensystems”, *Sitzungsberichte der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften. Mathematisch-naturwissenschaftliche Classe*, 39 (1860), pp. 583-589; J. Tamamscheff, “Ueber Nervenrohr, Axencylinder und Albuminstoffe”, *Centralblatt für die medicinischen Wissenschaft*, 10 (1872), pp. 593-597, p. 594.

138 Golgi, *Sulla struttura delle fibre*, p. 230.

139 Louis Gedoelst, “Étude sur la constitution de la fibre nerveuse”, in *La cellule. Recueil de cytologie et d'histologie générale*, publié par Jean-Baptiste Carnoy, Tome III, fasc. 1er (Louvain-Gand-Lierre: Aug. Peeters-H. Engelcke-Typ. de Joseph van In & Co, 1886), p. 150.

ne del 1872, che, essendo apparsa in lingua tedesca, ha goduto di una sua fortuna autonoma rispetto al saggio consuntivo del 1873; ovviamente, trattandosi di una breve nota, i commenti riescono, complementariamente, più telegrafici¹⁴⁰. Quanto alla trattazione più articolata del 1873, bisogna tener conto anche delle due traduzioni effettuate in lingua tedesca e in lingua francese.¹⁴¹ Va rilevato un dato preliminare: la decisa adesione di Todaro a favore della interpretazione dei tubi come organi di senso ha sgombrato il campo da ulteriori ripensamenti circa la loro funzione¹⁴². Un primo riscontro

140 Friedrich Hermann, “Studien über den feineren Bau des Geschmacksorganes”, *Sitzungsberichte der mathematisch-physikalischen Classe der k.b. Akademie der Wissenschaft zu München*, 18 (1888), pp. 277-318 + 2 tavv., p. 278, (menzione fugace); Frederik Tuckermann, “The Tongue and Gustatory Organs of *Mephitis mephitica*”, *Quarterly Journal of Microscopical Science*, 27 (1888), pp. 149-167 + 1 tav., p. 150: «In 1872, Todaro [...] described, in the papillæ covering the rudimentary tongue of *Trygon pastinaca*, a number of clubshaped bodies connected with the ultimate ramifications of the glosso-pharyngeus nerve, which he regarded as organs of taste and analogous to those of mammals. At the base of the gustatory organ the nerve loses its sheath, and the fibrillæ of the axis cylinder separate and join the central processes of the taste-cells».

141 Quella in lingua tedesca, molto stringata, è procurata da Boll: cfr. Francesco Todaro, “Gli organi del gusto e la mucosa bocco-branchiale dei Selaci”, *Centralblatt für die medicinischen Wissenschaft*, 11 (1873), pp. 629-633; quella francese è più articolata: cfr. Francesco Todaro, “Les organes du gout et la muqueuse bucco-branchiales des sélaciens”, *Archives de zoologie expérimentale et générale*, 18 (1873), pp. 535-558; per la sua estensione ha ricevuto attenzione fra i commentatori francofoni, che qui si analizzeranno; fra i commenti più telegrafici cfr. Émile Baudelot, *Recherches sur le système nerveux des poissons* (Paris: G. Masson, 1883), p. 44: “Francesco Todaro a fourni quelques observations sur les caractères et le mode de terminaison des fibres nerveuses dans les papilles de la muqueuse bucco-branchiale”.

142 Fa eccezione Gustav Fritsch, “Über Bau und Bedeutung der Kanalsysteme unter der Haut der Selachier”, *Sitzungsberichte der königlich Preussischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin*, 1888,1, pp. 273-306, p. 286, nota 1; Id., *Die elektrischen Fische. Nach neuen Untersuchungen anatomisch-zoologisch dargestellt. Zweite Abtheilung: Die Torpedineen* (Leipzig: Verlag von Veit & Comp., 1890), p. 90, dove Todaro è associato a Boll nella congiunta interpretazione delle cellule spinali a sostegno della impossibilità della loro funzione mucipara.

proviene proprio da Franz Christian Boll, che, trattando delle vescicole di Savi, nell'esaminare criticamente la teoria di Schultze, ne contesta "l'idea generale di una dissociazione e di uno sfioccamento periferico", laddove egli vede che "il modo di originarsi del cilindro dell'asse dalle cellule ganglionari [...] e circa la ramificazione periferica delle fibre nervose"¹⁴³, avvenga in modo contrario. In attesa di fornire una confutazione congrua, egli accenna a quanto è stato già stabilito da Todaro nella *Contribuzione*, ovvero "che anche dal modo della ramificazione delle fibre nervose periferiche negli epiteli sensitivi e specialmente nelle vescicole di Savi non può trarsi solida ragione per argomentarne la struttura fibrillare del cilindro dell'asse. Non è mai visibile uno sfioccamento del cilindro dell'asse in fibrille. Anzi sempre divisioni dicotomiche, i prodotti delle quali vanno assottigliandosi in modo che sfuggono finalmente all'osservazione"¹⁴⁴.

Un altro tacito apprezzamento proviene proprio da Leydig, il quale nel 1876, riferendosi questa volta al saggio sugli organi di senso, ne fornisce una sintetica ma equilibrata disamina¹⁴⁵. Altrettanto rilevante è, ancora in riferimento alla memoria sugli organi di senso gustativi, il riconoscimento da parte di Alexandre Fœttinger del fatto che Todaro sia stato il primo ad ottenere dei preparati che hanno mostrato, al di là di ogni ragionevole dubbio, la natura nervosa degli elementi gustativi¹⁴⁶.

143 Franz Ch. Boll, "Le vescicole di Savi della Torpedine", *Atti della R. Accademia dei Lincei*, s. II, 2, (1874-1875), pp. 385-392 + 1 tav., p. 390.

144 Ivi, p. 391.

145 Cfr. Franz von Leydig, "Ueber die allgemeine Bedeckungen der Amphibien", *Archiv für mikroskopische Anatomie*, 12 (1876), pp. 119-242, pp. 170-171: "Eine zweite uns berührende Schrift liess Todaro erscheinen, indem er nachwies, dass bei Rochen, Haien und Chimären auf den Papillen der Mund- und Kiemenhöhle besondere epitheliale Bildungen vorkommen, welche ohne Zweifel in die Reihe der gedachten Organe gehören. Nach der Grösse und der histologischen Zusammensetzung unterscheidet unser Autor Glocken und Becher; beide aber bestehen aus Zellen verschiedener Beschaffenheit, von denen herausgehoben zu werden verdienen: 1. Stäbchenzellen; 2. Drüsenzellen; 3. Epithelzellen gewöhnlicher Art".

146 Fœttinger, "Recherches sur la structure", cit., pp. 664-665.

Tralasciando così le notazioni fugaci dirette sia a *Contribuzione* sia alla successiva memoria sugli organi di senso¹⁴⁷, passerò al vaglio i luoghi in cui si è andato svolgendo un confronto più analitico e dettagliato; è il caso di Joannes Chatin, per cui le acquisizioni del siciliano sugli organi di senso sono, benché non sempre basate su fatti accertati, di estremo interesse e comunque vincolanti:

Todaro ne s'est pas borné à faire connaître soigneusement la structure intime de ces parties, il a tenté d'établir une distinction physiologique entre les bâtonnets et les cônes, localisant sur les premiers les saveurs, sur les seconds les excitations tactiles, ce qui revient à considérer les cloches comme des organes simplement gustatifs, et les calyces comme des appareils mixtes: conception fort ingénieuse, mais qui ne repose sur aucune base certaine. Les recherches de l'anatomiste italien n'en présentent pas moins un réel intérêt et nous obligent à reconnaître chez ces animaux l'existence de formations qui par leur situation, leur structure, l'origine des nerfs qui s'y rendent, méritent d'être justement comptées au nombre des organes destinés à recueillir les impressions sapides.¹⁴⁸

Ancora più significativo è il confronto di Friedrich Sigismund Merkel, in *Über die Endigungen der sensiblen Nerven in der Haut der Wirbelthiere*, edito nel 1880; Merkel, nativo di Norimberga nel 1845, allora professore a Rostock, arrivava all'appuntamento con

147 Cfr. ad esempio: Romeo Fusari, Angelo Panasci, "Sulle terminazioni nervose nella mucosa e nelle ghiandole della lingua dei mammiferi", *Atti della R. Accademia delle scienze di Torino*, 24 (1890), pp. 835-858 + 1 tav., p. 836; Camillo Poli, "Zur Entwicklung der Gehörblase bei den Wirbelthiere", *Archiv für mikroskopische Anatomie*, 48 (1897), pp. 644-696 + 2 tavv., p. 671; Gustav Retzius, "Zur Kenntniss der Lorenzischen Ampullen der Selachier", *Biologisches Untersuchungen*, 8 (1898), pp. 75-92, p. 77; Gösta Forssell, "Beiträge zur Kenntniss der Anatomie der Lorenzini'schen Ampullen bei *Acanthias vulgaris*", *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*, 65 (1898-99), pp. 725-741 + 1 tav., p. 737; Herbert E. Metcalf, "The Ampullae of Lorenzini in *Acanthias vulgaris*", *Transactions of the American Microscopical Society*, 34, 1915, pp. 131-148, p. 132.

148 Joannes Chatin, *Les organes des sens dans la série animale...* (A Paris: Chez Librairie J.-B. Baillièrre et fils, 1880), p. 913, a conclusione di una analisi del saggio di Todaro compiuto nelle pp. 190-193.

lo studio delle terminazioni dei nervi sensoriali nella pelle dei vertebrati con tutte le carte in regola, avendo esordito nel 1875, in *Archiv für mikroskopische Anatomie*, con una descrizione magistrale delle cellule del tatto nei vertebrati e nell'uomo¹⁴⁹; rispetto a Chatin, l'anatomista tedesco è più incline a ratificare alcune delle acquisizioni di Todaro, ad esempio, la numerazione delle fibre nervose e la forma che le ramificazioni assumono, mentre confessa di non essere riuscito a scorgere le grandi cellule gangliari ("Die grossen Ganglienzellen"), di cui parla Todaro;¹⁵⁰ per converso Merkel non accetta la tesi per cui le cellule coniche siano sicuramente di natura nervosa, poiché, a parere dell'anatomista tedesco, "non vi è alcuna prova che si tratti di strutture collegate ai nervi"¹⁵¹, mentre vi è una prova contraria, ovvero quella per cui queste cellule coniche sono presente in *Mustelus*, ed in questo caso esse sono identiche a quelle che rivestono il tubo gelatinoso, per cui "nessuno vorrà affermare che queste ultime rappresentino delle cellule nervose"¹⁵². Più esattamente, Merkel pur riconoscendo a Todaro l'aver sì scoperto le cellule sensoriali (spiniformi) provviste del filo, gli contesta l'essersi confuso sulla loro collocazione, giacché in luogo dell'affermazione secondo la quale in *Hexanchus* non esista la placca centrale, Merkel ritiene che le cellule in questione siano proprio quelle allineate nella placca centrale¹⁵³.

Non meno interessante è la disamina che si trova nella *Histoire naturelle des poissons de la France* da parte di Émile Moreau; il francese da un canto sembra accettare, senza riserve alcune, la descrizione degli organi di gusto, ma muove una critica serrata alla interpretazione dei tubi di senso, e soprattutto alla questione della

149 Friedrich S. Merkel, "Tastzellen und Tastkörperchen bei den Hausthieren und beim Menschen", *Archiv für mikroskopische Anatomie*, 11 (1875), pp. 636-652.

150 Friedrich S. Merkel, *Über die Endigungen der sensiblen Nerven in der Haut der Wirbelthiere* (Rostock: Verlag der Stiller'schen Hof und Universitäts-Buchhandlung, 1880), p. 43.

151 Ivi, p. 46: "Denn vor allen Dingen fehlt jeder Anhalt, dass man es mit Gebilden zu thun hat, welche mit Nerven in Verbindung stehen".

152 *Ibidem*: "Und dass letztere Nervenendzellen darstellten, wird gewiss niemand behaupten wollen".

153 Ivi, p. 46.

terminazione nervosa¹⁵⁴, senza che questo faccia velo al riconoscimento del talento del siciliano, per cui egli non può far altro che consigliarne la lettura.¹⁵⁵ Un atteggiamento diverso si riscontra nelle ricerche di Alessandro Coggi, il quale, a prescindere dall'accordo con le risultanze particolari che Todaro ha conseguito in *Contributione*, è proprio all'anatomista siciliano e alla sua determinazione del plesso nervoso, su cui egli si appoggia per escludere la tesi di Fritsch circa il passaggio di funzione che le ampolle avrebbero subito da quella sensitiva a quella mucipara¹⁵⁶. Altrettanto bendisposto è Michael von Lenhossék nel confronto che instaura con Todaro, come testimonia l'ampio *excursus* a lui dedicato nei *Beiträge zur Histologie des Nervesystems und der Sinnesorgane*, pubblicati nel 1894; qui in effetti l'anatomista ungherese segue da presso le acquisizioni di Todaro, senza che emergano giudizi negativi¹⁵⁷. Si

154 Émile Moreau, *Histoire naturelle des poissons de la France*, tome premier (Paris: G. Masson Éditeur, 1881), p. 74.

155 *Ibidem*: “Je ne partage pas l'opinion du docteur Todaro, mais je me plais à rendre justice à son talent et j'invite le lecteurs à prendre connaissance de son intéressant mémoire”.

156 Alessandro Coggi, “Sur le développement des ampoules de Lorenzini”, *Archives italiennes de biologie*, 16 (1891), pp. 253-261, p. 259; anche in versione italiana come “Sullo sviluppo delle ampolle del Lorenzini”, *Rendiconti della Reale Accademia dei Lincei*, s. IV, 7 (1891), pp. 222-229; Coggi si apprestava a divenire uno specialista: aveva già dato alle stampe “Le vescicole di Savi e gli organi della linea laterale nelle torpedini”, *ivi*, pp. 197-205; “Su lo sviluppo e la morfologia delle ampolle di Lorenzini e loro nervi”, *Archivio zoologico*, 2 (1906), pp. 309-383 + 3 tavv.; su di lui si veda il necrologio di Gaetano Bignotti in *Atti della società dei naturalisti e matematici di Modena*, s. V, 4 (1917-18), pp. 95-104, con elenco titoli.

157 Si veda ad esemplificazione il passaggio relativo alla descrizione delle papille in Michael von Lenhossék, *Beiträge zur Histologie des Nervesystems und der Sinnesorgane* (Wiesbaden: Verlag von J.F. Bergmann, 1894), p. 102: “Zuerst schildert Todaro die Oberflächenverhältnisse der Schleimhaut, deren Papillen und Leisten, die bei den Rochen am entwickeltesten sind, sodann folgt eine eingehende histologische Analyse des gewöhnlichen Epithels und zuletzt erst die Besprechung der Endknospen, die Verf. je nach ihrer Form in Geschmacksglocken und Geschmacksbecher einteilt”; su di lui cfr. Frank W. Stahnisch, Andrew G.M. Bulloch, “Mihály (Michael von) Lenhossék (1863-1937)”, *Journal of Neurology*, 258 (2011), pp. 1901-1903.

può chiudere questa panoramica con il saggio di Curt Fahrenholz, uscito nel 1915; il primo tema affrontato riguarda le ‘scaglie placoidi’ analizzate da Todaro in *Contribuzione*; Fahrenholz obietta a Todaro l’aver assunto per corretta l’ipotesi, formulata da Leydig, che queste scaglie siano dei simil-denti, ormai insostenibile; ma è pur vero che egli riconosce al siciliano l’aver fornito la corretta interpretazione degli organi tattili¹⁵⁸. Più serrata e critica è la disamina sulla tipologia degli organi di gusto negli squali; in realtà Fahrenholz, si appoggia interamente alle critiche rivolte da Merkel, circa la non riscontrata presenza nell’epitelio degli squali delle due tipologie di organi, quelli a campana e quelli a calici, laddove risulterebbero assenti i secondi¹⁵⁹.

Passando alla ricezione intorno alle ricerche sulle struttura intima dei rettili¹⁶⁰, la prima considerazione da svolgersi concerne la continuità tematica rappresentata dalla identificazione degli organi

158 Curt Fahrenholz, “Über die Verbreitung von Zahnbildungen und Sinnesorganen im Vorderdarm der Selachier und ihre phylogenetische Beurteilung”, *Jenaische Zeitschrift für Wissenschaft*, n.s., 46 (1914-15), pp. 389-444 + 2 tavv., p. 400; riguardo alla ipotesi formulata da Todaro, cfr. *Contribuzione*, cit., pp. 42-44.

159 Ivi, pp. 430-431: cfr. Todaro, *Contribuzione*, p. 45.

160 Elenco qui, come nei casi precedenti, i casi in cui si riscontrano solo fugaci menzioni: Friedrich Severin, *Untersuchungen über das Mundepithel bei Säugethieren, mit Bezug auf Verhornung, Regeneration und Art der Nervenendigung* (Kiel: Druck von Schmidt & Klaunig, 1885), p. 6; Giulio Bizzozero, “Ueber die schlauchförmigen Drüsen des Megendarmkanals und die Beziehungen ihres Epithels zu dem Oberflächenepithel der Schleimhaut”, *Archiv für mikroskopische Anatomie*, 42 (1893), pp. 82-152 + 2 tavv., p. 113, nota 1; Friedrich Maurer, *Die Epidermis und ihre Abkömmlinge* (Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1895), p. 2; Friedrich Krauss, “Der Zusammenhang zwischen Epidermis und Cutis bei Sauriern und Krokodilen”, *Archiv für mikroskopische Anatomie und Entwicklungsgeschichte*, 67 (1906), pp. 319-363 + 2 tavv., p. 321; una registrazione a parte spetta agli esiti manualistici: Heinrich G. Broon’s *Klassen und Ordnungen des Thier-Reichs, wissenschaftlich dargestellt in Wort und Bild. Sechster Band. III. Abtheilung, Reptilien. III. Schlangen und Entwicklungsgeschichte der Reptilien* (Leipzig: C.F. Winter’sche Verlagshandlung, 1890), p. 1406; *Handbuch der vergleichenden Physiologie*, hrsg. von Hans Winterstein, III.1, (Jena: Verlag von Gustav Fischer, 1914), *passim*.

di senso, passando per il tramite dell'estensione alla classe dei vertebrati in esame di quelli gustativi, oggetto precipuo della memoria del 1873; in questa estensione risponde, lo si è già rimarcato, all'obiettivo di Todaro di stabilire correlazioni filogenetiche; ed è il tema affrontato da Carlo Emery, allora docente a Cagliari, nella monografia su *Fierasfer*, uscita nel 1880 nella collana *Fauna und Flora des Golfes von Neapel* diretta da Anton Dohrn; entro una più ampia discussione circa le omologie fra gli organi laterali dei cordati e quelli dei suoi supposti antenati, gli anellidi, teoria sostenuta anche da Hugo Eisig, il discorso cade anche sui tubi di senso dei selaci; ed Emery chiama in causa Todaro, circa la sua proposta di ritenere tattili quegli organi che assumono forma conica e di istituire "poi analogia fra gli organi laterali dei vertebrati acquatici e i bottoni di senso della cute degli Ofidi e dei Sauri; il criterio di analogia sarebbe qui, da una parte, quello della forma dei peli, dall'altra, la terminazione entro cavità chiuse".¹⁶¹ Ma Emery non è pienamente convinto:

Debbo soggiungere che quest'ultima considerazione perde molto del suo valore per la esistenza di organi laterali liberi nelle larve di pesci e di anfibi e nel genere *Gobius* allo stato adulto. Notevoli differenze sussistono certamente fra gli organi di senso della pelle dei rettili e gli organi laterali degli anamni e, se fra tutti questi organi, evi una certa analogia, è necessariamente un'analogia piuttosto remota, essendo, gli uni come gli altri, organi di tatto, differenziati per rispondere a determinati eccitamenti: e questi, senza dubbio, non sono gli stessi in animali nuotanti e in animali che strisciano sul suolo.¹⁶²

Ad un confronto più circostanziato riportano le analisi Raphaël Blanchard, il quale consente alla determinazione di Todaro circa la pellicola epidermica e circa la suddivisione di questa nello strato delle sculture e in quello delle cellule poligonali¹⁶³; sempre circoscritto ad un'analisi puntuale è il saggio di Andrea Batelli; questi affronta la questione degli strati della pelle, elencando le differenze

161 Carlo Emery, *Fierasfer* (Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1880), p. 50; su di lui vd. Maria Alippi Cappelletti, in *Diz. biogr. ital.*, s.v.

162 *Ibidem*.

163 Raphaël Blanchard, "Structure de la peau des lézards", *Bulletin de la société zoologique de France*, 5 (1880), pp. 1-36 + 3 tavv., p. 3.

fra Todaro e Kerbert; il punto di dissidio fra i due concerne, lo si è visto, l'interpretazione dello strato che il secondo denomina 'epitrichiale' e che per Todaro sarebbe invece la pellicola epidermica, negando il siciliano che quello strato sia analogo a quello riscontrabile nell'embrione, e riportandolo invece all'esito finale della trasformazione dello strato ghiandolare proprio del momento dell'ecdisi; Batelli accetta la posizione di Kerbert e solleva invece dei dubbi circa il comportamento descritto da Todaro della pelle nella muta, e segnatamente, in base ad osservazioni proprie, sullo stadio in cui si compie "la fusione delle cellule in una massa protoplasmatica"¹⁶⁴.

Un apprezzamento, invece, sui fenomeni della muta, si riscontra in Paul Fraissie, che rileva l'opinione contraria, sembra accettandola, di Todaro rispetto a quella enunciata da Cartier¹⁶⁵; e ugualmente accade per Eugenio Ficalbi, il quale, pur esprimendo qualche dubbio, attribuisce a Todaro il merito di aver pubblicato una trattazione dalla quale non si può prescindere¹⁶⁶. Con Gakutaro Osawa l'analisi si sposta su altro luogo esposto da Todaro, ovvero quello dello strato interno della pellicola epidermica, rispetto al quale Osawa obietta che le cellule poligonali a sua osservazione si dovrebbero localizzare nello strato intermedio¹⁶⁷.

164 Andrea Batelli, "Beiträge zur Kenntniss des Baues der Reptilienhaut", *Archiv für mikroskopische Anatomie*, 17 (1880), pp. 346-361 + 2 tavv., p. 348: "noch sah ich eine Verschmelzung von Zellen zu einer protoplasmatischen Masse"; Batelli, più noto per i suoi studi entomologici, era in quel frangente assai impegnato in ricerche istologiche: cfr. "Istologia della pelle ne' pesci teleostei", *Rivista scientifico-industriale*, 12 (1880), pp. 372-388, su di lui cfr. Il necrologio di Ercole Giacomini, *Monitore zoologico italiano*, 28 (1917), pp. 53-56, con elenco titoli.

165 Paul Fraisse, *Die Regeneration von Geweben und Organen bei den Wirbelthieren, besonders Amphibien und Reptilien* (Cassel und Berlin; Verlag von Theodor Fisher, 1885), p. 50; su di lui cfr. Frederik B. Churchill, "Regeneration, 1885-1901", in *A history of regeneration research. Milestones in the evolution of a science*, ed. by Charles E. Dinsmore (Cambridge [et alibi]: Cambridge University Press, 1991), pp. 116-119.

166 Eugenio Ficalbi, "Osservazioni sulla istologia della pelle dei rettili cheloniani", *Atti della R. Accademia dei fisiocritici di Siena*, s. IV, 1 (1889), pp. 39-88 + 1 tav., pp. 79-80; su di lui cfr. Maria Alippi Cappelletti, in *Diz. biogr. ital.*, s.v.

167 Gakutaro Osawa, "Beitrag zur feineren Structur des Integumentes der *Hatteria punctata*", *Archiv für mikroskopische Anatomie*, 47 (1896), pp.

Ma a Todaro riconosce di aver dato fra tutti la descrizione più esatta degli organi di senso¹⁶⁸.

Con Anton Haase torna la questione della formazione degli organi di senso durante il processo dell'ecdisi, ed in particolare nel secondo stadio del primo periodo, in coincidenza con la generazione delle setole dalla divisione del protoplasma, che Todaro contrappone alla teoria di Cartier secondo la quale sarebbero invece propagate dalla formazione cuticolare; qui Haase, se non conviene con Cartier, ritiene però infondata anche l'alternativa proposta da Todaro, poiché, a suo dire, ritiene improbabile che dal centro dell'epidermide si proceda alla produzione di cellule per divisione, laddove egli vedrebbe le formazioni cuticolari originanti da semplici processi di scogliera ('Riffortsätze')¹⁶⁹. Ugualmente Haase, pur non accettando, come Todaro, la tesi di Kerbert secondo la quale lo strato epitrichiale sarebbe analogo a quello dello stato embriologico, non trova riscontro nelle proprie osservazioni dell'altro fenomeno descritto da Todaro in riferimento al primo stadio del secondo periodo, quando le cellule cilindriche, che formano lo strato glandulare, degenerano in uno stato mucoso o vischioso¹⁷⁰.

Si può chiudere questa ricostruzione con un saggio di Wilhelm Josef Schmidt, del 1912: della ricerca di Todaro egli emette un giudizio complessivamente lusinghiero, ritenendola eccellente ('trefflich'): segnatamente circa le ossificazioni cutanee, la cui descrizione istologica offerta dal siciliano è riconosciuta come l'unica, che è stata capace di determinarne i dettagli¹⁷¹; così come

570-583 + 1 tav., p. 574 su di lui cfr. James R. Bartholomew, *The Formation of Science in Japan. Building a Research Tradition* (New Haven and London: Yale University Press, 1989), *passim*.

168 Ivi, p. 579: "Genauer wurde das Organaber von Todaro [...] beschrieben, und zwar sowohl bei Ascalaboten als auch bei Ophidiern".

169 Anton Haase, "Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Haftlappen bei dem Geckotiden", *Archiv für Naturgeschichte*, 66 (1900), pp. 321-346 + 2 tavv., p. 342.

170 Ivi, p. 343.

171 Wilhelm J. Schmidt, "Studien am Integument der Reptilien. I. Die Haut der Geckoniden", *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*, 101 (1912), pp. 139-258 + 5 tavv., p. 147: "Die histologische Beschreibung der Hautverknöcherungen ist für lange Zeit mustergültig geblieben, nur Toda-

giudica minuziosa quella del tegumento di *Ascalabotes Mauritanicus*¹⁷². Più contrastato il giudizio sulla intera restituzione del fenomeno dell'ecdisi; ma nel dedicare un esteso *excursus* alle osservazioni di Todaro¹⁷³, emerge un dato inequivocabile: non si tratta più di contestare le singole osservazioni, ma piuttosto, benché riesca ancora sorprendente l'acribia del siciliano, di rilevare l'ormai cambio di quadro interpretativo, che rende poco fruibili quelle acquisizioni¹⁷⁴.

La stesura e la pubblicazione della lunga memoria sulla pelle dei rettili incrocia quello che sarà l'ultimo capitolo della ricerca sugli organi del gusto, questa volta è incentrato sugli eteropodi, ora intesa come una superfamiglia dei molluschi gasteropodi. La ricerca ha preso corpo in questo modo:

Nei tagli della cosiddetta proboscide della Pterotrachea, fatti insieme con il dott. Cesare Milone in alcuni individui raccolti da me in Messina nel marzo di quest'anno e conservati nel liquido di Owen, abbiamo scoperto le speciali formazioni epiteliali a forma di bulbo o di bottone, alle quali diamo la significazione di organi del gusto. Io trovai questi corpi in mezzo all'epitelio della mucosa boccale, e quindi Milone ha

ro hat sie noch bereichert, während neuere Arbeiten (Otto) nicht darüber hinausgingen"; il riferimento è ad Hans Otto, "Die Beschappung der Brevilinguier und Ascalaboten", *Jenaische Zeitschrift für Wissenschaft*, 44 (1909), pp. 193-251 + 1 tav.; Schmidt aveva già incontrato Todaro in un precedente saggio: "Das Integument von Voeltzkowia mira Bttgr. Ein Beitrag zur Morphologie und Histologie der Eidechsenhaut", *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*, 94 (1910), pp. 605-720 + 3 tavv., pp. 607 e 611; su di lui cfr. George H. Parker, *Animal Colour Changes and their Neurohumours. A Survey of Investigations 1910-1943* (Cambridge; At the University Press, 1948), *passim*.

- 172 Ivi, p. 149: "Eine eingehende Darstellung des Integuments von *Ascalabotes mauritanicus* (= *Tarentola maur.*) hat uns Todaro [...] unter vielem andern Trefflichen in seinem ausgezeichneten Werk über den feineren Bau der Reptilienhaut geliefert".
- 173 Ivi, pp. 150-154, con la riproposizione schematizzata di una tavola di Todaro, a p. 153, illustrante la formazione degli organi di senso.
- 174 Ivi, p. 151; Schmidt prospetta l'ipotesi che Todaro abbia addirittura proceduto ad una iper-complicazione del processo della muta e della formazione dei nuovi organi di senso, rimandando in tal senso ad un confronto con Maurer, *Die Epidermis und ihre Abkömmlinge*, cit., pp. 151-152.

veduto la loro presenza estendersi anche nell'epitelio esterno dell'estremità anteriore e rigonfiata della proboscide che circonda la cavità della bocca.¹⁷⁵

Segue dunque, per mano del solo Todaro, la descrizione dei bottoni, che qui posso omettere. Di questa interessante ricerca è qui presentata solo una comunicazione preliminare; Todaro promette, assieme a Milone, “di ricercarli anche nelle altre specie di Eteropodi e di presentare insieme un lavoro particolareggiato; intanto io do una breve notizia di quelli che abbiamo trovato nella *Pterotrachea*”¹⁷⁶; purtroppo la memoria definitiva non uscirà, ed è un vero peccato, poiché avrebbe apportato un tassello di sicuro interesse per la conoscenza di questo gruppo di molluschi, su cui vi era una consolidata letteratura¹⁷⁷; ma questa comunicazione importa per un altro motivo; qui la ricerca delle omologie risale indietro, ben oltre il confine dei vertebrati; ed è un segnale del cambio di prospettiva che Todaro ha nel frattempo maturato: nel 1875 il siciliano ha dato alle stampe la prima memoria dedicata alla morfologia e alla embriologia delle salpe, aprendo un nuovo ed affascinante capitolo.

175 Francesco Todaro, “Sugli organi del gusto degli Eteropodi”, *Atti della R. Accademia dei Lincei. Transunti*, s. III, 3 (1879), pp. 251-254, p. 251.

176 Ivi, p. 254.

177 Rudolph Leuckart, *Zoologische Untersuchungen. Drittes Heft. Heteropoden, Zeitterschnecken, Hectocotylyferen* (Giessen: J. Ricker'sche Buchhandlung, 1854); Carl Gegenbaur, *Untersuchungen über Pteropoden und Heteropoden* (Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1855); August Krohn, *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Pteropoden und Heteropoden* (s.l., s.t., 1860); di questa scoperta si avvarrà Giovan Battista Grassi, mediante una comunicazione personale avuta da Todaro stesso, ne *I Chetognati. Anatomia e sistematica con aggiunte embriologiche* (s.l., s.t., 1883), p. 114: “I follicoli boccali delle *Pterotrachee* sono identici a quelli dei *Chetognati* (ciò mi ha assicurato l'illustre prof. Todaro)”; su queste ricerche Alessandro Ottaviani, “La morfologia sottile”, cit.; più in generale su di lui cfr. Ernesto Capanna, *Giovanni Battista Grassi. Un Re Mida della zoologia* (Roma: Sapienza Università Editrice, 2017).

2.
DALLA MORFOLOGIA COMPARATA
ALL'EMBRIOLOGIA

Invece per avere la spiegazione delle forme e la conoscenza delle cause bisogna trovare gli intimi rapporti delle forme fra loro e col mondo esterno. Così vien fuori da sé il problema dell'origine e della parentela degli animali, che è il più arduo della scienza e al tempo stesso il più importante. Certamente quando si arriverà a conoscere o il modo nel quale si sono formate le specie, o almeno i loro gradi di parentela, allora si potrà differenziarle secondo i loro attributi caratteristici, ed assegnare a ciascuna il posto che le spetta in una classificazione naturale¹.

Sono parole tratte da *Intorno al movimento degli studi embriologici*, l'introduzione al corso di embriologia comparata che Todaro nell'anno accademico 1880/1881 ha deciso di inaugurare; il siciliano deve averlo voluto fortemente, tanto da forzare la consueta architettura curriculare degli studi di medicina e di chirurgia; ma è una novità anche per il corso di scienze naturali, tant'è che figura come comune a tutti e due gli indirizzi;² all'embriologia comparata Todaro deve essersi volto presto, presumibilmente a ridosso della conclusio-

1 Francesco Todaro, *Intorno al movimento degli studi embriologici. Introduzione al corso di embriologia comparata inaugurato il 23 gennaio 1881 nell'Istituto anatomico e fisiologico dell'Università romana* (Torino: Ermanno Loescher, 1881), p. 7.

2 Todaro risulta come 'incaricato' per entrambe le Facoltà: *Annuario della R. Università degli studi di Roma per l'anno scolastico 1880-1881* (Roma: Stabilimento Civelli, 1881), pp. 68, 124 e 130-132; il corso sarà tenuto fino al pensionamento; sostituiva quello di embriologia tenuto dal 1875 al 1879.

ne della memoria sugli organi di senso nel Selaci; è stata un'apertura fatidica ed in un certo senso prevedibile; da quando la morfologia era stata riletta sotto il segno della teoria trasformista, “il problema dell'origine e della parentela degli animali”, per riprendere l'espressione di Todaro, ovvero la filogenesi, non poteva più limitarsi ad indagare le strutture allo stato adulto, ma era forzata a ricostruirne lo sviluppo a partire dai primi stadi dello sviluppo; anzi quest'ultimo si apprestava a diventare la chiave d'accesso privilegiata, secondo quanto previsto dalla cosiddetta ‘legge biogenetica universale’ stabilita da Ernst Haeckel nel 1866, secondo la quale l'ontogenesi ricapitola la filogenesi³. Ed è a questa ‘legge’ che Todaro si volge, con entusiasmo e con un piglio teorico, di certo non consueto nel panorama italiano: “La soluzione del problema del divenire chiarirà i fatti anatomici che per l'anatomia descrittiva resterebbero enigmatici, e servirà a rintracciare lo sviluppo della specie e a costruire quel ramo della biologia che E. Haeckel ha chiamato filogenia”⁴. Ciò detto, va rimarcato che Todaro non si presenta come un meccanico e pedissequo esecutore, avendo ben presente limiti e difficoltà: nella citata *Introduzione*, concludendo, egli fa proprie le riserve di Thomas Henry Huxley circa lo statuto ancora precario della filogenesi,

-
- 3 Su questa ‘legge’ rimando a Stephen J. Gould, *Ontogeny and Phylogeny* (Cambridge Mass.-London: The Belknap Press of Harvard University Press, 1977); su Haeckel vd. Mario Di Gregorio, *From here to eternity. Ernst Haeckel and the scientific faith* (Göttingen: Vandenhoeck & Ruprecht, 2005) e Robert J. Richards, *The tragic sense of life: Ernst Haeckel and the struggle over evolutionary thought* (Chicago: The University of Chicago Press, 2008).
- 4 Francesco Todaro, *Brevi considerazioni sull'insegnamento d'anatomia* (Roma; Tipografia Fratelli Bencini 1884), p. 5; circa la ricezione di Haeckel in Italia siamo ben lontani dall'aver un panorama complessivo: cfr. comunque Clementina Rovati, Carlo Violani (a cura di), *Leopoldo Maggi (1840-1905): una lezione per immagine* (Cava Manara: Grepipi, 2005); Maurizio Di Bartolo, “Le lettere di Enrico Morselli a Ernst Haeckel: per un'introduzione”, in Gian Franco Frigo, Olaf Breidbach (a cura di), *Scienza e filosofia nel positivismo italiano e tedesco* (Padova: Il Poligrafo, 2005), pp. 265-277; Elena Canadelli, “Tito Vignoli ed Ernst Haeckel: dal carteggio di un direttore dimenticato”, *Atti della società italiana di scienze naturali e del Museo civico di storia naturale di Milano*, 147, 2006, pp. 239-266.

ben lontano dal fornire una guida sicura sulla tassonomia⁵, nonché la difficoltà nello stabilire correttamente gli stadi dell'ontogenesi, per via dei processi di falsificazione e di neogenesi, che sono stati invocati per mettere in dubbio l'altro caposaldo della biologia haeckeliana, ovvero la teoria della *Gastraea*, a cui Todaro, dà il giusto peso.⁶

È comunque entro questo orizzonte a cui bisogna riannodare il programma di ricerca inaugurato a ridosso della memoria del 1873 e che verrà fissato nel 1875 con la pubblicazione del saggio intitolato *Sopra lo sviluppo e l'anatomia delle Salpe*.⁷ Todaro, come ha egli stesso scritto, ha iniziato a studiare le salpe nell'autunno del 1873, durante i suoi periodici soggiorni a Messina, cui abbinò anche la frequentazione della stazione di biologia marina di Villafranche-sur-Mer; la prima sortita pubblica cade il 25 ottobre del 1873 durante l'undicesima riunione degli scienziati italiani, tenutasi a Roma, di cui abbiamo solo un telegrafico *report*: “il prof Todaro espone il risultato di alcune sue ricerche fatte sulla salpa pinnata, dalle quali è

5 Todaro, *Intorno al movimento degli studi embriologici*, cit., p. 56: “Ma nello stato attuale della scienza, questi principii [quelli della falsificazione e della neogenesi] si debbono ritenere tutt'al più come induttivi, e quindi sembrami prematuro l'esperimento fatto da Haeckel e da Ray Lankester, di fondare fin d'ora una classificazione sopra i principii filogenetici” il riferimento critico di Huxley è al saggio “On the Classification of the Animal Kingdom”, *Quarterly Journal of Microscopical Science*, 15 (1875), pp. 52-56.

6 Ivi, pp. 54-55; riferimento ad Ernst Haeckel, “Gastraea-Theorie, die phylogenetische Classification des Thierreichs und die Homologie der Keimblätter”, *Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft*, 8 (1874), pp. 1-55; Id., “Ziele und Wege der heutigen Entwicklungsgeschichte”, *Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft*, 10 (Supplement) (1875), pp. 1-99; quanto ai suoi critici, Todaro tiene in considerazione Elias Metschnikoff, “Spongiologische Studien”, *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*, 32 (1879), pp. 349-387, + 4 tavv.; Alexander Agassiz, “Haeckel's Gastraea Theory”, *American Naturalist. An Illustrated Magazine of Natural History*, 10 (1876), pp. 73-75; Carl Claus, *Die Typenlehre und E. Haeckel sog. Gastraea-Theorie* (Wien: Verlag der G.J. Manz'schen Buchhandlung, 1874).

7 Le salpe sono nella tassonomia più recente inquadrate come un ordine della classe dei *Thaliacea*, che, unitamente alle classi degli *Ascidacea* e degli *Appendicularia*, forma l'attuale subphylum dei *Tunicata*.

indotto ad abbracciare l'opinione di quegli anatomici, i quali han creduto riconoscere me' tunicati una specie di corda dorsale"⁸.

La memoria del 1875 si apre ricordando la scoperta, per opera di Adalbert von Chamisso, dell'aspetto fondamentale dell'assetto vitale di questi invertebrati, ovvero la generazione alternante⁹; dopo di che accenna alle due principali opzioni teoriche per riannodare i fili dei cordati agli invertebrati – questione che rappresentava uno dei capitoli più spinosi della biologia del momento¹⁰: la teoria ascidiana, sostenuta in prima istanza da Aleksander Onufrevich Kowalevsky e poi da Carl Wilhelm von Kupffer, la quale si fondava sulla inedita alleanza con un attore noto, l'anfiosso, ed aveva come punto di forza la messa a sistema delle correlazioni morfologiche che si potevano istituire fra la struttura dell'anfiosso e quella dello stadio larvale dei

-
- 8 *Atti della undecima riunione degli scienziati italiani tenuta in Roma dal XX al XXIX ottobre MDCCCLXXIII* (Roma: Tipografia G.B. Paravia, 1875), p. 258: dopo di che nella terza sessione delle riunioni dell'Accademia dei Lincei, risalente al primo febbraio del 1874, Todaro presenta una comunicazione preliminare: cfr. Francesco Todaro, "Sullo sviluppo e sull'anatomia delle salpe", *Atti della R. Accademia dei Lincei*, s. II, 1 (1873-74), pp. XIV-XVI.
- 9 Francesco Todaro, "Sopra lo sviluppo e l'anatomia delle Salpe", *Atti della R. Accademia dei Lincei*, s. II, 2 (1874-75), pp. 720-792 + 5 tavv; p. 720: cfr. Adalbert von Chamisso, *De animalibus quibusdam e classe vermium Linnaeana in circumnavigatione terrae... annis 1815, 1816, 1817, 1818 peracta observatis... Fasciculus primus De salpa* (Berolini: apud Ferd. Dümmlerum, 1819); su di lui Dieter Zissler, "Die Entdeckungsgeschichte des Generationswechsels der Tiere", *Mitteilungen des Badischen Landervereins für Naturkunde und Naturschutz*, n. s., 4 (2001), pp. 951-966; Matthias Glaubrecht, Wolfgang Dohle, "Discovering the alternation of generation in salps (Tunicata, Thaliacea): Adalbert von Chamisso's dissertation "De Salpa" 1819 – its material, origin and reception in the early nineteenth century", *Zoosystematics and Evolution*, 88 (2012), pp. 317-363.
- 10 Su questo dibattito cfr. Roberta J. Beeson, *Bridging the Gap: The problem of vertebrate Ancestry, 1859-1875*. PhD thesis (Oregon: Oregon State University, 1978); Peter J. Bowler, *Life's Splendid Drama: Evolutionary Biology and the Reconstruction of Life's Ancestry, 1860-1940* (Chicago: University of Chicago Press, 1996), pp. 141-202; Stephane Schmitt, *Histoire d'une question anatomique: la répétition des parties* (Paris: Publications scientifiques du Muséum, 2017), pp. 361-411.

tunicati, accomunati dalla presenza della *notochorda* longitudinalmente distesa sull'asse dorsale¹¹; quella 'annelidiana', che in effetti si sta profilando nel mentre Todaro sta svolgendo le sue ricerche, essendo stata esposta per la prima volta nel 1874 da Carl Semper e "sostenuta anche da Dohrn"¹², la quale ha come punto di forza l'idea che la metameria dei cordati possa essersi originata da quella degli 'annulosi', mentre l'aspetto problematico concerne la posizione dell'asse nervoso, che nei vermi risulta invertito, essendo ventrale, rispetto a quello dorsale dei cordati¹³.

-
- 11 Aleksandr O. Kowalevsky, "Entwicklungsgeschichte der einfachen Ascidien", *Mémoires de l'Académie Impériale des sciences de St.-Petersbourg*, s. VIIe, 10 (1866), n° 15, pp. 1-19 (numerazione autonoma) + 3 tavv.; Id., "Entwicklungsgeschichte des Amphioxus lanceolatus", *ivi*, s. VIIe, 11 (1867), n° 4, pp. 1-14 (numerazione autonoma), + 3 tavv.; Id., "Weitere Studien und die Entwicklung der einfachen Ascidien", *Archiv für mikroskopische Anatomie*, 7 (1871), pp. 101-130 + 4 tavv.; Id., "Über die Knospung der Ascidien", *ivi*, 10 (1874), pp. 441-470 + 2 tavv.; Id., "Über die Entwicklungsgeschichte der Pyrosoma", *ivi*, 11 (1875), pp. 597-635 + 5 tavv.; Carl W. Kupffer, "Die Stammverwandschaft zwischen Ascidien und Wirbelthieren", *ivi*, 5 (1869), pp. 459-463; Id., "Die Stammverwandschaft zwischen Ascidien und Wirbelthieren. Nach Untersuchungen über die Entwicklung der Ascidia canina (Zool. dan.)", *ivi*, 6 (1870), pp. 115-172 + 3 tavv.; sui Tunicati soccorre, per il periodo in esame, John Hopkinson, *A Bibliography of the Tunicata 1469-1910* (London: Printed for the Ray Society, 1913); sul ruolo dell'anfiosso Nick Hopwood, "The cult of amphioxus in German Darwinism; or, Our gelatinous ancestors in Naples' blue and balmy bay", *History and Philosophy of Life Sciences*, 36 (2015), pp. 371-39; Jane Maienschein, "'It's a Long Way From Amphioxus': Anton Dohrn and Late Nineteenth Century Debate About Vertebrate Origin", *ivi*, 16 (1994), pp. 465-478.
- 12 Todaro, "Sopra lo sviluppo e l'anatomia delle Salpe", cit., p. 720.
- 13 Carl Semper, "Die Stammesverwandschaft der Wirbelthiere und Wirbellosen", *Arbeiten aus dem zoologisch-zootomischen Institut in Würzburg*, 2 (1875), pp. 25-73 + 3 tavv.; Anton Dohrn, *Der Ursprung der Wirbelthiere und das Princip des Functionswechsels* (Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1875); quanto alla metameria cfr. Carl Semper, "Das Urogenitalsystem der Plagiostomen und seine Bedeutung für das übrige Wirbelthiere", *Arbeiten aus dem zoologisch-zootomischen Institut in Würzburg*, 2 (1875), pp. 195-508 + 13 tavv.; Id., "Die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Thiere. III. Strobilation und Segmentation," *ivi*, 3 (1876-77), pp. 115-404 + 11 tavv; quanto alla seg-

L'inizio muove affrontando il tema della generazione alternante, una coincidente con la prole solitaria, i cui individui sono "agami, privi cioè di organi sessuali, ma portano invece, come organo inserviente alla riproduzione, un lungo cordone, il così detto stolone prolifero"¹⁴; l'altra con la prole aggregata, i cui individui "all'opposto [...] sono ermafroditi" ed "hanno un testicolo ed un ovajo, e partoriscono gl'individui solitari"¹⁵. Dunque Todaro passa a descrivere tutte le strutture coinvolte nel processo generativo della prole solitaria a carico degli individui della prole aggregata; dapprima quelle maschili, ovvero 1) il testicolo, organo impari "formato da un numero di canalicoli seminiferi, e da una capsula o membrana fibrosa nella quale questi canali spermatici sono contenuti"¹⁶; 2) i canali seminiferi, che "per una estremità terminano chiusi a fondo cieco, mentre coll'altra si riuniscono in canalicoli più grandi, che si imboccano in un solo condotto escretore";¹⁷ poi quelli femminili, fra cui 3) l'ovaio, anch'esso un organo impari, «situato in vicinanza della apertura posteriore della cavità respiratoria», che è "formato da un solo follicolo glandulare o ovisacco, il quale contiene un solo uovo, e presenta un cortissimo peduncolo al lato destro ed inferiore"¹⁸; 4) l'ovisacco, che "è formato da una membrana elastica, trasparente e molto sottile, ma moltissimo resistente, tappezzata nella sua faccia interna da uno strato di piccole cellule nucleate"¹⁹; 5) l'ovidutto, che "è un

mentazione, si espresse a favore Hugo Eisig, "Die Segmentalorgane der Capitelliden", *Mittheilungen aus der zoologischen Station zu Neapel*, 1 (1878-79), pp. 93-118 + 1 tav.; mentre fu impugnata da Max Fürbringer, "Zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Excretionsorgane der Vertebraten", *Morphologisches Jahrbuch. Eine Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte*, 4 (1878) pp. 1-110 + 3 tavv.; cui rispose Semper, "Sind die Segmentalorgane der Anneliden homolog mit denen der Wirbelthiere? Eine Erwiderung an Herrn Dr. Fürbringer", *ibidem*, pp. 322-327, e la controplica di Fürbringer (estesa anche ad Eisig): "Ueber die Homologie der sog. Segmentalorgane der Anneliden und Vertebraten", *ibidem*, pp. 663-678.

14 Todaro, "Sopra lo sviluppo e l'anatomia delle Salpe", cit., p. 721.

15 *Ibidem*.

16 *Ivi*, p. 722.

17 *Ibidem*.

18 *Ivi*, p. 723.

19 *Ivi*, p. 724.

vero canale, il quale da un canto fa continuazione colla cavità dell'ovisacco, e dall'altro si viene a sboccare con una grande apertura elissoide nella cavità respiratoria"²⁰; 6) infine, l'utero che, "attaccato per il fondo e i legamenti laterali alla faccia interna della parete, si trova al lato destro, ove fa sporgenza nella cavità respiratoria" e che dunque presenta "un peduncolo e due legamenti, che lo fissano alla parete della cavità respiratoria; un corpo, nel quale è scavata la grande cavità uterina; un collo cortissimo ed un orificio, mercè del quale solamente la cavità fin dalla sua origine sta aperta all'esterno"²¹.

Assolto questo compito, affronta il tema della fecondazione e della segmentazione dell'uovo. Qui comincia il confronto con Kowalevsky, delle cui vedute sarà opportuno fornire un quadro, sia pur sintetico; queste sono convogliate in un saggio riassuntivo, nel quale l'embriologo russo tratta dello sviluppo delle salpe in forma assai stringata e soprattutto senza un supporto iconografico. Ad ogni buon conto, data l'autorevolezza, questo saggio risulta il punto di riferimento obbligato; Kowalevsky, dopo aver esordito riferendo della difficoltà a discernere ciò che appartiene all'uovo e ciò che pertiene alla capsula, indica, dopo il verificarsi del solco ('Furchung'), il costituirsi di "un ammasso di cellule indifferenziate"²². Si forme dunque quella che egli chiama la 'cavità intestinale primitiva' ("primitive Darmhöhle"), giacché da questa si originano la cavità branchiale, l'intestino vero e proprio e la placenta; nella fase immediatamente successiva la struttura embrionale assume una forma ovoidale, che si divide in due parti, una inferiore l'altra superiore, entrambe costituite da tre foglietti, quello esterno, quello mediano e quello interno²³;

20 *Ibidem*.

21 Ivi, p. 725.

22 Aleksandr O. Kowalevsky, "Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Tunicaten", *Nachrichten von der K. Gesellschaft der Wissenschaften und der Georg-Augusts-Universität aus dem Jahre 1868*, pp. 401-415, p. 407: "Nach der Furchung bildet sich ein Haufen von Zellen, in welcher man keine Differencirung antrifft [...]".

23 Ivi, pp. 408-409: "Das unmittelbar darauf folgende Entwicklungsstadium besteht in der Einschnürung der länglich ovalen Embryonalanlage, wobei sie in zwei Theile zerfällt, einen unteren und einen oberen; in die Zusammensetzung des unteren Theils geht die ganze untere Hälfte der Embryonalanlage über und besteht aus dem äusserem Blatte, Zellen des

l'ammasso di cellule si differenzia in tre 'Anlagen', ovvero impianti: quello anteriore del sistema nervoso, quello intermedio della cloaca, il terzo dell'eleoblasto; dopo di che se ne formano altri due; uno di un organo proprio della salpe aggregate²⁴; l'altro che darà corpo all'organo del pericardio. La crescita della placenta avviene in tempi rapidi per il concorso di cellule grasse, mentre il foglietto centrale della placenta si trasforma in cellule del sangue. Lo scopo della placenta è quello consueto: "essa funge da intermediario tra la madre e il 'frutto' ('Frucht') e la sua cavità interna (originata dalla divisione dell'intestino primitivo) e le sue pareti sono in diretto collegamento con la cavità branchiale e le pareti branchiali dell'embrione, quasi fino alla completa maturazione di quest'ultimo"²⁵.

Avvenuta la separazione totale delle due parti, "lo sviluppo successivo del dell'embrione segue la trasformazione degli ammassi cellulari nei già descritti organi"²⁶, ovvero 1) la cavità cloacale; 2) il sistema nervoso tramite la formazione di tre bolle ('Blasen')²⁷; 3) l'installazione dell'Anlage' e la formazione parallela del vero canale intestinale, che risulta essere una sporgenza della cavità primitiva intestinale²⁸. Nell'embrione, quando ancora non sussiste la cavità del sistema cloacale, si addensano, nella parte posteriore, due gruppi di cellule: uno di questo andrà a formare l'eleoblasto, l'altro quello che diventerà nelle

mittleren Blattes und der ganzen Hälfte des primitiven Darmes oder dem unteren Blatte. Der obere Theil besteht aus denselben Elementen, nur ist dort eine Partie der Zellen des Der obere Theil besteht aus denselben Elementen, nur ist dort eine Partie der Zellen des mittleren Blattes schon in mehrere Haufen differenzirt".

24 Si intenda lo stoloblasto, su cui vd, *infra*.

25 Kowalevsky, "Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Tunicaten", cit., p. 409: "Was die Bestimmung der Placenta anbelangt, so dient sie auch hier, wie überall, zum Vermittler zwischen Mutter und Frucht und ihre innere Höhle (aus der Theilung des Primitivdarmes abstammend) und deren Wandungen stehen in unmittelbarer Verbindung mit der Kiemenhöhle und den Kiemenwandungen des Embryo, fast bis zur vollständigen Reife des letzteren".

26 Ivi, p. 409-410: "Die weitere Entwicklung des Embryo selbst besteht in der Umbildung der schon beschriebenen Zellenhaufen zu bestimmten Organen",

27 Ivi, pp. 410.

28 Ivi, p. 411.

salpe aggregate l'ovario. Questo per quanto concerne lo sviluppo della prole solitaria. Quanto alla generazione della prole aggregata vale il fenomeno della gemmazione ('Knospung'); qui non appena l'embrione e la placenta si dividono, si nota una piccola sporgenza nelle pareti della cavità branchiale, al centro fra la placenta e l'eleoblasto e sul bordo posteriore dell'impianto dell'endostilo, che si trova addossato all'ammasso dell'ovaio. La sporgenza suddetta e l'ammasso di cellule sono le prime strutture a formarsi, a cui si aggiungono successivamente i due tubi cloacali, che continuano fino al punto in cui si forma l'ovaio²⁹. Di qui il 'ceppo' germinale si struttura come una piccola massa, che è costituita dalle seguenti parti: 1) la pelle esterna (continuazione della pelle dell'embrione); 2) il tubo intestinale (continuazione dell'intestino dell'embrione); 3) i due tubi cloacali (la prosecuzione delle due estremità posteriori della cloaca dell'embrione); 4) un altro ammasso di cellule, che gradualmente si allunga e assume la forma di un cordone e diventa poi un tubo, formando una cavità; di qui si associa un quinto tubo, il tubo del sistema nervoso, che si è generato dal foglietto intermedio;³⁰ il ceppo germinale ('Keimstock'), dove sono allocati tutti gli 'Anlagen' degli organi, cresce rapidamente e si oblitera il collegamento dei tubi cloacali con la cloaca della 'madre' e si intravedono le incisioni all'estremità del ceppo, foriero delle singole catene delle salpe aggregate.

Finita la descrizione, Kowalevsky fa un confronto dello sviluppo delle salpe con gli altri ordini di Tunicati, trovando una forte analogia con quanto osservabile nei Pyrosomotida e nei Doliolida, a tal punto da azzardare "che stiamo osservando solo stadi diversi di una e medesima modalità di sviluppo"³¹.

29 Ivi, p. 412.

30 *Ibidem*: "Darauf beginnt der Keimstock auszuwachsen und erhebt sich in Form einer kleinen Masse, welche nun aus folgenden Theilen besteht: 1) der äusseren Haut (Fortsetzung der Haut des Embryo), 2) dem Darmrohre (Fortsetzung des Darmes des Embryo), 3) den zwei Kloakalröhren (den Fortsetzungen der beiden hinteren Enden der Kloake des Embryo und 4) einem Haufen von Zellen, welcher sich allmählig in die Länge zieht, die Form eines Stranges annimmt und weiter durch Ausbildung einer Höhle zu einem Rohre wird".

31 Ivi, p. 415: "[...] dass wir hier mit einem Worte nur verschiedene Stufen eines und desselben Entwicklungsmodus vor Augen haben".

Di questa descrizione Todaro rileva in prima istanza la semplificazione del processo: in primo luogo confonderebbe la 'cavità primitiva intestinale', e la 'cavità di segmentazione', la quale ultima, da quanto osservato in *Salpa democratica*, sparisce e parallelamente si forma la cavità placentale, che ha però tutt'altra origine. Anzi, nelle specie, su cui egli ha effettuato le ricerche, ovvero su *Salpa bicaudata*, *Salpa maxima* e *Salpa runcinato-fusiformis* "a questo stesso periodo, cioè quando appena l'uovo è giunto nel luogo definitivo, ho visto non solo formata la placenta, ma formato inoltre l'amnios, la di cui membrana, che incassula tutto l'embrione, sta, a differenza della *S. pinnata*, così intimamente addossata alla superficie esterna dell'embrione, da sembrare parte integrante dello stesso, come sembra essere stata descritta da Kowalevsky sotto il nome di foglietto esterno";³² quanto poi ai 'cumuli', che lo studioso russo descrive come interposti tra il foglietto esterno e quello interno, Todaro ammette di non aver trovato riscontro. Su esemplari di *Salpa pinnata* (e di *Salpa virgola*)³³ Todaro ha seguito le fasi successive: l'uovo di forma ovale con i due poli nel senso verticale è rinchiuso nell'ovisacco; confessa di essergli sfuggito l'inizio della segmentazione, ma ha potuto constatare: 1) che l'uovo maturo presenta due zone, una tappezzata di piccole cellule nucleate e granulose, l'altra di cellule grandi dall'aspetto più fine; 2) che nella prima zona si manifesta una piccola fessura, che rappresenta l'inizio della cavità di segmentazione; 3) che, nell'uovo, ancora raccolto nell'ovisacco ma fuori dall'utero, le piccole cellule nucleate vanno a costituire "uno strato superficiale più oscuro, che guarda il lato dell'ovisacco"³⁴. Ebbene:

32 Todaro, "Sopra lo sviluppo e l'anatomia delle Salpe", cit., p. 728.

33 Interessante la notazione circa l'aver sussidiato le osservazioni condotte su *Salpa pinnata* con quelle su *Salpa virgola*, i cui esemplari gli sono stati procurati "durante il mio soggiorno a Villafranca, e che debbo alla gentilezza del Prof. Bogdanoff di Mosca": (*ibidem*); si tratta di Anatoli Petrowitsch Bogdanow (1834-1896), zoologo e direttore del museo di zoologia di Mosca; su questa stazione cfr. Grégoire Trégouboff, "Histoire de la station zoologique de Villefranche-sur-mer" *Bulletin du comité des travaux historiques et scientifiques, section sciences*, 4 (1982), pp. 1-133.

34 Todaro, "Sopra lo sviluppo e l'anatomia delle Salpe", cit., p. 729.

Questo strato, meno le due estremità, trovasi ora nettamente separato in tutta la sua lunghezza dalla massa formata dalle cellule germinative, che costituiscono il resto del campo blastodermico, per la presenza della cavità di segmentazione, alquanto ingrandita ed estesa fra le due parti a modo di larga fessura falcata, ed un po' estroflessa in un punto. Così lo strato più oscuro formato dalle piccole cellule molto granulose, si può chiamare membrana blastodermica, come nelle uova dei mammiferi; o coperchio della cavità di segmentazione, come è stato appellato nelle uova delle rane.³⁵

Quando l'uovo arriva nell'utero, si verifica l'accorciamento e la sparizione dell'ovidutto e dell'ovisacco; una volta insediatosi, presenta due poli, uno nervoso, l'altro sanguigno, e la membrana blastodermica e la massa centrale germinativa “continuano solamente per un punto molto ristretto, che corrisponde al polo nervoso; restando separati in tutto il resto dalla presenza della cavità di segmentazione, che ora è divenuta simmetrica anche essa, come tutte le altre parti, ed ha preso la forma più nettamente semilunare”³⁶. A questo punto – continua Todaro – “sulla superficie esterna della membrana blastodermica, a livello del piano equatoriale della sfera, si forma un ispessimento circolare [...] il quale nel taglio verticale”³⁷ dà corpo a due emisferi, secondo i due poli suesposti, e da quell'ispessimento circolare origina la ‘membrana germoplastica’, che avvolgendosi forma due cavità: la prima, in posizione mediana, è la cavità placentale, la seconda, in zona periferica, è la cavità dell'amnios. Todaro può così concludere: alla periferia della sfera si assiste alla formazione del cerchio blastodermico, della membrana germoplastica, della placenta e dell'amnios; tutti gli elementi fin qui evidenziati saranno coinvolti nella formazione della prole solitaria, mentre la sola membrana germoplastica servirà per lo sviluppo della prole aggregata.

Proseguendo lo sviluppo della prole solitaria, la membrana blastodermica durante la segmentazione dà corpo a due aggregati che si dispongono su due strati, uno esterno e l'altro interno; quello esterno, corrispondente al polo nervoso, prende il nome di ectoderma; all'in-

35 *Ibidem.*

36 *Ivi*, p. 730.

37 *Ibidem.*

vaginazione dell'ectoderma spetta l'avvio della cavità intestinale primitiva, da cui si forma anche il foglietto interno, detto entoderma; nella fase finale della formazione della cavità intestinale il processo di segmentazione della membrana blastodermica raggiunge il limite esterno ed investe anche il polo sanguigno, in corrispondenza del quale si forma un tubercolo, che Todaro denomina 'bottono sanguigno o ematogeno'.

Dopo la composizione dei due foglietti, interno ed esterno, è il momento di descrivere la formazione del foglietto intermedio, detto mesoderma, la cui ultimazione, che necessita molto più tempo, coincide con la formazione del rudimento del ganglio cerebrale. Il mesoderma è costituito da cellule cilindriche; quelle che si dispongono intorno al collo dell'invaginazione sono inizialmente indifferenziate, ma successivamente si trasformano in cilindriche, e nel contempo si forma un disco trasversale, il quale si situa simmetrico all'asse verticale al di sotto del rudimento del ganglio cerebrale. Secondo Todaro, "questo disco per l'epoca in cui si forma, per la posizione che occupa e per l'ufficio che mostra di svolgere, si può ritenere come l'omologo della corda dorsale de' vertebrati"³⁸; Todaro è perfettamente consapevole della cardinalità della questione, e sa che si possono sollevare obiezioni:

Contro di questa opinione si potrebbe, egli è vero, obiettare che esso non presenta la forma caratteristica della corda; ma la forma a disco, che presenta in queste specie che hanno solamente un ganglio cerebrale, parrebbe anzi confermare l'opinione sopra espressa, quando si rifletta che in tutti gli animali che posseggono la corda dorsale, il sistema nervoso centrale è sempre formato dal rigonfiamento cerebrale e dal midollo spinale, financo nelle Ascidie secondo Kowalevsky e Kupffer s'incontra il ganglio cerebrale ed il midollo dorsale; quindi una corda invece di un disco.³⁹

Il disco avrebbe comunque esistenza effimera; sparisce e rimane il solo ganglio cerebrale, che poi si avvicina alla cavità intestinale primitiva e occupa il posto dapprima insediato dal disco; concludendo:

38 Ivi, p. 733.

39 *Ibidem*.

i tre foglietti embrionali [...] vanno a formare insieme la così detta tunica interna o sacco muscolare; il foglietto esterno o ectoderma, forma l'epidermide o epitelio esterno, il foglietto interno o entoderma l'epitelio interno o l'epitelio della cavità respiratoria, dal quale deriva l'epitelio intestinale, il foglietto medio, o mesoderma, lo strato congiuntivo vascolare e i muscoli. Il ganglio cerebrale e i nervi, che da questo vanno ai vari organi, si sviluppano dallo strato interno dell'ectoderma come più oltre dimostrerò.⁴⁰

Todaro a questo punto passa a descrivere la formazione della tunica esterna, detta anche mantello, che è la caratteristica tipica, da cui il gruppo di questi animali prende il nome; la tunica si forma a partire dall'ectoderma e, mano a mano che l'embrione si sviluppa e si rimpicciolisce la placenta, la tunica tende ad ricoprirlo; su questa tunica si sono succedute molte interpretazioni, che Todaro riferisce nel dettaglio; vi è innanzitutto l'opinione di Kowalevsky, il quale afferma di non avere dubbi che il mantello sia formato dalle cosiddette palline gialle (“gelben Kugeln”) provenienti “dalle cellule del follicolo ovarico” (“aus den Zellen des Eifollikels”)⁴¹; a questa opinione si accoda Kupffer, che ritiene anche lui che le cellule gialle vanno a formare la tunica esterna ovvero il mantello, per cui le denomina “Testa Zellen”⁴²; Contro questa opinione si è espresso Semper, il quale ritiene che il mantello sia formato di goccioline albuminose, che egli denomina ‘gocce della testa’⁴³. Semper e Oskar Hertwig hanno concordato nel dare una scarsa significazione morfologica al mantello, ipotizzando che la sua formazione avvenga per via di “cellule isolate”. Per contro Kowalevsky e Kupffer, che

40 Ivi, p. 735.

41 Kowalevsky, “Entwicklungsgeschichte der einfachen Ascidien”, cit., pp. 2-3.

42 Kupffer, “Die Stammverwandschaft zwischen Ascidien und Wirbelthieren. Nach Untersuchung”, p. 122: “Dieser Vorgang betrifft die Bildung derjenigen Zellen, die in die spätere äussere Tunica (Testa, äussere Mantelschicht) übergehen, ich will dieselben kurzweg die Testazellen nennen”.

43 Carl Semper, “Ueber die Entstehung der geschichteten Cellulose-Epidermis der Ascidien”, *Verhandlungen der physikal.-medicin. Gesellschaft in Würzburg*, n.s., 8 (1874), pp. 63-86 + 2 tavv., p. 65: “ich werde sie deshalb von nun an immer Testatropfen nennen”.

si è visto si trovano d'accordo sulla sostanza che produrrebbe il mantello, si dividono, ritenendo il primo che queste cellule gialle provengano dalla cassula ovarica, il secondo che nelle uova dell'ovaio si produca una pellicola, carica di cellule gialle e che da queste, per passaggio attraverso l'ovidutto, si costruisca lo strato del mantello. Henri Lacaze-Duthiers si è pronunciato contrario sia a Kowalevsky sia a Kupffer, ritenendo che la tunica sia un prodotto dello strato periferico, anche se confessa non essere riuscito a seguirne lo sviluppo⁴⁴; Hertwig ha inteso il mantello essere una formazione cuticolare⁴⁵, mentre Semper propende, più correttamente, secondo Todaro, per una derivazione dall'epidermide.

Tutte queste opinioni, nota Todaro, sono state elaborate a partire dalla sola osservazione sulle ascidie, mentre sulle salpe si sono misurati solo August Krohn e Rudolf Leuckart, per i quali il mantello è una membrana persistente, laddove per il primo deriverebbe dall'involuppo che avvolge l'embrione della prole solitaria, mentre per il secondo è prodotto dalla secrezione dell'epidermide⁴⁶. Todaro passa a descrivere le proprie osservazioni:

I risultati, che io ho avuto in proposito dalle mie ricerche non lasciano dubbio alcuno che veramente anche nelle Salpe la formazione della tunica esterna avviene nella stessa maniera, nella quale Hertwig e

-
- 44 Henri Lacaze-Duthiers, "Les ascidies simples des côtes de France", *Archives de zoologie expérimentale et générale*, 3 (1874), pp. 119-174, 257-330, 531-656 +15 tavv., pp. 588-599.
- 45 Oskar Hertwig, "Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung des Cellulose-Mantels der Tunicaten", *Jenaische Zeitschrift für Medizin und Wissenschaft*, 7 (1871), pp. 46-73 + 3 tavv., p. 59: "Der Ascidien-Mantel ist eine äussere Cuticular-Bildung der Epidermis, welche durch Einwanderung von isolirten Zellen der letzteren in wirkliche Bindesubstanz übergeht"; su di lui cfr. Paul Weindling, *Darwinism and social Darwinism in Imperial Germany; the contribution of the cell biologist Oskar Hertwig (1849.1922)* (Stuttgart: G. Fischer, 1991).
- 46 August Krohn, "Observations sur la génération et le développement des Biphores (Salpa)", *Annales des sciences naturelles*, s. III, 6 (1846), pp. 110-131, p. 117; Leuckart, *Zoologische Untersuchungen*, cit., II, p. 12: "Der äussere Mantel stellt, wie schon erwähnt wurde, ein Secretionsproduct der Salpe dar; er verhält sich wie ein epidermisches Gebilde und schließt sich an diese auch insofern an".

Semper hanno trovato avvenire nelle Ascidie, cioè, come una vera produzione dell'epidermide. Io ho potuto avere sotto gli occhi le varie fasi, per le quali passa lo sviluppo di questa membrana, dalla sua primitiva formazione fino alla sua definitiva costituzione.⁴⁷

Tralasciando i dettagli, conviene riferire delle conclusioni, per cui egli ritiene di obiettare sia a Semper così come ad Hertwig circa la provenienza:

I corpuscoli gialli delle Salpe adunque non provengono dalla proliferazione della cellule del follicolo, né si formano dal vitello prima che l'uovo fosse fecondato e segmentato, né si possano ritenere per semplici goccioline di sostanza albuminosa; ma invece nascono molto tempo dopo la formazione della vescicola blastodermica, dagli elementi di una parte della sua parete, che si trasformano dapprima in una sostanza granulosa (feinkörnige Dotter di Sars), nella quale prendono origine, e presentano una struttura non tanto semplice come sarebbero le goccioline di sostanza albuminosa di Semper.⁴⁸

Con tutto ciò, Todaro però conviene con i due studiosi circa la scarsa significazione morfologica della tunica, ovvero che, come accade nelle ascidie, anche nelle salpe

mano mano che si formano sortono fuori della cavità placentale e vengono trasportati nei vasi della madre ove si dissolvono; quindi non prendono parte in nessun modo alla formazione dell'embrione, ed in specie del Mantello, e non hanno nessuna significazione morfologica. Si vede infatti come nessuna via, durante il lungo periodo del loro sviluppo, né interna né esterna, mette in comunicazione la cavità della placenta con l'opposto embrione.⁴⁹

La sezione successiva concerne il processo di formazione del ganglio cerebrale, dei nervi e degli organi di senso; il rudimento del ganglio cerebrale, costituito da due 'tubercoletti', si origina dall'ectoderma, benché Todaro confessi di non essere stato in grado di determinare se dallo strato interno o esterno; quando il già nominato

47 Todaro, "Sopra lo sviluppo e l'anatomia delle Salpe", cit., p. 737.

48 Ivi, p. 740.

49 *Ibidem*.

disco neurale, omologo alla notocorda, si dilegua, il ganglio occupa il suo posto, e ai due tubercoletti subentra un organo sferico, impari, formato da cellule cubiche, prodotte dai due tubercoli; nel seguire i successivi processi, Todaro nota che: 1) al crescere del ganglio, sparisce il collo d'invaginazione; 2) che il ganglio si dispone su un lato, sullo stesso piano della cavità intestinale primaria; 3) che, quando la cavità intestinale prende a dividersi, originando la cavità respiratoria e quella propriamente digestiva, il ganglio migra di nuovo verso il polo nervoso. Dopo di che si formano le cellule nervose 'adulte', che rimpiazzano quelle cubiche, embrionali, e contemporaneamente si distende la rete nervosa, che va a distribuirsi su tutti gli organi. Fra le cellule del ganglio nervoso si distinguono alcune, che si caricano di un pigmento giallo-rosa, che Todaro interpreta, come vedremo, analogamente ad Henri Milne-Edwards, come rudimento dell'organo visivo; quanto alla distribuzione dei nervi, Todaro rimanda alla già citata memoria dei Leuckart; ma è in grado di fornire una notazione inedita riguardo quello che sarebbe l'undicesimo paio, di cui può assicurare che al punto di origine stanno due gangli, finora da nessun altro osservati.

Si tratta ora di affrontare una questione spinosa, ovvero se le fibre nervose delle salpe siano primitive, come ha sostenuto Leuckart; se lo fossero, questa sarebbe la prova a favore della teoria del cilindrax sostenuta dal già citato Schultze, che Todaro ha confutato nel 1872⁵⁰; ma per ventura queste non lo sono, poiché

ciascuno di questi nervi non rappresenta una fibra nervosa primitiva, ma invece un fascio di piccole fibre nervose primitive, avvegnaché debba considerarsi come tale ognuna di queste piccole fibre, che com-

50 La confutazione – nota Todaro – è stata accolta anche da Franz Christian Boll in “Die Savi’schen Bläschen von Torpedo”, *Archiv für Anatomie, Physiologie und wissenschaftliche Medicin*, 1875, pp. 456-468 + 1 tav., p. 466: “Hier will ich nur betonen, — was vor mir schon Todaro [...] gethan hat — dass auch aus dem Verhalten der peripheren Nerven in den Sinnesepithelien, speciell in den Savi’schen Bläschen kein Grund für eine präformirte fibrilläre Structur des Axencylinders hergeleitet werden kann. Man sieht nämlich niemals einen Zerfall eines Axencylinders in Fibrillen, sondern ausnahmslos nur dichotomische Theilungen, deren Producte allmählig so fein werden, dass sie sich der Beobachtung entziehen”.

pongono i nervi delle Salpe. La prova di quanto affermo sta in ciò, che ogni fascio o tronco nervoso non promana da una sola cellula nervosa, ma invece nasce da altrettante cellule nervose, quante sono le piccole fibre, o fibrille, se vogliamo anche così chiamarle, che si contengono in ciascun nervo delle Salpe. Ciascuna di queste fibrille è perfettamente omogenea e pallida allo stato fresco, mentre nello stesso acido osmico si altera un poco e diviene leggermente granulosa.⁵¹

Se assai arduo è risultato per Todaro identificare le terminazioni dei nervi per la loro estrema sottigliezza, più praticabile è stata l'osservazione dello sviluppo degli organi di senso: il primo è quello visivo, che, come si diceva poc'anzi, era stato già individuato da Henri Milne-Edwards⁵²; qui Todaro può dare una descrizione assai più accurata, in quanto può assicurare che l'organo oculare

è fatto: 1° da una capsula esterna elastica e trasparente; 2° da uno strato di cellule cilindriche e cellule a bastoncino, strato de' bastoncini; 3° da uno strato di cellule cariche di pigmento rosso, che formano il cosiddetto tapetum. Nella prole aggregata della *S. pinnata* questi due strati, lo strato de' bastoncini ed il tapetum, si presentano solamente nelle parti rigonfiate, mentre, fra un rigonfiamento e l'altro, non si vede che uno strato formato di cellule cilindriche.⁵³

Quanto all'organo uditivo, esso era stato già finemente individuato e descritto da Heinrich Müller nel 1852⁵⁴, ma anche in questo caso Todaro può contribuire in vista di una più raffinata rappresentazione.

Adempiuto l'ufficio della descrizione del ganglio e degli organi di senso ad esso associati, resta da discutere una questione cruciale, ovvero la loro dislocazione, se da intendersi nel lato dorsale o in quello ventrale; la questione era dibattuta già dai tempi di Cuvier e di

51 Todaro, "Sopra lo sviluppo e l'anatomia delle Salpe", cit., p. 744.

52 Henri Milne-Edwards, *Observations sur les ascides composées des côtes de la Manche* (Paris: Chez Fortin-Masson et C.ie, 1841), p. 55: "En avant, elle naît de la partie dorsale de la chambre thoracique, au-dessous du point où se trouvent le ganglion nerveux et l'appareil oculiforme".

53 Todaro, "Sopra lo sviluppo e l'anatomia delle Salpe", cit., p. 745.

54 Heinrich Müller, "Ueber die anatomische Verschiedenheit der zwei Formen (Generationen) bei den Salpen", *Verhandlungen der physikalisch-medicinischen Gesellschaft in Würzburg*, 3 (1852), pp. 57-64, p. 60.

Chamisso, ma, come giustamente nota Todaro, “la determinazione loro non aveva tutta quella importanza che ha assunto oggi; imperocché prima se ne faceva soprattutto una quistione di descrizione, ed oggi invece è divenuta questione gravissima per stabilire l’omologia fra questi animali ed i vertebrati”⁵⁵. Non a caso egli richiama l’attenzione sulla recente presa di posizione assunta da Karl Ernst von Baer, il quale ritiene del tutto inappropriata la dorsalizzazione del tubo neurale nelle ascidie, non ritenendo che vi sia alcuna omologia fra il tubo neurale e quello intestinale delle ascidie con i rispettivi nei vertebrati⁵⁶. Ma è bene ricordare che in von Baer si agitano forti perplessità nei confronti delle teorie trasformistiche, lamarckiane o darwiniane che fossero⁵⁷; c’è in questione il modo in cui ci rappresentiamo il piano morfologico fondamentale del tipo dei vertebrati, Ecco come:

Ci formiamo il concetto di due grandi cavità generalmente parallele, l’una contenente i centri degli organi di relazione, che chiamiamo perciò cavità animale, e l’altra contenente invece gli organi principali della nutrizione e della riproduzione, che chiamiamo cavità vegetativa;

55 Todaro, “Sopra lo sviluppo e l’anatomia delle Salpe”, cit., p. 746.

56 Karl E. von Baer, “Entwickelt sich die Larve der einfachen Ascidien in der ersten Zeit nach dem Typus der Wirbelthiere?” *Mémoires de l’académie impériale des sciences de Saint-Pétersbourg*, s. VII, 19 (1873), pp. 1-36 (numerazione autonoma) + 1 tav., p. 34 “So wenig ich im Stande bin, in dem am Bauche liegenden Ganglion der Tunicaten ein Homologon von Hirn und Rückenmark der Wirbelthiere zu erkennen, so wenig bin ich fähig, im Achsenstrange der Embryonen von Ascidien die Chorda dorsalis der Wirbelthiere zu finden”.

57 von Baer è consapevole che la conferma della teoria ascidiana sarebbe un prova a favore di Darwin: ivi, p. 1: “Es hat ein grosses Aufsehen unter den Naturforschern erregt, dass erprobte Beobachter behauptet haben, die Ascidien, die in ihrem entwickelten Zustande so ungemain von dem Bau der Wirbelthiere abweichen, entwickelten sich im Anfange ihres Lebens nach der Norm der Wirbelthiere und sie seien daher als Embryonen und im Larvenzustande nach dem Typus der Wirbelthiere gebaut. Wäre diese Behauptung begründet, so wäre das Aufsehen vollkommen gerechtfertigt, denn die kühne Hypothese Darwin’s, dass die höhern Formen der thierischen Organismen aus ganz abweichenden, die wir die niedern und niedersten zu nennen pflegen, im Laufe der Zeit sich entwickelt haben, hätte damit eine mächtige Stütze erhalten”.

il lato del tronco corrispondente alla cavità vegetativa lo diciamo ventre (*Gastraeum*) o lato ventrale, quello corrispondente alla cavità animale, lo diciamo dorso o lato dorsale (*notaeum*). Fra l'uno e l'altro e più ravvicinato al dorso si trova la corda dorsale. Dunque nel determinare il lato dorsale ed il lato ventrale d'un vertebrato ci riferiamo sempre alle due diverse cavità splancniche, o meglio all'importanza e significazione diversa degli organi, che in loro si contengono. In un vertebrato, il lato dorsale corrisponde agli organi centrali nervosi, ed il lato ventrale viceversa agli organi digestivi, respiratori, al centro della circolazione ed agli organi genitali.⁵⁸

Secondo Todaro, la struttura del piano compositivo delle salpe corrisponde appieno a quello dei vertebrati:

Nelle Salpe noi non abbiamo le due grandi cavità splancniche, ma abbiamo la distribuzione degli organi secondo questo alto tipo dei vertebrati; cioè da un lato abbiamo situato l'organo centrale nervoso insieme agli organi rudimentali dei sensi, e dal lato opposto il filetto respiratorio, l'intestino, il testicolo ed il cuore. Chiamiamo a buon dritto il primo lato dorsale, ed il secondo lato ventrale. In quanto ai molluschi diciamo, che essi invece non arrivano a quest'alto tipo d'organizzazione, dappoi- ché l'intestino e la testa quantunque ben limitata, restano nello stesso lato del nucleo viscerale.⁵⁹

C'è inoltre da precisare il ruolo del ganglio nervoso, ovvero se renderlo assimilabile ad un organo nervoso centrale; e anche su questo Todaro ritiene che ci siano le premesse per ritenerli omologhi:

che poi il ganglio cerebrale abbia tutto il significato di un organo nervoso centrale o di un cervello rudimentale, ce lo dimostrano: 1° la sua funzione che fa da centro a tutti i nervi dell'animale; 2° i rapporti che esso ha con gli organi rudimentali de' sensi; 3° la sua struttura, la quale non ha riscontro con nessuno de' gangli periferici fin qui conosciuti, ma invece ricorda quella del cervello de' vertebrati. Avvegnaché come innanzi ho dimostrato, è formato da due sostanze: una centrale d'aspetto mollecolare o poroso; l'altra corticale, composta di cellule nervose ramificate, e perciò analoga alla sostanza corticale del cervello de' vertebrati. Si aggiunga a questo che nelle stesse Salpe si trovano in

58 Todaro, "Sopra lo sviluppo e l'anatomia delle Salpe", cit., p. 746.

59 Ivi, p. 747.

connessione, con questo organo centrale nervoso, due gangli che hanno struttura veramente tale, e che stanno annessi all'undicesimo paio, simili a quei gangli che posseggono alcuni nervi craniani de' vertebrati; 4° infine il modo come questo ganglio cerebrale si sviluppa e la presenza di una cavità, che in certo periodo di sviluppo in esso si mostra, ci mettono fuori dubbio sulla sua vera significazione morfologica di cervello rudimentale.⁶⁰

Si tornerà in seguito sul ruolo e sul significato complessivo di queste considerazioni; per ora, continuando a seguire lo sviluppo, si muove alla sezione successiva, nella quale si espone la formazione della cavità respiratoria, dell'intestino, del filetto branchiale, dell'endostilo e della fossa ciliata. Questo sviluppo è scandito in quattro fasi: la prima, dopo la scomparsa del collo d'invaginazione, è contraddistinta dall'esito diverso della cavità dell'intestino primitivo, di cui una parte si trova molto sviluppata e riempita da materia nutritiva, l'altra, posta fra il ganglio cerebrale ed il bottone vitellino, che si è atrofizzata, finché sparisce in contemporanea alla dissoluzione del bottone vitellino; la seconda fase subentra quando si abbozza l'embrione, allorché dalla cavità intestinale primitiva si genera un'estroffessione, da cui si formano due cavità, quella respiratoria e quella intestinale definitiva; contemporaneamente dal lato interno dell'estroffessione l'endoderma si introflette nella cavità respiratoria dando origine al filetto branchiale; fra l'introffessione dell'endoderma ed il rudimento del ganglio nervoso si forma un'altra vescicola, che darà luogo alla cloaca. Sul piano istologico l'intestino risulta formato da due strati, uno interno epiteliale, quello esterno da tessuto congiuntivo; il filetto branchiale è formato da uno strato di endoderma e di mesoderma; quanto all'intestino, contrariamente da quanto asserito da Leuckart, vi si osserva una sottilissima membrana muscolare che spiegherebbe le "contrazioni attivissime della parete dell'intestino, per le quali progredisce e viene espulsa al di fuori la materia intestinale"⁶¹. La terza fase è ca-

60 *Ibidem.*

61 Ivi, p. 750; riferimento a Leuckart, *Zoologische Untersuchungen*, p. 35: "In histologischer Beziehung ist zu bemerken, dass der Darmkanal der Salpen der Muskelhaut entbehrt. Die Fortbewegung der Nahrungsstoffe

ratterizzata dalla comparsa dell'endostilo, un organo che si forma sulla linea mediana della cavità respiratoria, formato interamente di tessuto endodermico; è stato così battezzato da Huxley, secondo il quale sarebbe si differenzia solo come fessura dal solco ventrale⁶², mentre Leuckart opina, seguito in questo da Gegenbaur e da Kupffer, che fra le due strutture corra una lamella divisoria⁶³. Ma l'esistenza di questa lamina divisoria fra il solco ventrale e l'endostilo è stata successivamente negata da Richard Hertwig, Hermann Fol e Lacaze-Duthiers e, stando a quanto ha osservato, Todaro è d'accordo con questi ultimi tre⁶⁴. Ma quale è la sua funzione? Todaro aderisce alla tesi sostenuta per primo da Leuckart e poi da

und des Chymus ist hier lediglich die Aufgabe der Flimmerhaare, die man in allen Theilen des Tractus”.

- 62 Thomas H. Huxley, “Observations upon the Anatomy and Physiology of *Salpa* and *Pyrosoma*”, *Philosophical Transactions of the Royal Society*, 141 (1851), pp. 567-593, p. 572.
- 63 Leuckart, *Zoologische Untersuchungen*, cit., pp. 31-32; Carl Gegenbaur, *Grundriss der vergleichenden Anatomie* (Leipzig, Verlag von Wilhelm Engelmann, 1874), pp. 172-17; Kupffer, “*Die Stammverwandschaft*”, pp. 165-166.
- 64 Todaro, “Sopra lo sviluppo e l'anatomia delle Salpe”, cit., pp. 750-751: “Dalle ricerche che ho fatto nelle salpe mi son convinto anch'io non esistere la pretesa lamina di piccole cellule fra l'endostilo e il solco. Queste due parti sono invece in immediata continuazione, e non rappresentano che una sola doccia scavata fra le due pliche ventrali, che a mo' di cerchine fanno sporgenza nella cavità respiratoria [...]. L'endostilo forma la parte più recondita od il fondo della doccia [*sic* per doccia], mentre il solco rappresenta l'entrata; quindi l'endostilo ed il solco ventrale si debbono ritenere come due parti di un solo organo, che presenta la forma scanalata o a doccia scavata fra le due pliche ventrali”; cfr. Richard Hertwig, “Beiträge zur Kenntniss des Baues der Ascidien. Eine akademische Preisschrift”, *Jenaische Zeitschrift für Medicin und Wissenschaft*, 7 (1873), pp. 74-102 + 3 tavv., p. 86; “Études sur les Appendiculaires du détroit de Messine”, *Mémoires de la Société de Physique et d'Histoire Naturelle de Genève*, 21 (1872), pp. 445-499 + 11 tavv., p. 451; su di lui il necrologio di Maurice Bedot, “Hermann Fol. Sa vie et ses travaux”, *Revue suisse de zoologie et annales du Musée d'histoire naturelle de Genève*, 2 (1894), pp. 1-21 (con elenco dei titoli); Heinrich Buess, “The Contribution of Geneva Physician to the Physiology of Development in the 19th Century”, *Bulletin of the History of Medicine*, 21 (1947), pp. 871-897.

Fol secondo la quale l'endostilo debba trattarsi di una formazione ghiandolare, connessa ai fenomeni della deglutizione⁶⁵. Su questa base Todaro ne fornisce una più minuta descrizione:

Le pareti dell'endostilo presentano dall'alto al basso, o dall'apertura al fondo:

a) una prima lamina di natura glandolare [...], fatta da uno strato semplice di grandi cellule cilindriche, provviste da un grosso nucleo;

b) un primo cuneo di cellule coniche anche esse di natura glandolare [...] che stanno chiuse da una membrana elastica sottilissima, ed hanno la base, ove presentano un grosso nucleo, rivolta all'esterno, e gli apici riuniti in un punto verso l'interno, ove la membrana presenta un foro, che sbocca nella cavità dell'endostilo;

c) una seconda lamina di natura puramente epiteliale [...] formata egualmente da uno strato semplice di grandi cellule cilindriche, prive però di nucleo e provviste invece nell'estremità libera di delicatissime ciglia vibratili;

d) un secondo cuneo glandolare formato come il primo. Le pareti che limitano il solco sono fatte da un semplice strato di piccole cellule cubiche, che portano grosse ciglia vibratili, il quale si ripiega in fuori per continuare lo strato delle cellule vibratili che rivestono le due pliche ventrali [...].

Le due pliche ventrali, che limitano l'endostilo ed il solco ventrale, sono rivestite in alto e all'esterno dall'epitelio vibratile, in basso dall'epitelio [*sic*] ordinario che fa continuazione con l'epitelio della cavità respiratoria. nel tessuto congiuntivo che fa il suo corpo si trova scavata una grande lacuna sanguigna.⁶⁶

La quarta fase vede la formazione della fossa ciliata: essa è una struttura circondata da una rete sanguigna in diretta comunicazione con i vasi che fuoriescono dal filetto branchiale; Todaro ha determinato la presenza di un tubercolo formato da cellule cilindriche attaccato al ganglio cerebrale, per cui egli propende per la tesi di

65 Leuckart, *Zoologische Untersuchungen*, cit., p. 33; Hermann Fol, "Note sur l'endostyle et sa signification physiologique", *Archives de zoologie expérimentale et générale*, 3 (1874), pp. LIII-LV, p. LV: "Pour moi, l'endostyle est et reste une glande d'une forme particulière, il est vrai, mais enfin une vraie glande".

66 Todaro, "Sopra lo sviluppo e l'anatomia delle Salpe", cit., pp. 751-752.

Leuckart che lo interpreta come organo dei sensi, o, meglio per Todaro, olfattivo⁶⁷.

Tralasciando la questione della determinazione dell'ano e della bocca, si passa alla sezione successiva, concernente lo sviluppo dei muscoli, del cuore e dei vasi, i quali tutti si sviluppano dal mesoderma e cominciano a delinearsi quando si riapre l'utero e si rompe la membrana dell'amnios; quanto ai fasci muscolari sono in numero di sei e sebbene sembrino appoggiarsi all'endostilo, Todaro rifiuta la tesi di Edwin Ray Lankester che propone di assimilare quell'organo ad una sorta di colonna dorsale;⁶⁸ quanto allo sviluppo del cuore, esso ha una forma a tubo fusiforme ed è circondato dal pericardio che forma una cavità, nella quale il cuore può muoversi liberamente, tranne un punto in cui è agganciato alla parete del pericardio⁶⁹. Il cuore presenta due aperture nella cavità cardiaca, cui corrispondono due grandi seni sanguigni; e questa disposizione, afferma Todaro, trova la sua ragione nel modo in cui si sviluppa il cuore ed il pericardio, che si generano nello spazio interposto fra il 'cul di sacco' intestinale e l'organo peculiare, detto stoloblasto. Quanto al dato istologico, le cellule della parete del pericardio non cambiano forma e restano di forma cilindrica o cubica, ragion per cui la parete del medesimo è formata da un epitelio semplice⁷⁰. Todaro inoltre ha osservato una

67 Leuckart, *Zoologische Untersuchungen*, cit., p. 27: "Es bleibt unter solchen Umständen nur noch übrig, das betreffende Gebilde entweder für einen Drüsenapparat oder für ein Sinnesorgan zu erklären. Die grössere Anzahl der Anatomen hat sich für die letztere Deutung entschieden und der Bau des betreffenden Organes scheint allerdings auch am meisten mit einer solchen Ansicht übereinzustimmen".

68 Di questa interpretazione di Edwin Ray Lankester ne serba traccia Francis Maitland Balfour in "A Preliminary Account of the Development of the Elasmobranch Fishes", *Quarterly Journal of Microscopical Science*, 14 (1874), pp. 324-364 + 3 tavv., p. 342.

69 Qui Todaro rettifica quanto asserito da Leuckart, secondo il quale il punto si attacco corrisponderebbe all'intera lunghezza del cuore: *Zoologische Untersuchungen*, cit., p. 41: "Das Herz der Salpen [...] liegt aber nicht etwa ganz frei und lose im Innern dieses Raumes, sondern ist mit seiner (etwas kürzern) Rückenwand der ganzen Länge nach an demselben befestigt".

70 A differenza di quanto sostenuto Huxley, che lo ritiene un semplice seno: "Observations upon the Anatomy" cit., p. 572: "The heart lying obliquely

rete tendinea sottilissima, sfuggita agli altri ricercatori, che potrebbe dare conto “della direzione alternante delle contrazioni del cuore che si osserva in tutti i tunicati, e che fu scoperta la prima volta nelle Salpe da van Hasselt”⁷¹; di questo fenomeno si era già occupato Wagner, ipotizzando che il cambio di direzione fosse dovuto dallo sviluppo dei capillari, che, offrendo uno ostacolo crescente al flusso, ne determinerebbe l’inversione⁷². Ma Todaro obietta che la rete non è più sviluppata rispetto ad altri animali, nei quali l’inversione non si verifica, e dunque propone l’ipotesi che il fenomeno debba spiegarsi per la conformazione peculiare del cuore, ed in tal senso, pensa sia proprio alla rete tendinea che si possa addebitare tale fenomeno.

Dal cuore, così conclude Todaro, si dipartono due grandi lacune; e di lì descrive il sistema circolatorio, che prelude alla sezione successiva dedicata allo sviluppo del sangue e alla obliterazione della circolazione placentale materna. Stando alle sue indagini lo sviluppo del sangue rispetta tre periodi: “formazione dell’emolinfa e primi elementi morfologici del sangue dalle cellule del mesoderma o foglietto medio dell’embrione; formazione di questi elementi dal bottone ematogene della placenta; formazione degli stessi elementi dalle glandule sanguigne dell’animale”⁷³. Va ricordato che negli embrioni della prole aggregata la funzione del bottone ematogeno è vicariata dal già citato stoloblasto. Dopo la avvenuta obliterazione dalla circolazione placentale della madre, si verifica l’atrofia della membrana dell’amnios e la formazione dei germoblasti, i quali han-

at the posterior extremity of the dorsal sinus, is not tubular, as it has been described; it forms not more than three-fifths of a tube; nor is it correct to say that it lies in a pericardium. Its true nature will be best conceived by supposing the inner surface of a sinus to have become developed for about three-fifths of its circumference into a free muscular membrane”.

- 71 Todaro, “Sopra lo sviluppo e l’anatomia delle Salpe”, cit., p. 753; il riferimento è ad “Uittreksels uit brieven van de Heeren Kuhl en van Hasselt an de Heeren C.J. Temminck, Th. van Swinderen en W. de Haan”, *Algemeene Konst- en Letter-Bode voor het Jaar 1822*, 1° tomo, 1822, pp. 115-117.
- 72 Nikolaus Wagner, “Recherches sur la circulation du sang chez les tunicières”, *Melanges biologiques tirés du Bulletin de l’Académie impériale des sciences de St.-Petersbourg*, 6 (1866-68), pp. 10-18, p. 13.
- 73 Todaro, “Sopra lo sviluppo e l’anatomia delle Salpe”, cit., p. 758.

no nella tesi di Todaro un ruolo centrale non solo in rapporto allo sviluppo della prole solitaria ma anche di quella aggregata, a cui fornisce il materiale formativo; concorrono allo sviluppo due organi particolari, la glandola germinativa e lo stolone prolifero; la glandola germinativa però entra in scena in un secondo momento, ovvero dopo che si formano i germoblasti dalla membrana germoblastica, “la quale limita la parte laterale della cavità della placenta, e nasce immediatamente dal cerchio blastodermico o germinativo nei primi tempi dello sviluppo”⁷⁴; questa membrana è in rapporto con l'amnios e con esso condivide la sua natura transitoria:

la membrana germoblastica è fatta da un semplice strato di grandi cellule cilindriche, che posseggono un solo nucleo; al contrario della membrana amniotica, che a livello dell'apertura della placenta le fa seguito, la quale viene fatta da piccole cellule cubiche disposte anch'esse in una serie, meno della parte corrispondente al polo nervoso, ove in origine presenta due o più serie. La membrana dell'amnios e la membrana germoblastica costituiscono due membrane transitorie, le quali per conseguenza spariscono con lo sviluppo dell'embrione.⁷⁵

La differenza fra le due membrane consiste nel fatto che mentre quella amniotica sparisce senza lasciare traccia, la seconda dà corpo per l'appunto ai germoblasti. Todaro descrive nel dettaglio lo sviluppo di questa membrana, la quale cresce e “avanza mano mano verso il centro e così si viene a porre, riunendosi a quella dal lato opposto, fra la sostanza che limita il fondo della cavità placentale e la parte centrale della parete ventrale dell'embrione”⁷⁶, e si situa fra il mesoderma dell'embrione ed il fondo della placenta; dal punto di vista della tessitura è formata da cellule ovali, che aumentano di volume “e sono contenute nelle maglie che forma la sostanza granulosa intercellulare, la quale ora ha preso l'aspetto di una rete, e contiene una grande quantità di nuclei che si sono sviluppati nella stessa”⁷⁷. Queste cellule ovali sono i germoblasti da cui ne succede una seconda formazione, la quale “si fa molto

74 Ivi, p. 763.

75 *Ibidem*.

76 Ivi, p. 764.

77 *Ibidem*.

più lentamente per una successione di nidiate cellulari, e dura fino alla completa formazione della gemmazione dello stolone prolifero; ciò coincide colla fine della vita embrionale della prole solitaria, e seguita fino alla totale scomparsa dell'organo placentale"⁷⁸. Va rimarcato il fatto che anche i germoblasti di queste seconda formazione "non penetrano mai nella cavità della placenta, dal lato della quale anzi la sostanza forma un considerevole spessimento a modo di membrana"⁷⁹; dal punto di vista della struttura "sono formati da una sostanza protoplasmatica e granulosa; hanno una forma più o meno ovale ed una grandezza, quantunque variabile, pure maggiore sempre del doppio dell'ematoblasto il più sviluppato"⁸⁰; in ciascuno di essi da un nucleo unico si procede alla moltiplicazione dei nuclei, che si accumulano nel cuore dell'embrione, spingendosi di lì verso la glandola germinativa e fissandosi infine sulla sua parete; da qui si formano le cellule germinali che a cascata nelle due lacune pericardiche sono trasportate nella rete sanguigna, di cui Todaro può descrivere, sulla scorta di una serie di osservazioni compiute a Messina nell'estate del 1873 e nell'inverno successivo presso la stazione di Villefranche-sur-mer, il loro corso nel dettaglio secondo quell'alternanza della circolazione evidenziata.

Finalmente entra in scena la 'glandola' germinativa, l'eleoblasto, che assieme allo stolone prolifero costituiscono i due elementi fondanti la generazione della prole aggregata. Questa struttura "trae origine da un gruppo di grandi cellule, che si formano nel mesoderma un momento prima della formazione del cuore, nel punto sottostante al luogo ove questo si sviluppa"⁸¹. Al tempo in cui si è sviluppata interamente, si suddivide in due parti: una basale, lacunare, che riceve i germoblasti; una seconda, che è al disotto e che presenta le caratteristiche tipiche delle ghiandole, essendo "formata da canali reticolati, analoghi ai canali linfatici della sostanza midollare delle ghiandole linfatiche dei mammiferi, e da un sistema di lacune secondarie intermedie"⁸². La ghiandola è destinata ad atrofizzarsi e a

78 Ivi, p. 765.

79 *Ibidem*.

80 *Ibidem*.

81 Ivi, p. 768.

82 Ivi, p. 769.

sparire a mano che i germoblasti, transitando nel reticolo periferico, si convogliano nello stolone prolifero, che resta l'ultimo organo da descrivere della prole solitaria. Circa l'origine dello stolone Todaro riconosce a Kowalevsky il merito di averne data una prima ricognizione, poi ulteriormente approfondita. Rispetto a quanto fissato dal russo, Todaro è in grado di rettificare più di un aspetto, a partire dalle osservazioni che ha compiuto su *Salpa pinnata*:

contemporaneamente all'arrivo dei primi germoblasti nella glandola germinativa, mentre questa va a subire un rapido e prodigioso incremento, la parete interna della cavità respiratoria, o il cosiddetto sacco branchiale, che è formato dall'entoderma, fa un'estroffessione fra l'estremità posteriore dell'endostilo e il lato sinistro della parte anteriore del pericardio, ove, per la mancanza o deficienza del mesoderma, viene a porsi in contatto con la faccia profonda dell'ectoderma o pelle dell'embrione che solleva a forma di una piccola papilla epiteliale, la quale fa sporgenza innanzi alla base della glandola germinativa e dietro la placenta.⁸³

Questa papilla, sottoposta ad un taglio, mostra una porzione di forma triangolare la quale è occupata dal primo germoblasto, il quale si segmenta in due parti, ciascuna delle quali presenta 4/5 nuclei; dopo di che per successive divisioni si viene a formare quello che Kowalevsky ha denominato il 'cumulo cellulare', il quale crescendo si ritaglia un posto, una sorta di cavità, che a Todaro risulta transitoria e che perciò denomina 'cavità di segmentazione'; dopo di che la papilla assume, per ulteriore accrescimento, la forma del tubo allungato tipico dello stolone prolifero, Dal punto di vista istologico il tubo in questo primo periodo è formato da tre strati:

Lo strato esterno, rappresentato da una serie di cellule cubiche, e fatto dal prolungamento dell'ectoderma o pelle dell'embrione; lo strato medio, composto di cellule rotonde e nucleate trae origine dal cumulo cellulare innanzi descritto; lo strato interno, anch'esso composto da una serie di cellule cilindriche, proviene dall'estroffessione del sacco branchiale o entoderma, il quale circonda il canale respiratorio dello stolone, che percorre tutto il corpo cilindrico nel senso della lunghezza,

83 Ivi, p. 772.

e che sta, almeno fino a un certo periodo, in comunicazione colla cavità respiratoria, dalla quale ha preso origine.⁸⁴

Lo strato medio però presenta una serie di strozzamenti in corrispondenza della formazione di segmenti circolari dovuti alla formazione di quattro cumuli, che inducono una sporgenza nel canale dello stolone; questi a loro volta producono quattro solchi che dividono i cumuli stessi nel senso della lunghezza, di modo che “il tubo germinativo viene diviso in segmenti dagli strozzamenti esterni trasversali; e ciascun segmento in quattro cumuli da’ solchi interni longitudinali”⁸⁵. Da questo punto in poi entra nel vivo la fase della formazione della prole aggregata. Senza entrare sulla critica delle proposte precedentemente avanzate da una serie di osservatori, fra cui i già citati Leuckart ed Huxley, sarà opportuno seguire da presso lo sviluppo così come inteso da Todaro, scandito i sette stadi. Il primo stadio muove dalla formazione dei quattro cumuli che, crescendo, generano altrettanti bottoni

i quali, quantunque in questo stadio occupano ancora la stessa posizione occupata dai cumuli che gli hanno dato origine, cioè uno la parte superiore del segmento, l’altro la parte opposta inferiore e due le parti laterali, tuttavia, a differenza dei cumuli che facevano tra loro una continuazione dal lato esterno [...] i bottoni non appena formati si presentano staccati [...]; perciò rappresentano veri bottoni stolonari o germinativi indipendenti l’uno dall’altro. Non solamente i bottoni si presentano staccati, ma fra loro, e in mezzo allo strato interno ed esterno, si formano quattro spazi lacunari, i quali danno origine ai due canali sanguigni dello stolone che si sviluppano nel secondo stadio.⁸⁶

In mezzo a ciascun bottone si forma una nuova cavità germinativa o di segmentazione, che presto si oblitera anch’essa. Dei quattro bottoni si delinea presto la loro differente funzione; i bottoni, superiore e quello inferiore, risultano più progrediti di quelli laterali e Todaro ritiene siano quelli che danno origine agli embrioni e perciò li designa come ‘blastodermici’, mentre da quelli laterali si formano

84 Ivi, p. 773.

85 *Ibidem*.

86 Ivi, p. 775.

il materiale nutritivo e gli elementi ematoblastici. Il secondo stadio “è caratterizzato: dallo sviluppo dei vasi del tubo germinativo, dalle prime modificazioni che presenta la parte dello strato interno corrispondente ai bottoni blastodermici, nonché dal restringimento che comincia a mostrare la cavità o il canale respiratorio del tubo”⁸⁷; da notare qui la correzione alla proposta di Kowalevsky di interpretare i due canali che si formano come tubi cloacali, che Todaro invece correttamente riporta alla loro natura vascolare mediante una manipolazione efficace: sottopone un embrione distaccato ad una iniezione mediante pipetta a tubo lungo e poi conservato in alcool assoluto; poi stacca il pezzo dallo stolone prolifero e ne esegue dei tagli chiusi nel sapone di glicerina, secondo la tecnica introdotta da Walther Flemming⁸⁸. Il terzo stadio è contraddistinto da un movimento di torsione del tubo germinativo sul proprio asse, a conclusione del quale le due coppie di bottoni si scambiano il loro posto; mentre quello ora in alto procede a fornire il materiale nutritivo, Todaro rivolge l'attenzione ai due bottoni blastodermici “nei quali è sparita già la cavità germinativa e, d'ambo i lati, ciascun bottone ha preso la forma di un corpo cellulare allungato e ricurvo su se stesso verso l'interno, coll'estremità superiore rigonfiata a clava, e l'estremità inferiore terminata a coda”⁸⁹. Todaro dà a questa struttura il nome di blastoderma e ne studia la sua composizione, che risulta essere composta da due strati, i quali nell'estremità inferiore si assottigliano fino a formare una fettuccia unicellulare che si ricurva, chiudendosi nella cavità intestinale primitiva, mentre nell'estremità superiore si scorge da un lato l'originarsi nella parte dorsale (ectoderma) del corrispondente solco, mentre nel lato opposto questo solco è in fase più avanzata e, chiudendosi, ha dato origine alla vescicola cerebrale; volendo dunque Todaro fornire una interpretazione complessiva del processo, ne risulterebbe quanto segue:

- a) la distinzione del foglietto <e>sterno o ectoderma, dal foglietto interno o entoderma; b) la riunione dei due foglietti ectoderma e entoder-

87 Ivi, p. 776.

88 Walther Flemming, “Eine Einbettungsmethode”, *Archiv für mikroskopische Anatomie*, 9 (1873), pp. 123-125.

89 Todaro, “Sopra lo sviluppo e l'anatomia delle Salpe”, cit., p. 780.

ma, all'estremità, ossia la continuazione dell'uno nell'altro; quindi la formazione della cavità intestinale primitiva avviene alla stessa maniera di come avviene nei vertebrati superiori (Selacei, Pesci ossei, Rettili, Uccelli) cioè per l'incurvamento laterale di tutto il blastoderma verso un punto centrale, che viene a chiudere la cavità intestinale primitiva ripiena in origine dalla materia nutritiva, analoga al vitellus nutritivo. È importante inoltre di notare come la cavità intestinale primitiva, non ha in questo caso rapporto alcuno con la cavità germinativa o di segmentazione del bottone blastodermico, che sparisce molto tempo prima.⁹⁰

Il quarto stadio è contrassegnato dalla parziale occupazione fra i due bottoni blastodermici del canale respiratorio da parte di quello sanguigno; di qui il bottone, corrispettivo al canale, sparisce, mentre quello opposto sottostante si divide in due porzioni, ciascuna delle quali forma il rudimento del cosiddetto stoloblasto; i due blastodermi

in questo stadio [...] presentano i tre foglietti, (ectoderma, mesoderma ed entoderma) nettamente delineati. In ciascun di loro si osserva la vescicola cerebrale, la quale presenta una cavità stretta ed allungata, e dal lato esterno la sua parete è fatta da lunghe cellule cilindriche. L'ectoderma o il foglietto esterno è semplice come nei Selacei, nei Rettili e negli Uccelli; a differenza del blastoderma della prole solitaria, ove, come innanzi ho fatto notare, è formato di due strati (foglietto corneo e foglietto sensoriale di Stricker) come nei Batraci e nei Pesci ossei.⁹¹

A questo punto la cavità intestinale primitiva genera una estroffessione di forma digitale che darà corpo all'intestino definitivo; la materia nutritiva, che riempie la cavità intestinale primitiva, si ricava un seno che forma il canale ombellicale che, quando si è perfezionato, ha prosciugato la materia nutritizia; contemporaneamente si sono formati la vescicola cardiaca e i rudimenti del testicolo e dell'ovaia. Dopo di che l'estroffessione, che sta dando corpo all'intestino definitivo, divide la cavità primitiva in due, una delle quali consiste nella cavità respiratoria, che viene attraversata dal canale ombellicale; e questo da un lato raggiunge, lungo la pare-

90 *Ibidem.*

91 *Ivi*, p. 781.

te interna dell'ectoderma, la vescicola cerebrale, dall'altro quella cardiaca. Il quinto stadio è caratterizzato dall'obliterazione del canale ombelicale e nella sua trasformazione nel filetto branchiale; Qui interviene la chiusura della cavità respiratoria e la formazione della cloaca dell'organo di attacco, ovvero la *crista*. Negli embrioni in questo stadio si comincia a formare la membrana di cellulosa e restano pendenti dal tubo germinativo. Il sesto stadio è caratterizzato da uno sviluppo di tutti gli organi finora evidenziati: la vescicola cardiaca e quella cerebrale, il testicolo, l'ovaio, il filetto branchiale, la cloaca; si cominciano a delineare i fasci muscolari, mentre lo stoloblasto rimane nella forma rudimentale e non sono ancora emersi né la fossa ciliata, né l'endostilo, né gli organi di senso. Nel frattempo, gli organi d'attacco di ciascun embrione si perfezionano e vanno a disporsi intorno ad un asse. Il tubo germinativo si ingrandisce e con esso il vaso sanguigno superiore, che comincia ad irrorare il mesoderma degli embrioni. Il settimo stadio è finalmente contrassegnato dallo sviluppo dello stoloblasto, che inaugura una nuova circolazione indipendente e si osserva l'inizio della pulsazione del cuore; qui si formano gli ultimi organi, ovvero la fossa ciliata, l'endostilo e gli organi di senso; gli embrioni restano attaccati al tubo germinativo mediante la circolazione stoloblastica fino a che non se ne separano distruggendola. Così si chiude l'intero ciclo di formazione della prole aggregata.

Finalmente il saggio arriva alle conclusioni; la prima concerne la dimostrazione che la generazione della prole aggregata non deve essere inquadrata come una metamorfosi, come gemmazione, dalla prole solitaria, bensì come proveniente dallo stesso atto generativo; ma questa dimostrazione ha un valore strategico per la teoria della derivazione dei vertebrati dalle ascidie, poiché rimuove una delle obiezioni più robuste, ovvero "che la propagazione per gemme non si trova in nessuno di quegli animali che fin oggi si chiamano vertebrati, ma che invece essa costituisce una maniera di generazione propria delle infime classi animali, nei quali havvi una vera metamorfosi"⁹². In conclusione, si può affermare quanto segue:

92 Ivi, p. 785.

1° Che nelle Salpe la generazione avviene per commercio sessuale fra individui diversi (maschio e femina); dapoiché quantunque nello stesso individuo si trovano riuniti l'uovo e il testicolo, pure are è stato riconosciuto che l'uovo di un individuo viene fecondato dal liquido spermatico di un altro individuo.

2° Che dopo la segmentazione gli elementi dell'uovo si dividono in due parti, separati dalla presenza del cerchio blastodermico; da una parte si sviluppa immediatamente la prole solitaria, nel luogo stesso (utero) ove l'uovo ha preso sua stabile dimora; gli elementi dell'altra parte invece emigrano e vanno più tardi o in un secondo tempo a svilupparsi in luogo lontano (nello stolone prolifero) gli individui della prole aggregata.

3° Che tanto nella prole aggregata prima dello sviluppo degli organi si formano due foglietti embrionali, l'ectoderma e l'entoderma, e quindi in mezzo a loro si sviluppa un terzo foglietto il mesoderma, il quale si fende per formare una fessura che rappresenta la cavità generale del corpo, d'onde prende origine l'emolinfa che viene segregata dagli stessi elementi del mesoderma.

4° Che il foglietto esterno o l'ectoderma, nella prole solitaria è formato da due strati, e nella prole aggregata da un solo.

5° Che la cavità intestinale primitiva nella prole solitaria si forma per entroflexione del foglietto esterno e nella prole aggregata per il ripiegamento laterale di tutto il blastoderma verso il centro inferiore, dopo che alla parte marginale il foglietto esterno si è riunito e si continua con l'interno.

6° Che il sistema centrale nervoso si sviluppa in tutte e due le prole del foglietto esterno.

7° Che nella prole solitaria fra il foglietto esterno ed il foglietto interno, cioè fra il rudimento del sistema centrale nervoso e la cavità intestinale primitiva, si sviluppa il disco dorsale analogo alla corda dorsale dei vertebrati.

8° Che come i rettili, gli uccelli ed i mammiferi, l'embrione nella prole solitaria è amniotico.

9° Che l'embrione di questa stessa prole possiede una placenta che in principio fa la stessa funzione della placenta dei mammiferi, e che nella prole aggregata quantunque manchi la forma della placenta esiste sempre una circolazione ombellicale e stoloblastica.

10° Che il mantello di cellulosa si deve ritenere per una formazione epidermoidale originata e dipendente dall'ectoderma.

11° Finalmente i fasci muscolari che si sviluppano dal mesoderma riunendosi circolarmente dividono il corpo dell'animale in vari segmenti.

Mi sia dunque concesso di concludere che le Salpe si sviluppano secondo il tipo dei vertebrati; cioè in parte come l'Amphiosus, i Ciclostomi, gli Storioni ed i Batraci, in parte come i Selaci, i Pesci ossei, i Rettili e gli Uccelli, ed in parte come i Mammiferi; quindi non possono rappresentare esseri degenerati, ma ammessa la teoria del trasformismo le Salpe rappresenterebbero il tronco del grande albero geneologico dei vertebrati.⁹³

Nello schierarsi apertamente a favore della teoria ascidiana, Todaro, nelle conclusioni, fa i conti anche con l'altra opzione, quella 'annelidiana'; qui il confronto si attua non tanto con la versione esposta da Semper, ma con quella di Anton Dohrn; e si tratta, è bene dirlo, di una critica, che, al di là della diversità di vedute, si svolge in termini assai pacati; i due si erano conosciuti nel 1868, a Messina, quando Dohrn aveva inizialmente pensato a quella città come sede della stazione, poi realizzata a Napoli⁹⁴; e da allora ne è sorta un'amicizia ininterrotta; Dohrn ha da allora (ed avrà) in Todaro un alleato fidato: non solo (o non tanto) nella difesa del trasformismo, che può dirsi preventivata. In tal senso sono assai illuminanti le considerazioni che Todaro svolge in una lettera indirizzata a Dohrn il primo novembre del 1878:

Voi mi domandate il mio parere sopra un articolo che vorreste scrivere sulla Rassegna settimanale sopra la zoologia italiana ed il Mediterraneo? Scrivetelo, ma credete a me che lascerà il tempo che trova. Per farsi strada in Italia certe idee, ancora ci vuole tempo. Del resto per poter realizzare e mettere in effetto quanto mi avete scritto, bisognerebbe far prendere l'iniziativa dalla facoltà di scienze matematiche fisiche e naturali della R. Università di Napoli. E credete voi che ciò sia nella possi-

93 Ivi, pp. 786-787.

94 Di questo incontro uno spunto è fornito da Todaro stesso, in occasione del discorso per il venticinquennale della fondazione della Stazione zoologica: *Das 25 jährige Jubiläum der Zoologischen Station zu Neapel am 14. April 1897* (s.n.l., s.n.t., s.n.a.), p. 8: "Unter anderen jungen Gelehrten, die nach Messina kamen, um diesen Reichtum auszubeuten, traf ich im Winter 1868 Anton Dohrn. Aber unsere Bekanntschaft wurde damals nicht so intim, wie es nachher werden sollte, da wir Beide mit verschiedenen Problemen beschäftigt waren: er studierte hauptsächlich Crustaceen, und ich untersuchte die Schleimcanäle der Haifische und ihre Functionen".

bilità di avvenire? Io posso garantirvi di una cosa sola, cioè che tanto io, quanto il mio amico Tommasi saremo sempre pronti a darvi qualunque aiuto, perché le vostre idee sono simili alle nostre e ci incontriamo perfettamente. Ma pensano così i nostri colleghi dell'Università di Napoli? E stiate certo, che senza la loro annuenza non si può fare nulla.⁹⁵

Lo accomunano, inoltre, un pari apprezzamento del ruolo che ha giocato la lezione di Étienne Geoffroy Saint-Hilaire e di Karl Ernst von Baer⁹⁶.

Quanto alla sostanza della posizione espressa da Dohrn, bisogna qui rammentare che la questione dell'origine dei vertebrati è riguardata anche come campo di applicazione del principio che egli intende introdurre *ex novo*, ovvero il principio del cambiamento delle funzioni (“das Princip des Funktionswechselln”), e che egli propone come una chiave della ricerca filogenetica (“der phylogenetischen Forschung ein Schlüssel”); è un principio di cui egli rivendica la natura puramente fisiologica (“rein physiologisch”) contro la tradizione morfologica a cui si riannodano Gegenbaur ed Haeckel⁹⁷; anche su questo rispetto, Dohrn trova in Todaro un al-

95 ASZN, I.A.I.1878.T., cc. 2r-v.

96 Per Todaro a Geoffroy Saint-Hilaire si deve il passaggio cruciale della trasformazione dell'anatomia descrittiva in anatomia scientifica: cfr. “Il metodo sperimentale nella scienza della vita. Discorso [...] letto il 3 Novembre 1891 in occasione della solenne inaugurazione degli studi”, in *Regia Università degli studi di Roma. Annuario per l'anno scolastico 1891-92* (Roma: Tipografia Fratelli Pallotta, 1892), pp. 5-18, pp. 8-10, dove il contrasto è con Cuvier; per Dohrn il richiamo alla lezione di Geoffroy Saint-Hilaire è più pertinente alla difesa della sua teoria ‘annelidiana’: *Der Ursprung der Wirbelthiere*, cit., p. 3: “Ich fügte noch hinzu, dass ich am meisten mit Geoffroy St. Hilaire dem Aelteren übereinstimmen müsste, der die Insecten auf dem Rücken laufende Wirbelthiere nannte, – wünschon natürlich dieser Ausdruck nur als Andeutung der morphologischen Uebereinstimmung des Rückens der Vertebraten mit dem Bauch der Arthropoden aufzufassen bleibt”; per von Baer, il trattato è dedicato da Dohrn a lui; quanto a Todaro, la sua memoria ha in esergo una citazione del medesimo.

97 Dohrn, *Der Ursprung der Wirbelthiere*, cit., pp. 69-70; sulla tradizione fisiologica, di cui Dohrn è un esponente, Michael T. Ghiselin, “Charles Darwin, Fritz Müller, Anton Dohrn, and the origin of evolutionary physiological anatomy”, *Memorie della Società Italiana di Scienze Naturali e*

leato, giacché, lo si è visto, fin da subito il siciliano ha avvertito l'esigenza di contemperare la saldezza dell'approccio morfologico con quello della fisiologia⁹⁸.

Ciò premesso, la disparità dei pareri è assoluta; Dohrn nel suo trattato muove da un assunto, che ha una valenza metafisica, secondo la quale tutta la storia degli organismi può essere declinata su una doppia tendenza fondamentale, quella della capacità di perfezionarsi ("Vervollkommnungsfähigkeit"), cui si oppone specularmente l'incapacità, compendiata nel processo degenerativo; ed è sulla base di questa alternanza che Dohrn ascrive agli 'annelidi' la prima e alle larve delle ascidie il secondo⁹⁹. Non entrerò nel merito specifico della teoria esposta da Dohrn, nella difficoltà che poneva allora e continua a porre l'assunto principale, ovvero il fatto che negli 'annelidi' la corda neurale corre lungo il lato ventrale e che questo implicherebbe un ribaltamento per trasformarsi in cordato¹⁰⁰; basterà qui riferirsi, e anche in questo caso brevemente,

del Museo Civico di Storia Naturale di Milano, 27 (1996), pp. 49-58; su *Der Ursprung* cfr. Id., "The Origin of Vertebrates and the Principle of Succession of Functions. Genealogical sketches by Anton Dohrn. 1875. An English translation from the German, introduction and bibliography", *History and Philosophy of the Life Sciences*, 16 (1994), pp. 5-98 e Silvia Caianiello, "Succession of functions, from Darwin to Dohrn", *ivi*, 36 (2015), pp. 335-345.

98 Lo ripeterà anche nella commemorazione per la morte: "Anch'io ho opinato che i vertebrati abbiano origine dai tunicati, ma sono stato concorde col Dohrn nel principio fondamentale della Teoria della Discendenza, ammettendo con lui che il cambiamento di funzioni, il quale apporta la trasformazione degli organi, sia dovuto principalmente all'azione dell'ambiente, o, come ho anche detto, alle cause fisico-chimiche, che hanno agito nel tempo": "Antonio Dohrn. Commemorazione fatta all'Accademia dei Lincei il giorno 2 gennaio 1910" *Ricerche fatte Ricerche fatte nel laboratorio di anatomia normale della R. Università di Roma*, 15 (1910-11), p. 12.

99 Dohrn, *Der Ursprung der Wirbelthiere*, cit., p. VIII.

100 La questione è ancora dibattuta: Katherina Nübler-Jung, Detlev Arendt, "Is ventral in insects dorsal in vertebrates? A History of embryological arguments favouring axis inversion in chordate ancestors", *Roux's Archive of Developmental Biology*, 203 (1994), pp. 357-366; Id., "Dorsal or ventral: similarities in fate maps and gastrulation patterns in annelids, arthropods and chordates", *Mechanism of Development*, 61 (1997), pp. 7-21.

sul rovesciamento totale proposto da Dohrn della teoria ascidiana, mediante l'estensione massima del compasso della tendenza degenerativa, per cui si prospetta la tesi secondo la quale l'anfiosso sia interpretato non come il vertebrato primitivo, ma come un pesce degenerato e, a cascata, da esso degenerati non solo le ascidie, ma i tunicati tutti, dunque appendicolarie e salpe comprese¹⁰¹; e qui la critica di Todaro è puntuale: un conto è difatti ammettere che la trasformazione delle ascidie dallo stato larvale allo stadio adulto attaccato alle rocce possa essere il risultato di un processo di degenerazione, un altro è infilare questo caso in una sommatoria di degenerazioni, che adombrerebbe tale sequenza: ciclostomi, anfiosso, salpe, appendicolarie, ascidie: "Perciò – nota Todaro – non sarà difficile supporre che le Ascidie, le quali, liberi allo stato di larva, incontriamo dopo attaccate come piante alle roccie delle nostre coste, passano rappresentare animali degenerati. Però è più facile ammettere di essere Salpe degenerate anziché Pesci o Ciclostomi; dapoiché in tal caso sarebbero, secondo lo stesso Dohrn, degenerati di altri esseri degenerati"¹⁰².

Dalle pieghe di questo confronto emerge con chiarezza la posizione di Todaro, nel ribaltare la sequenza di Dohrn, in accordo con la teoria ascidiana; egli pone le salpe come la più vicina approssimazione, all'interno dei tunicati, alla forma ancestrale dei vertebrati; questa tesi rappresenterà il punto nevralgico di tutta la ricezione nel contesto della comunità dei biologi, anche fra coloro che si schiereranno nell'alveo della medesima opzione, comunque sollecitati dalla radicalità e dalla eccentricità della versione di Todaro; certo, questo aspetto era ben chiaro a Dohrn, che ne rilevava l'azzardo scrivendo a Emil du Bois-Reymond, il 20 gennaio 1876¹⁰³. Ma quanto meno

101 Dohrn, *Der Ursprung der Wirbelthiere*, cit., pp. 55-57.

102 Todaro, "Sopra lo sviluppo e l'anatomia delle Salpe", cit., p. 786.

103 "Ein Italiener, Todaro, hat kürzlich die Salpen-Embryologie bearbeitet, und taumelt nun auf dem glatten Parquet der phylogenetischen Vermuthungen umher. Es gelingt ihm das Unglaubliche. Die Salpen sind die mehr od. weniger directen Vorfahren aller WirbelthierClassen und der Ascidien, also die Urthiere; wie sie freilich zu ihrer bizarren Organisation gekommen sind, das macht Hr. Todaro so wenig Kopfbrechen, wie es grössere Geister als ihn bekümmert": Emil du Bois-Reymond (1818–1896), Anton Dohrn (1840–

a Todaro va riconosciuto il merito di essere stato l'unico biologo italiano, a quell'altezza, a misurarsi con un tema così centrale; che questo groviglio fosse prerogativa di altre scuole, lo conferma indirettamente Antonio Della Valle, peraltro l'unico vero e proprio specialista dei tunicati:

Mentre che le maravigliose trasformazioni, a cui vanno soggette nei primi stadii della loro vita le Ascidie semplici e le composte, e le analogie più o meno evidenti, o ravvisabili, che sono da queste presentate con quelle delle forme embrionali dei vermi o dei vertebrati, costituiscono oggi l'argomento di numerosi ed accurati lavori dei più valenti Naturalisti di Russia, di Germania e di Francia, lo studio dell'anatomia e specialmente della classificazione di quest'importantissimo gruppo di Tunicati meno poche ma illustri eccezioni, è stato quasi interamente trascurato.¹⁰⁴

Certo c'è una certa approssimazione, mancando all'appello quanto meno l'Inghilterra; ma questo non importa; conta invece qui ricordare che Della Valle si muove in tutt'altra direzione, ovvero su quello anatomico sì, ma funzionalizzato alla dimensione squisitamente speciografica (e tale resterà negli anni a venire), così che per incrociare un pronunciamento a riguardo della questione della primogenitura dei vertebrati emesso da un biologo italiano bisogna ricavarlo dalle pieghe di una prolusione recitata da Giovan Battista Grassi, appena insediato presso l'ateneo catanese nel

1909), *Briefwechsel*, hrsg. von Christiane Groeben in Zusammenarbeit mit Klaus Hierholzer: Mit einer historischer Einführung von Ernst Florey (Berlin [et alibi]: Springer Verlag, 1985), p. 79.

104 Antonio Della Valle, *Contribuzioni alla storia naturale delle ascidie composte del Golfo di Napoli. Con la descrizione di alcune specie e varietà nuove e di altre poco note (Studii fatti nella Stazione Zoologica di Napoli)* (Napoli: Tipografia dei Comuni, 1877), p. 3; quanto alla sua prosecuzione: "Nuove contribuzioni alla Storia naturale delle Ascidie composte del Golfo di Napoli", *Atti della R. Accademia dei Lincei. Memorie della Classe di scienze fisiche, matematiche e naturali*, s. III, 10 (1880-81), pp. 431-498 + 10 tavv.; "Osservazioni su alcune ascidie del golfo di Napoli", *Atti della Reale Accademia delle scienze fisiche e matematiche di Napoli*, s. II, 13 (1908), pp. 1-89 + 5 tavv.

1885; Todaro, unitamente a Dohrn, si espose per fargli vincere il posto; ne fa fede la lettera scritta da Grassi a Giovanni Ferrando, allora Capo Direzione del Ministero della Pubblica Istruzione datata 8 luglio 1883:

Preferendo alla carriera del medico pratico quella dello zoologo e dell'anatomia, mi rivolsi al professor Gasco per sapere se potevo concorrere a qualche posto di Assistente o di Prof. Di Storia Naturale. Prima di rispondermi il Prof. Gasco colle recarsi da Lei nel Ministero per parlare di me e per aver notizie sulla cattedra di Zoologia e di Anatomia comparata vacante in Catania [...]. Compresi subito che per aver favorevole il voto della Facoltà, conveniva disporre il Prof. Bertè, Prof. Di Anatomia Umana in Catania, e non insistere per avere nuovamente l'incarico dell'insegnamento della Zoologia e dell'Anatomia Comparata. Mi rivolsi al Comm. Dohrn ed al Prof Todaro presso il quale in Roma il Prof. Bertè fu assistente... Il Prof. Todaro e il Comm. Dohrn presero molto a cuore la mia preghiera.¹⁰⁵

La fiducia era in effetti ben riposta: Grassi era uno dei pochi biologi altrettanto capace di misurarsi con le sfide dell'anatomia e della embriologia comparata, come attesta la già citata monografia sui Chetognati, cui abbinava nello stesso torno di tempo un saggio sulla colonna vertebrale, maturato durante il suo soggiorno presso la scuola di Gegenbaur¹⁰⁶, ed un altro diretto ad investigare le prime fasi dello sviluppo dell'ape¹⁰⁷. In questa prolusione Grassi soppesa con la dovuta attenzione le due tesi principali, quella "annelidiana" e quella ascidiana; della prima, però, pur tributando rispetto a Dohrn, non gli sembra condivisibile, soprattutto, l'idea

105 "In onore di Battista Grassi nel centenario della sua nascita", in *Symposia genetica*, a cura di Carlo Jucci, vol. IV (Pavia, Tipografia del libro – Soc. A.R.L., 1956), pp. 164-165.

106 Giovan Battista Grassi, "Lo sviluppo della colonna vertebrale nei pesci ossei", *Atti della R. Accademia dei Lincei. Memorie della Classe di scienze fisiche, matematiche e naturali*, s. IV, 15 (1883), pp. 311-372 + 8 tavv.

107 Giovan Battista Grassi, "Intorno allo sviluppo delle api nell'uovo. Relazione preliminare", *Atti della società italiana di scienze naturali*, 26 (1883), pp. 355-370.

che i tunicati e l'anfiosso debbano essere risguardati come forme degenerate¹⁰⁸; da qui la preferenza per la tesi ascidiana¹⁰⁹.

Tornando alla ricezione, sarà opportuno prendere le mosse dalla reazione, particolarmente istruttiva, poiché a caldo, di uno specialista di biologia marina, William Keith Brooks, al quale giunge la memoria di Todaro nell'atto di licenziare il suo lavoro sullo sviluppo delle salpe¹¹⁰; e come si suol fare in circostanze del genere, si aggiunge una postilla, nella quale si avvisa di non aver potuto tener conto del lavoro, lo si sintetizza brevemente, rimandando il lettore ad una prossima più meditata valutazione; ma in questo caso la postilla è più impegnativa, poiché Brooks è costretto a rimediare anche ad un altro imprevisto. Todaro nella sua memoria ha tenuto conto, lo si è visto, di un saggio di Kowalevsky uscito nel 1868, nel quale il russo si è cimentato anche con le salpe, laddove a Brooks erano noti i soli due saggi dedicati alle ascidie e ai *Pyrosomatida*; ma al di là dell'essere stato colto in fallo nell'aver trascurato un saggio del maggior specialista, peraltro in una letteratura non proprio strabordante, Brooks si trova costretto a registrare una serie inedita di differenze fra le proprie osservazioni e quelle di Kowalevsky, alle quali egli prova a rispondere con un tono rispettoso, tenuto conto dell'autorità del russo: tono che invece muta radicalmente nel momento in cui lo statunitense chiude la postilla, passando in rassegna la memoria di Todaro:

108 Giovan Battista Grassi, *I progressi della Teoria dell'evoluzione. Discorso letto per l'inaugurazione dell'anno scolastico 1885-1886* (Catania: Tipografia Fratelli Galati, 1886), p. 38

109 *Ibidem*: "E concludendo, due sono le strade principali ideate per rannodare l'invertebrato al vertebrato – l'una sarebbe rappresentata dall'anellide e dall'elasmobranchio – l'altra sarebbe rappresentata da un verme che aveva rapporti col verme piatto, dal tunicato, dall'anfiosso e dall'elasmobranchio. Noi preferiamo almeno per ora questa seconda strada".

110 Su questo biologo statunitense cfr. Keith R. Benson, "Problems of Individual Development: Descriptive Embryological Morphology in America at the Turn of the Century", *Journal of the History of Biology*, 14 (1981), pp. 115-128; Id., "American Morphology in the Late Nineteenth Century. The Biology Department at John Hopkins University", *ivi*, 18 (1985), pp. 163-205; Richard Nash, "William Keith Brooks and the naturalist's defense of Darwinism in the late-nineteenth century", *History and Philosophy of the Life Sciences*, 37 (2015), pp. 158-179.

The Memoir by Todarro [*sic*] now remains to be noticed. This is an elaborately illustrated quarto of 150 pages; and the observations recorded, as well as conclusions reached, are so utterly at variance with all that has been done by previous observers that it seems impossible to reconcile them. According to this writer, Salpa in the synthetic type of all the Vertebrata, and presents, during its development, peculiarities which are characteristic of each of the classes of this group, including the Mammalia. It is an allantoidian vertebrate, developed in a true uterus, which is composed of a muscular, a vascular, and a mucous layer; and after impregnation the neck of the uterus becomes closed by a plug of mucus, and the embryo forms an allantois, exactly as in the higher Vertebrata. The sections which are represented in the figures are so strikingly like those of the earlier stages of the higher vertebrates that I am unable to make any comparison between them and my own observations. The work seems to have been done almost entirely upon sections of specimens hardened and treated with reagents, and every embryologist is well aware how untrustworthily results reached in this way often are, unless they are carefully compared with those reached by a thorough study of the living embryo, and also verified in every possible way. As I made no sections, but confined my attention to living animal, I am unable to offer any suggestion as the way in which what I believe to be the errors of interpretation in this paper are to be explained, and am therefore compelled to confine myself to this very short and unsatisfactory notice.¹¹¹

Come evidente, lo statunitense non crede alle osservazioni di Todaro. Ma non è questo il punto; qui importa notare l'insinuazione in merito alla possibilità che le osservazioni siano l'esito di un abbaglio continuo, dovuto all'uso sistematico dei tagli seriali, peraltro lasciando cadere il sospetto che Todaro si sia avvalso di quella tecnica in maniera un po' maldestra, mentre invece la tecnica del siciliano, a partire dalla manipolazione e dalla colorazione dei materiali, come già comprovata dalle prime memorie, è di primo ordine, pienamente accordata agli standard degli avamposti dei laboratori in cui si pratica la ricerca embriologica; ed anzi farà scuola, anche in Brooks, che dopo essersi qui trincerato dietro un laconico *no comment*, confes-

111 William K. Brooks, "The Development of Salpa", *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College*, in Cambridge, 3 (1871-76), pp. 291-348, pp. 347-348.

sando di essersi limitato ad un'osservazione dal vivo, si convertirà appieno all'uso della tecnica dei tagli seriali¹¹².

Un esperto raffinatissimo della tecnica di colorazione, conservazione dei materiali, nonché dei tagli seriali è Nikolaus Kleinenberg; lettone, nato a Libau nel 1842, Kleinenberg si forma nella scuola di Haeckel, dove si laurea nel 1871;¹¹³ ancora nel 1872 i rapporti fra i due sono buoni, tanto che nel 1872 gli dedica la sua monografia sullo sviluppo dell'idra¹¹⁴; dopo di che i rapporti si guasteranno, e di lì Kleinenberg accetterà l'invito di Anton Dohrn, di coadiuvarlo nella fondazione della Stazione zoologica; nel 1875 lascia il suo posto di assistente, si rifugia nell'Isola di Ischia, quando nel 1879 viene nominato professore di zoologia presso l'ateneo di Messina, grazie anche all'appoggio di Todaro¹¹⁵, che ne informa Dohrn passo passo:

112 La metodica fu poi ulteriormente sviluppata in seno alla Stazione Zoologica di Dohrn: Wilhelm Giesbrecht, "Methode zur Anfertigung von Serien-Präparaten", *Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel*, 3 (1882), pp. 182-186; Angelo Andres, Wilhelm Giesbrecht, Paul Mayer, "Neuerungen in der Schneidetechnik", *ivi*, 4 (1883), pp. 429-436; Paul Mayer, "Einfache Methode zum Aufkleben mikroskopischer Schnitte", *ibidem*, pp. 521-522; Charles O. Whitman, "Methods of Microscopical Research in the Zoological Station in Naples", *The American Naturalist*, 16 (1882), pp. 697-706; sui metodi di conservazione e colorazione cfr. Paul Mayer, "Über die in der Zoologischen Station zu Neapel gebräuchlichen Methoden zur mikroskopischen Untersuchung", *Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel*, 2 (1881), pp. 1-2; di questi avanzamenti Todaro fu a giorno, frequentando la Stazione.

113 Nikolaus Kleinenberg, *Die Furchung des Eies von Hydra viridis: ein Beitrag zur Kenntnis der Plasmabewegungen. Inaugural-Dissertation, Medicinischen Facultät zu Jena* (Jena: A. Neuenhahn, 1871); su di lui cfr. Irmgard Müller, "Der "Hydriot" Nikolai Kleinenberg oder: Spekulation und Beobachtung", *Medizinhistorisches Journal*, 8 (1973), pp. 131-153.

114 Nikolaus Kleinenberg, *Hydra. Eine anatomisch-entwicklungsgeschichtliche Untersuchung* (Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1872).

115 Ne abbiamo notizia di questo appoggio da una lettera di Richard Hertwig a Ernst Haeckel, inviata da Messina, in data 11 marzo 1879: "Zu Besuch bei seinem Schwiegervater ist auch Prof. Todaro aus Rom hier in Messina eingetroffen, ein gesprächiger Mann, der uns öfters Veranlassung bietet, unser Italienisch zu vervollkommen. Er kennt die deutsche zoologische Literatur vortrefflich, kann aber nicht Deutsch sprechen. Ihm ist es zum größten Theil zu danken, daß Kleinenberg die Professur in Messina

dalla citata lettera del primo novembre 1878 si sa che a Kleinenberg è stato preferito Carlo Emery, per il numero di pubblicazioni presentate¹¹⁶; ma per fortuna Kleinenberg è risultato secondo eleggibile, e poiché Emery, come si evince dalla lettera dell'11 dicembre, dovrà scegliere fra il rimanere a Cagliari come ordinario e direttore del Gabinetto d'Anatomia e il trasferirsi a Messina come straordinario e senza la direzione di un Gabinetto, poiché non presente, è altamente probabile che non si sposti da Cagliari:

Ho veduto con i miei occhi la posizione del concorso d'Anatomia comparata e di zoologia dell'Università di Messina, e posso garantirvi che i vostri timori sono infondati. Ho saputo che per mandare la nomina al Kleinenberg si aspetta prima che Emery abbia dichiarato di voler restare a Cagliari, ove è stato nominato ordinario. Io ho fatto premura di scrivere ad Emery onde conoscere la sua decisione, e mi fu promesso che ciò sarà fatto in giornata. Non dubito che Emery risponderà di voler restare ordinario a Cagliari e Direttore del Gabinetto al tempo stesso, mentre che in Messina non potrebbe essere che straordinario e non potrebbe venire nominato direttore del gabinetto poiché manca il gabinetto nell'organico.¹¹⁷

La previsione di Todaro si avverò, consentendo dunque lo scioglimento del posto a Kleinenberg. Ma al di là di questo, fra Todaro e Kleinenberg c'è più di una convergenza di opinioni, come si evince dalla lettura della seconda monografia di Kleinenberg, uscita nel 1878 dedicata all'illustrazione del *Lumbricus Trapezoides*, nella quale il lettone riconosce a Todaro la scoperta della "fratellanza" cadetta e non di figliolanza della prole gregaria, che era, come si è visto, cruciale per una possibile candidatura delle salpe a stipite, sia pur distale, dei vertebrati:

erhalten hat"; consultata on-line: https://www.haeckel-briefwechsel-projekt.uni-jena.de/de/document.xhtml?id=b_30446.

116 ASZN, I.A.I.1878.T., c. 1r: "So anch'io che il Keinenberg vale assai di più di Emery, ma la commissione ha ritenuto preferibile questi per l'insegnamento, poiché ha presentato un numero maggiore di lavori, e quindi mostratosi esercitato in vari rami della scienza; mentre Kleinenberg non ha presentato, che il solo lavoro dell'Idra, quantunque giudicato classico dalla Commissione e superiore a tutti quelli di Emery".

117 ASZN, I.A.I.1878. T., c. 1r-v.

Il Todaro ha constatato, tre anni fa, che gl'individui della prole aggregata delle Salpe sono da considerarsi non come figli ma come fratelli cadetti della prole solitaria: per grande che sia la divergenza tra il modo di produzione e le relazioni anatomiche e fisiologiche delle due generazioni alternanti delle Salpe e lo sviluppo gemelliparo del *Lumbricus trapezoides*, non si può disconoscere lo stesso principio dominante in ambedue le forme di sviluppo, il che ha condotto il Todaro prima di me alla conclusione che la spiegazione del fenomeno sia da cercarsi nell'atto primo della generazione sessuale.¹¹⁸

Kleinenberg, benché non si pronuncii sulla teoria ascidiana, nell'ambito delle sue ricerche incentrate sullo sviluppo degli 'annelidi', nonostante non gli faccia difficoltà ad equiparare il dorsale dei cordati con il ventrale degli 'annulati', si dimostra molto cauto circa la teoria che li promuove a progenitori dei primi¹¹⁹.

Per una quasi coincidenza cronologica, nel 1877 esce il manuale sull'anatomia dei vertebrati di Thomas Henry Huxley, il quale offre una disamina sintetica ma molto ben equilibrata delle ricerche di Todaro; l'inglese nota giustamente l'accordo fondamentale con Kowalevsky¹²⁰, e sembra dare credito all'idea del siciliano circa la pre-

118 Nikolaus Kleinenberg, *Sullo sviluppo del Lumbricus trapezoides* (Napoli: Libreria Detken & c Rocholl, 1878), p. 19; anche in inglese come "The development of the Earthworm, *Lumbricus trapezoides*" *Quarterly Journal of Microscopical Science*, n.s., 19 (1879), pp. 206-245 + 3 tavv.; gli 'annelidi' saranno al centro delle successive ricerche; "Sull'origine del sistema nervoso centrale degli Anellidi", *Atti della R. Accademia dei Lincei. Memorie della Classe di scienze fisiche, matematiche e naturali*, s. III, 10 (1880-81), pp. 421-430; "Über die Entstehung der Eier bei Eudendrium", *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*, 35 (1881), pp. 326-332; "Die Entstehung des Annelids aus der Larve von Lopadorhynchus. Nebst Bemerkungen über die Entwicklung anderer Polychaeten", *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*, 44 (1886), pp. 1-227 + 16 tavv.; conclude, su altro settore, "Sullo sviluppo del sistema nervoso periferico nei Molluschi", *Monitore zoologico italiano*, 5 (1894), p. 75.

119 Ivi, pp. 50 e 52.

120 Thomas H. Huxley, *A Manual of the Anatomy of Invertebrated Animals* (London: J. & A. Churchill, 1877), p. 620; per altre occorrenze nella manualistica cfr. ad esempio Francis M. Balfour, *A Treatise on Comparative Embryology*, 2 voll. (London: MacMillan and Co, 1880-81), vol. II, pp. 24-27; Yves Delage, Edgard Hérouard (par) *Les procordés*, in *Traité*

senza di una 'vera' placenta¹²¹. Va altresì notato che il credito muove da una comune adesione alla teoria ascidiana; Huxley, tuttavia, nell'esprimere un giudizio complessivo sulla definizione dei primi stadi dello sviluppo delle salpe, citando i lavori di Kowalevsky, di Todaro, di Brooks e di Salensky, esprime la sua preferenza per la descrizione procurata da quest'ultimo¹²².

L'intervento di Huxley fornisce il destro per aprire il confronto con questo interessante zoologo, Vladimir Vladimirovič Salensky, nato nel 1847 a Shakhvorostivka nell'Oblast' di Poltava; si addottora presso l'università di Kharkiv nel 1867, dopo di che diviene professore di zoologia presso l'università di Kazan fino a che nel 1897 è nominato direttore del museo zoologico annesso all'Istituto zoologico dell'allora Accademia russa delle scienze a Mosca;¹²³ Salensky esordisce nello studio delle salpe con il saggio appena evocato da Huxley, uscito nel 1876. Per la semplice ragione che Salensky non ha ancora letto la memoria di Todaro, di questo saggio si prenderanno in considerazione le considerazioni conclusive, senza entrare nei dettagli delle acquisizioni particolari esposte, relative a tre temi fondamentali, ovvero la formazione 1) del sacco di covata ('Brutsackes'); 2) della placenta e 3) dei fogli germinali ('Keimblätter')¹²⁴. La questione principale che Salensky conclusivamente affronta concerne la vecchia tesi della inclusione dei tunicati nella classe dei

de zoologie concrète, tome VIII (Paris: Librairie C. Reinwald, 1898), p. 194, 204; Edouard Perrier, *Traité de zoologie*, fascicule V, (Paris: Masson et C. ie éditeurs, 1899), pp. 2329 e 2341; Eugen Korschelt, Karl Heider, *Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere*, Specieller Theil. III Heft (Jena: Verlag von Gustav Fischer, 1893), pp. 1334-1339, 1346, 1348-1350, 1353, 1356, 1359-1360, 1398, 1400, 1416.

121 *Ibidem*.

122 Ivi, pp. 622-623; cfr. Vladimir V. Salensky, "Ueber die embryonale Entwicklungsgeschichte der Salpen", *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*, 27 (1876), pp. 179-236 + 2 tavv.

123 Su di lui qualche notizia in Alexander Vucinich, *Science in Russian Culture, 1861-1917* (Stanford, California: Stanford University Press, 1970), p. 115.

124 Salensky, "Ueber die embryonale Entwicklungsgeschichte der Salpen", cit., pp. 179-180.

molluschi, che è stata nuovamente rinverdata dall'ultimo intervento di von Baer del 1873, precedentemente citato, che Salensky non approva¹²⁵. Quanto alle differenze, egli si appella alla diversa modalità di formazione della cavità respiratoria ('die Athemhöhle') e del mantello¹²⁶. In definitiva, una volta stabilita la differenza¹²⁷, Salensky prova a definire quale sia il posto delle Salpe all'interno dei Tunicati, affermando che esiste una pronunciata differenza, legata soprattutto alla questione della viviparità; nota inoltre che per gran parte dei processi dello sviluppo si è all'oscuro e che questo concerne l'insieme dei Tunicati, e si aspetta che le ricerche su *Doliolum* siano quanto mai promettenti per la comprensione dell'intera classe¹²⁸.

La storia cambia quando nel 1877 Salensky pubblica il suo secondo saggio sulle salpe dedicato alla 'gemmazione' ('Knospung') della prole aggregata; e questa volta Salensky ha di fronte sia la memoria di Todaro sia quella di Brooks, rispetto alle quali è chiamato a prendere posizione; soprattutto nei confronti di Todaro, poiché gli è pienamente chiaro che, rispetto allo statunitense, il metodo dei tagli seriali ('Schnittserien') ha conferito alla descrizione di Todaro un dettaglio inedito, tanto da aver indotto Salensky ad avvalersene finalmente¹²⁹. Come subito evidenziato, uno degli aspetti che ha esercitato un impatto profondo dell'uso dei tagli seriali concerne la struttura dello stolone prolifero ('Keimstock'), di cui Salensky dà in prima battuta una descrizione allo stato maturo come di un "filamento cilindrico o cordonale, che consiste in individui di salpe appaiati e diversamente sviluppati per tutta la sua lunghezza"¹³⁰. Il primo ricercatore con cui stabilire un confronto è ancora una volta Kowalevsky, di cui egli sintetizza i dati messi a

125 Ivi, p. 231

126 Ivi, p. 232

127 Ivi, p. 234: "Aus diesem kurzen Vergleich kann man hoffentlich den Schluss ziehen, dass die embryologischen Vorgänge bei Salpen und anderen Mollusken (Lamellibranchien und Cephalophoren) die Vereinigung dieser Thiertypen in einen und denselben Thiertypus nicht rechtfertigen".

128 *Ibidem*.

129 Salensky, "Ueber die Knospung der Salpen", cit., p. 549.

130 Ivi, p. 550: "Derselbe stellt im ausgebildeten Zustande einen cylindrischen oder schnurförmigen Strang dar, welcher auf seiner ganzen Länge aus verschieden entwickelten paarig gestellten Salpenindividuen besteht".

disposizione, notando, come Todaro, la estrema stringatezza¹³¹; a questo punto Salensky introduce le due novità nel frattempo apparse, ovvero le due memorie di Todaro e di Brooks; qui ovviamente si focalizzerà l'attenzione sul solo confronto con Todaro, di cui egli fornisce una sintetica esposizione circa la sua interpretazione dello stolone prolifero e dei processi di formazione della prole gregaria; da questo sommario confronto ne discendono due fatti entrambi significativi, ovvero in primo luogo la novità introdotta da Todaro circa il rigetto della gemmazione in luogo di una generazione dal "carattere di una riproduzione partenogenetica"¹³²; in secondo luogo la sostanziale convergenze circa i fatti acclarati sui primissimi stadi dello sviluppo, salvo la differenza di interpretazione. Salensky muove dalla comparazione dei tre modelli forniti da Kowalevsky, Todaro e Brooks per la descrizione del ceppo germinale, rispetto alla quale egli contrappone la sua, consistendo questo di uno strato epidermico esterno composto di cellule cilindriche, di un cumulo di cellule, che rappresenta il residuo delle cellule, provenienti dall'eleoblasto, e la cavità respiratoria, anch'essa costituita da cellule cilindriche, che si determina come un tubo, a cui si associano i due tubi pericardici¹³³.

Le tre strutture indicate coincidono con quelle di Todaro; la differenza concerne il fatto che Salensky le fa intervenire tutte nel processo di sviluppo, mentre Todaro attribuisce il ruolo preponderante al solo cumulo primitivo. Salensky comunque riconosce a Todaro il merito di aver per primo stabilito correttamente "che il cumulo primitivo ha origine dalle cellule dell'eleoblasto"¹³⁴, così come quello di essere stato il primo ad aver tracciato "un'esatta panoramica dello

131 Ivi, p. 553: "In manchen wichtigen Punkten die Angaben aller genannten Forscher ergänzend, sind die Untersuchungen von Kowalevsky [...], die leider bis jetzt nur in Form einer sehr kurzen vorläufigen Mittheilung erschienen sind".

132 Ivi, p. 555: "Die Proliferation der Salpen trägt nach Todaro den Character einer parthenogenetischen Vermehrung, während sie bis jetzt als Knospungsprocess aufgefasst wurde".

133 Ivi, pp. 559-560.

134 Ivi, pp. 573-574: "dass nämlich der cumulus primitivus aus den Zellen des Elaeoblastes entsteht, unangefochten".

sviluppo dell'endoderma"¹³⁵; inoltre di aver partitamente analizzato lo sviluppo delle salpe aggregate in sette stadi, dei quali i primi "sono completamente corretti" ("sind vollkommen richtig")¹³⁶.

Quanto al primo stadio, Salensky afferma la piena compatibilità con quanto osservato da Todaro: ovvero circa la posizione ed il ruolo dei quattro bottoni blastodermici che Salensky chiama primordi del mesoderma ('Mesodermanlagen'); così come per i due bottoni laterali, che Todaro destina uno alla funzione nutritiva e l'altro alla formazione dello stoloblasto e quindi del sistema nervoso, che egli denomina "i rudimenti del sistema nervoso e dell'entoderma"¹³⁷.

Le perplessità entrano in gioco già con la descrizione del secondo stadio: in primo luogo sulla formazione dei vasi sanguigni; secondo Salensky Todaro si è avvalso di esemplari non così giovani, che non gli avrebbero consentito di ravvisare la precoce formazione dei vasi¹³⁸; ma la questione della formazione, nota Salensky, è determinante, "poiché può spiegare la differenza nelle nostre opinioni sui primi fenomeni dello sviluppo"¹³⁹, legato al ruolo preponderante che Todaro affida al cumulo primitivo, mentre Salensky nell'anticipare la formazione dei vasi sanguigni ne prescinde.

Ma se fin qui, pur con i necessari distinguì, le vedute procedono di pari passo, la situazione muta per le successive fasi, o meglio per la matrice dello sviluppo, per cui – così sintetizza Salensky – "la dif-

135 Ivi, p. 574: "gibt Prof. Todaro eine Reihe von Längsschnitten [...] welche eine genaue Uebersicht der Entwicklung des Entoderms darstellen".

136 *Ibidem*.

137 Ivi, p. 575: "welche [bottoni laterali] ich als Anlage des Nervensystems und als Entoderm bezeichnet habe".

138 Ivi, pp. 575: "Von den anderen Angaben von Todaro muss ich hervorheben, dass derselbe die Gefäße erst ziemlich spät beobachtet hat, während ich dieselben schon in sehr jungen Keimstöcken unterscheiden konnte. Die Frage ueber den Zeitpunkt, in welchem die Blutgefäße entstehen, erscheint als eine sehr wichtige, weil sie die Differenz unserer Ansichten in Bezug auf die ersten Entwicklungserscheinungen erklären kann. Sind die Gefäße einmal so früh angelegt, wie ich es angebe, so kann man nicht das von Todaro hervorgehobene Wachsthum des cumulus primitivus und die Ausfüllung des ganzen Keimstocks annehmen".

139 Ivi, p. 576: "weil sie die Differenz unserer Ansichten in Bezug auf die ersten Entwicklungserscheinungen erklären kann".

ferenza principale sta nel fatto che lo sviluppo degli organi secondo Todaro, avviene a partire da una massa indifferenziata di cellule, i cosiddetti bottoni blastodermici (strato intermedio di cellule), mentre secondo lui tale sviluppo muove “dai primordi preesistenti derivanti da parti del ceppo germinativo”¹⁴⁰.

Qui si chiude il confronto, per riaprirsi l'anno successivo, quando Salensky pubblica un nuovo saggio dedicato ai testicoli e alla questione della generazione alternante, sulla quale Todaro, lo si è visto, aveva di fatto escluso che andasse interpretata alla lettera, avendo riportato la generazione della prole aggregata ad una forma di partenogenesi interna alla salpa solitaria; in questo Todaro aveva trovato un alleato in Brooks¹⁴¹, che ne aveva ulteriormente approfondito i dettagli, soprattutto affermando l'omologia dei testicoli con l'eleoblasto; ed è dunque sui due punti principali, che avvalorano la tesi di Todaro e di Brooks, che Salensky intende confrontarsi, ovvero l'origine delle uova nelle salpe a catena e l'origine dei testicoli¹⁴²; Salensky si pronuncia in maniera del tutto opposta, sia sulla prima, che investe sia Todaro quanto Brooks, sia sulla seconda, concernente il solo Brooks. Rivolgiamo l'attenzione alle conclusioni a cui giunge nel complesso, ovvero 1) le salpe solitarie sono asessuali, poiché non hanno ovario né testicoli (ma questo era dato per assodato anche per Todaro); 2) non ci sono motivi per “considerare le uova delle salpe a catena come strutture appartenenti alle salpe solitarie e che passano da queste alle salpe a catena”; 3) conseguentemente, la “riproduzione delle salpe rappresenta una tipica forma di generazione alternata”.¹⁴³ Le ultime due conseguenze hanno ovviamente un impatto

140 Ivi, p. 587: “während nach meinen Angaben dieselbe aus präexistirenden, aus den Theilen des Keimstocks entstehenden Anlagen sich bildet”.

141 Vladimir V. Salenski, “Ueber die Entwicklung der Hoden und über den Generationswechsel der Salpen”, *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*, 30 (1878), pp. 275-293 + 1 tav.; pp. 275-276.

142 Ivi, p. 279: “Um sich in der Frage über die Fortpflanzung der Salpen orientiren zu können, müssen wir hauptsächlich zwei Punkte betrachten, nämlich 4) die Entstehung der Eier bei den Kettensalpen in Beziehung zu der Anlage des Eierstocks, 2) die Entstehung der Hoden, welche uns zeigen muss, ob die männlichen Geschlechtsorgane in der That, wie es Brooks annimmt, dem Elaeoblaste homolog sind, oder nicht”.

143 Ivi, p. 289: “Das Resultat der bisherigen Betrachtung der Entwicklung der Salpen kann in Form folgender Sätze ausgesprochen werden: 1) Da die

sia sulle vedute di Todaro sia su quelle di Brooks, ma ovviamente esercitano un peso assai più incisivo per Todaro, visto l'importanza cruciale che la tesi dei 'fratelli cadetti' riveste per la strategia di promozione delle salpe a primogenitori dei vertebrati.

Parallelamente alle ricerche che Salensky ha compiuto e pubblicato, Todaro sta ritornando sulle prime fasi dello sviluppo delle salpe. Possiamo seguire il decorso delle sue investigazioni dalla corrispondenza con Dohrn, da cui attende in special modo l'invio degli esemplari, su cui condurre le analisi in questione: già nella citata lettera del primo novembre 1878 si apprende che ha ricevuto notizia della raccolta di Salpe, per cui, se gli fosse possibile, volerebbe subito alla Stazione; ma non potendo, lo prega "di conservarmene una quantità nel liquido di Owen e spedirmeli a mezzo della ferrovia. Ciò che più mi interessa sono le piccole catene, e gli individui della prole solitaria con lo stolone in tutti i gradi dello sviluppo"¹⁴⁴; l'undici dicembre accusa di aver ricevuto la scorta¹⁴⁵; nella lettera del 23 aprile del 1879 scrive di avere bisogno ancora di altri esemplari "e soprattutto piccole catene della Salpa Pinnata e democratico-mucronata ed embrioni piccoli della prole solitaria della Salpa Pinnata e Salpa africana"¹⁴⁶; ancora il 25 giugno richiede altro materiale, avvisando che

solitären Salpen keine Geschlechtsorgane besitzen, so haben wir keinen Grund dieselben als Geschlechtsformen zu betrachten; 2) wir haben ebenfalls keinen factischen Grund, die Eier der Kettensalpen als den solitären Salpen angehörende und aus denselben in die Kettensalpen übergehende Gebilde anzusehen und folglich 3) wenn die solitären Salpen – die ungeschlechtlichen, die Kettensalpen – die geschlechtlichen Generationen sind, so stellt die Fortpflanzung der Salpen eine typische Form des Generationswechsels dar”.

- 144 ASZN, 1.A.I.1878.T., c. 2v; il liquido di Owen risulta così composto: cloruro di sodio grammi 68, allume grammi 40, sublimato corrosivi grammi 5½, acqua distillata 1 ed un terzo), secondo la ricetta fornita da Alessandro Spagnolini, *Catalogo degli Acalefi del Golfo di Napoli. Parte prima. Sifonofori* (Milano: coi tipi di Giuseppe Bernardoni, 1870), p. 6.
- 145 ASZN, 1.A.I.1878.T., c. 1r: “Ho ricevuto le salpe, e vi ringrazio di tutto cuore per la buona scelta”.
- 146 ASZN, 1.A.I.1879.T. 291, c. 2r [p. 3], cui segue la notazione: “Vi avverto che gli embrioni delle salpe che voi mi avete dato si conservano bene nei liquidi adoperati nella vostra Stazione; ma nel liquido di gli elementi si conservano anche meglio; oserei dire come freschi. In modo tale che io

quello che voi mi avete spedito si colora poco bene. Forse io credo che l'acido cromico nel quale erano conservati non lascia colorire bene gli elementi. Mayer mi aveva detto, ch'egli aveva fatto una raccolta di embrioni in tutti i gradi di sviluppo conservati nel liquido di Kleinenberg, che si colorano egregiamente, come ho potuto sperimentare. Egli perciò vi aveva scritto in piede della cartolina ch'io vi ho spedito per mandarmeli. Ma tuttora non l'ho ricevuto. Non credo che voi mi dimenticherete. Io ho grande interesse di potare a fine questo lavoro, e faccio appello al vostro aiuto. A questo proposito vi dirò che sento il bisogno di controllare molti fatti sopra animali freschi e viventi, quindi profittando delle vacanze potrei venire a lavorare nella vostra stazione se durante questo tempo si possono pescare Salpe. Vi prego adunque di mandarmi le salpe raccolte da Mayer e di volermi avviare quando si trovano abbondanti salpe viventi. Anzi mi farete il favore di farmeli raccogliere e conservarli viventi nell'acquario e tenermene avvisato con telegramma che io verrò immediatamente.¹⁴⁷

Il 9 luglio, nell'informare che ha trovato gli organi del gusto su *Pterotrachea*, ringrazia dell'invio e gli chiede quando saranno disponibili le salpe vive, di modo che egli si precipiti a Napoli:

Ho ricevuto le Salpe e vi ringrazio. Aspetto il vostro avviso per venire per venire a lavorare sulle Salpe vive. Quando ci saranno avvisatemi con telegramma perché verrò subito. Oramai che ci ho ritornato sopra non vedo l'ora di portare a compimento questo lavoro, che voglio fare con la massima esattezza ed imparzialità di giudizio sui lavori prece-

vi prego di mandarmi quanto avete [...] Se volete la ricetta scrivetemi che ve la manderò immediatamente", cc. 2r [p. 3]-2v [p. 4].

147 ASZN, 1.A.I.1879.T. 294, cc. 1r [p. 1]-1v [p. 2]; il Mayer citato è Paul Mayer, carcinologo ed esperto di tecniche istologiche; quanto all'annotazione di Mayer nella cartolina spedita precedentemente, si legge in effetti in calce, vergato da Mayer, che allora doveva essere a Roma, che "In meine Zimmer gleich am Eingange" si trovano due vasetti di vetro ("zwei Gläser mit Salpa pinnata"). E incarica Torrillo, ovvero Salvatore Lo Bianco all'invio: "Torrillo könnte wohl davon aussuchen und hierher senden, auch Salpen von Müller konservirt wären beizufügen, da T. viel haben will": ASZN, 1.A.I.1879.T. 293, c. 1r [p.1]; Müller è August Müller, il chimico addetto alla conservazione dei preparati, mentre la T puntata sta ovviamente per Todaro; ringrazio Christiane Groeben per aver decrittato per me la minuta calligrafia con la quale è stato vergato il messaggio sulla cartolina.

denti. Ho scoperto gli organi di gusto nella Pterotrachea e ne ho fatto una breve comunicazione preliminare all'Accademia dei Lincei.¹⁴⁸

Il 13 luglio scrive a Dohrn e gli comunica quanto segue:

Conto di essere in Napoli il giorno 18 del corrente. Così facendo posso restare per più di un mese a lavorare nella vostra Stazione. Giacché mi disse che in questi giorni le salpe sono ritornate abbondantemente, vi prego di farmene raccogliere e conservare tanto in acido osmico, quanto nel liquido di Kleinenberg. A me interessa di studiare le piccole catene della salpa pinnata e i piccoli embrioni della forma solitaria tanto della Salpa pinnata come della *S. maximo-africana* [...]. P.D. Farò domanda al Ministero per avere un tavolino.¹⁴⁹

Ma nonostante la permanenza a Napoli¹⁵⁰, Todaro è ben lungi dal mettere un punto fermo alle sue indagini: parte per lo scrupolo con cui intende acquisire i nuovi fatti, vista la difficoltà propria dello sviluppo delle salpe e la necessità di fare il lavoro “con la massima esattezza ed imparzialità di giudizio sui lavori precedenti”; parte per via dell'accumularsi degli impegni didattici e della crescente articolazione del suo impegno accademico, a tutto raggio; in questa ultima casella c'è la costante attenzione per le vicende della Stazione zoologica di Anton Dohrn, che, a seguirle nel tempo, danno la misura di una amicizia davvero affettuosa fra i due: nella veste di accademico dei Lincei, Todaro si impegna a presentare una possibile memoria di Dohrn, informandolo delle procedure:

Le pubblicazioni dell'Accademia dei Lincei escono alla fine dell'anno in un volume per sezione. Però si stampano immediatamente non appena viene approvata la memoria per la stampa e si mandano subito all'autore 100 copie di estratti. Quindi se voi mi mandereste subito la

148 ASZN, 1.A.I.1879.T. 295, c. 2r [p. 3].

149 ASZN, 1.A.I.1879.T. 296, cc. 1v [p. 2]-2r [p. 3].

150 La permanenza ufficialmente si è inarcata dal 18 luglio all'8 agosto; ma Todaro deve essere rimasto come ospite fino al 23 agosto, come si evince dalla lettera di quel giorno in cui egli avvisa Dohrn della sua improvvisa partita; ma non volendo “lasciare il vostro Acquario ospite non salutato”, cerca di trovare un modo per passare alla Stazione: lettera del 23 agosto: ASZN, 1.A.I.1879.T. 297, c. 1r [p. 1].

vostra memoria io posso pregare il Sella di nominare subito la commissione per l'esame e quindi alla prossima seduta, che sarà la prima Domenica di Maggio l'Accademia potrà approvarne la stampa [...] Se poi non foste in tempo a mandarla sarà presentata nella seduta di Maggio e quindi approvata nella seduta di Giugno per la stampa.¹⁵¹

Approva in maggio la memoria di Mayer e a dicembre quella di Antonio Della Valle¹⁵², allora assai intrinseco alla Stazione zoologica; si occupa della vicenda del concorso del già citato Malbranc, concittadino di Dohrn, sollecitando il Ministero per rimuovere l'ostacolo:

Non ho risposto subito perché le prime notizie sull'affare del vostro compaesano Dr. Malbranc non erano favorevoli, tanto che si era financo elevato il dubbio se i documenti presentati erano autentici. Per la qual cosa. Il Ministero si era rivolto all'ambasciata germanica. Ed ecco la causa del ritardo. Avendone fatto premura al Ministero non appena ricevuta la vostra lettera ricevo in questo momento un biglietto da Zanfi, che qui vi acchiudo, dal quale rileverete che i documenti sono ritornati al Ministero, riconosciuti in buona regola e tosto mandati al Consiglio Superiore. Quindi oramai la cosa va bene e presto mi spero di essere soddisfatta la giusta domanda del vostro amico non essendovi più difficoltà.¹⁵³

151 ASNZ, 1.A.I.1879.T. 291, cc. 1r [p. 1]-1v [p. 2]; il progetto non ebbe corso.

152 Si tratta di una cartolina, inviata l'8 maggio 1879: ASZN, 1.A.I.1879.T. 292, c. 1r: "Sulla memoria di Mayer abbiamo riferito già io e Tommasi e l'Accademia ne ha approvato la stampa negli Atti"; sulla relazione cfr. *Atti della R. Accademia dei Lincei, Transunti*, s. III, 3 (1878-79), pp. 184-185; si tratta della memoria "Sopra certi organi di senso nelle antenne dei Ditteri", *Atti della R. Accademia dei Lincei. Memorie della Classe di scienze fisiche, matematiche e naturali*, s. III, 3 (1878-79), pp. 211-229 + 1 tav.; per il secondo, cfr. la lettera del 6 dicembre 1879: "In questo momento ho riferito sulla memoria del Della Valle, che è stata approvata dall'Accademia per la pubblicazione negli Atti delle Memorie", ASZN, 1.A.I.1879.T. 304, c. 1r [p. 1]; per la relazione, presentata assieme a Tommasi-Crudeli, cfr. *Atti della R. Accademia dei Lincei. Transunti*, s. III, 4 (1879-80), pp. 34-35; la memoria in questione è "Sui Coriceidi parassiti e sull'anatomia del genere *Lichomolgus*, Thor.", *Atti della R. Accademia dei Lincei. Memorie della Classe di scienze fisiche, matematiche e naturali*, s. III, 5 (1879-80), pp. 107-124 + 2 tavv.

153 Lettera a Dohrn del 9 luglio 1879: ASZN, 1.A.I.1879.T. 295, c. 1r [p. 1]-1v [p. 2]; lo Zanfi nominato è Luigi Zanfi, allora Direttore capo della Divisione Universitaria.

Perora la causa della Stazione, quando gli si presenta l'occasione: è il caso di Francesco Paolo Perez, allora ministro dell'Istruzione Pubblica:

Due parole in fretta essendo sulla mossa per Firenze per dirvi che il ministro Perez ha esternato il piacere di venire a visitare la Stazione zoologica. Egli arriverà in Napoli la mattina del giorno 29 per recarsi in Sicilia. Io vi consiglio di andare a trovarlo subito per invitarlo di visitare l'Acquario dicen<do>gli che avendo io scritto che lui aveva esternato il desiderio di visitare la Stazione, voi vi siete fatto un dovere di venire a prenderlo personalmente [...].¹⁵⁴

Conferisce con il direttore dell'*Opinione*, Francesco Flores d'Arcais, a vantaggio di Dohrn, che gli concede una via preferenziale per pubblicare¹⁵⁵; si mette in moto per aiutare concretamente Dohrn e Kleinenberg per attuare il progetto di fondazione della stazione zoologica da inseguirsi a Messina, avvicinando e guadagnandosi l'appoggio del messinese Vincenzo Picardi, uomo assai influente, in quanto deputato e presidente del consiglio provinciale di Messina e consigliere comunale¹⁵⁶.

154 Cfr. la lettera inviata il 27 agosto 1879: ASNZ, 1.A.I.1879.T. 298, c. 1r [p. 1]; e la seguente, scritta da Firenze, in settembre, il giorno dovrebbe essere l'8: "Vi scrissi da Roma per farvi conoscere che il ministro Perez, il quale doveva portarsi in Caltanissetta per inaugurare l'esposizione agricola-industriale di quel paese, passando in Napoli sarebbe venuto a visitare la Stazione zoologica. Egli aveva detto che piuttosto sarebbe venuto al suo ritorno. Ora voi non mi avete scritto ancora niente, ed i giornali, ch'io leggo, non dicono nulla sulla gita del Perez in Sicilia. Non so dunque nulla. Io parlai lungamente con il ministro della Stazione, informandolo minutamente e facendogli rilevare l'importanza che avrà per l'avvenire della scienza. Egli se n'è entusiasmato talmente che da se stesso ha esternato il desiderio di venirla a visitare al suo passaggio da Napoli": ASZN, 1.A.I.1879.T. 299, cc. 1r [p. 1]-1v [p. 2].

155 Lettera dell'8 ottobre 1879: "Il Direttore dell'*Opinione* mette a vostra disposizione il suo giornale. Per rendere anzi più facile l'invio delle vostre comunicazioni mi ha dato l'indirizzo del corrispondente di Napoli. Avv. Luigi Conforti, al quale ha scritto in proposito, affinché voi possiate mandare a lui, che spedisce ogni giorno la corrispondenza di Napoli, tutto ciò che volete pubblicato nell'*Opinione*": ASZN, 1.A.I.1879.T. 300, c. 1r [p. 1];

156 La vicenda, assai intricata, e il ruolo cardinale di Todaro nella riuscita si segue nella corrispondenza: lettera del 6 dicembre 1879: "Qui si trova il Deputato Picardi di Messina al quale ho parlato dell'istallazione di una

Sul piano strettamente accademico l'anno si è aperto sotto la 'stella' di uno scontro interno alla Facoltà, poiché si è deciso di sospendere l'incarico provvisorio per la cattedra di Anatomia comparata e di mettere a concorso il posto per l'anno venturo; posto per il quale si è candidato Leone De Sanctis:

Qui abbiamo avuto una grande battaglia, la quale è finita con la decisione della Facoltà di Scienze naturali e matematiche di sospendersi per quest'anno il corso di Anatomia comparata e di aprire il concorso subito onde sia provvista definitivamente per l'anno venturo. Intanto la Facoltà di medicina ha protestato contro la decisione di sospendere il detto corso per il corrente anno, venendo a danneggiare gravemente gli studenti del primo triennio di medicina, che debbono frequentare quel corso. Cosa farà ora il Ministro o meglio Baccelli, che è il Deus ex machina? Si ignora. Quello però che si sa da tutti, compreso il Ministro e la Facoltà di scienza naturali e matematiche è si dice apertamente da tutti che il signor Leone Desanctis, il quale vorrebbe per se anche l'anatomia comparata, gli anno sbagliato il nome di battesimo, essendo non un Leone ma un grande asino. Il Vogt gentilmente voleva andare a parlare nel mio interesse al Ministero ed a quante persone potevano influire per la mia riuscita, ma io non ho voluto, perché giudicai non essere opportuno. Ora bisognerà aspettare la nomina della commissione riservarci di spiegare allora tutta la nostra azione.¹⁵⁷

Nel frattempo, il 6 dicembre del 1879 scrive a Dohrn e chiede ancora esemplari di Salpe, e annuncia la pubblicazione della prima (ne seguiranno altre due) comunicazione preliminare¹⁵⁸, che esce nel

stazione zoologica anche in Messina che andereste a fare qualora il Municipio o la Provincia vi accordano quel che voi domandate. Mi ha promesso tutto il suo appoggio, anzi siccome doma l'altro (mercoledì) mattina sarà di passaggio a Napoli verrà a trovarvi nella Stazione onde prendere gli accordi con voi per una riuscita di tale istallazione": ASZN, I.A.I.1879.T. 302, c. 1v [p. 2]; sulla vicenda della Stazione e della scuola, poi naufragata, cfr. Rosario Moscheo, "Nikolaus Kleinenberg e il suo progetto di una Stazione zoologica", *Atti della Accademia Peloritana dei Pericolanti. Classe di lettere, filosofia e belle arti*, 73 (1997), pp. 93-112.

157 ASZN, I.A.I.1880.T., cc. 1r-2r; come si vedrà in seguito, Todaro intende candidarsi per quella medesima cattedra.

158 ASZN, I.A.I.1880.T., c. 2r: "Intanto proseguo a lavorare sulle Salpe, e domenica farò una comunicazione preventiva all'Accademia dei Lincei, onde prendere possesso dei nuovi fatti da me trovati".

1880, nella quale egli mette in asse una serie di nuove acquisizioni: 1) l'ovaio, "composto di un follicolo e di un lungo peduncolo od ovidutto", che "è contenuto in un seno sanguigno", il quale "comunica con la cavità sanguigna dell'utero rudimentale, nella quale entra l'ovidutto per attaccarsi alla parete dal lato corrispondente alla cavità respiratoria"¹⁵⁹; 2) l'ovidutto, che "nel tratto posteriore che decorre nel seno sanguigno, è solido; nel tratto anteriore che decorre nella cavità sanguigna dell'utero, è traversato dal canale genitale, il quale, nel punto di attacco dell'ovidutto alla parete, si apre con un poro nella cavità respiratoria"¹⁶⁰; 3) il follicolo ovarico che "contiene un solo uovo, il quale primitivamente è piccolo e rotondo, e possiede una grande vescicola germinativa ed il vitello trasparente o finemente granuloso"¹⁶¹. A conclusione, Todaro torna ad illustrare le prime fasi di maturazione dell'uovo, il quale "riceve il vitello nutritivo dalle cellule epiteliali del follicolo sotto forma di globuli lecitici, i quali penetrano nel vitello formativo, si vacuolizzano e spariscono mano a mano che questo si nutrice"¹⁶²; l'uovo diviene ovale e la vescicola germinativa dal centro "si porta al polo posteriore, ove, più tardi dopo la sua sparizione hanno origine tre, quattro, o cinque nuclei che restano nel vitello, ed un corpuscolo che sorte al di fuori"¹⁶³; nel momento della fecondazione le catene si staccano dallo stolone e l'ovidutto si accorcia, sparendo il suo tratto solido; il nucleo spermatico appare nel polo anteriore, in quello posteriore il corpuscolo polare; il follicolo, a seguito dell'accorciamento del tratto canalicolato dell'ovidutto, si sposta nella cavità sanguigna dell'utero. Qui Todaro confessa di non aver individuato se il nucleo spermatico si coniuga con tutti i nuclei del polo posteriore o solo con uno; ma ha chiaro che alla fine spariscono tutti i nuclei e comincia la segmentazione dell'uovo, da cui procede la formazione dei blastomeri; il follicolo muta forma, da cilindrica a rotonda, l'ovidutto sparisce del tutto ed infine il folli-

159 Francesco Todaro, "Sui primi fenomeni dello sviluppo delle salpe, comunicazione preliminare", *Atti della R. Accademia dei Lincei. Transunti*, s. II, 4 (1880), pp. 86-89, qui a p. 86.

160 *Ibidem*.

161 *Ibidem*.

162 *Ibidem*.

163 *Ibidem*.

colo passa allo stadio di morula, “formata dai blastomeri provenienti dal vitello formativo dell'uovo, e dalle piccole cellule lecitiche provenienti dal vitello nutritivo delle cellule del follicolo”¹⁶⁴.

Parallelamente, secondo Todaro, succedono le modificazioni dell'utero, nel quale ad un certo punto nella sua parte marginale si forma una plica, che si “sporge nella cavità respiratoria, ed avanzandosi successivamente viene a chiudere un'altra cavità all'esterno della parte sporgente dell'utero”, che Todaro chiama ‘cavità epiteliale dell'utero’ e che ritiene “omologa alla cavità uterina dei mammiferi nello stato di gravidanza”¹⁶⁵. Questa plica si attegge a una sorta di membrana, che, chiudendo la cavità epiteliale dell'utero, può essere assimilata ad una “decidua divisa in porzione diretta e porzione riflessa. La decidua diretta (decidua vera) separa la cavità epiteliale dalla cavità sanguigna; la decidua riflessa chiude all'esterno la cavità epiteliale, e la separa dalla cavità respiratoria”¹⁶⁶.

Di qui si sviluppano contemporaneamente le due succitate cavità e si forma la placenta; alla chiusura della cavità epiteliale corrisponde, nell'emisfero corrispondente, lo sviluppo della morula nella sua cavità blastodermica, detta altrimenti blastocele, la cui membrana è fatta di “elementi provenienti dalla morula mescolati a quelli dell'ovisacco e della decidua”¹⁶⁷; specularmente, nel polo opposto, dagli elementi dei blastomeri si forma l'epiblasto, da cui deriverà il rudimento ganglionare e la membrana amniotica; dalla massa centrale, si forma l'ipoblasto, inizialmente in due strati: “lo strato interno [...] fa una ripiegatura interna, che viene a ricongiungersi all'ipoblasto,

164 Ivi, p. 87.

165 Ivi, p. 88.

166 *Ibidem*; la decidua è una membrana mucosa prodotta dalla mucosa uterina, che è eliminata con la mestruazione; se ha luogo la fecondazione si forma la cosiddetta decidua riflessa, “che s'innalza intorno all'uovo e sopra lo stesso, finché si chiude a forma un sacco il quale si distende in proporzione dello sviluppo dell'embrione”, che aderisce alla membrana mucosa uterina, la decidua vera, fino a che “la decidua vera e la riflessa saldandosi fra loro formano una sola membrana assai vascolare”: Giuseppe Albini, *Trattato delle funzioni riproduttive e d'embriologia* (Napoli: Stabilimento tipografico Vitale, 1868), p. 76.

167 *Ibidem*.

nel luogo opposto a quello, nel quale si è chiusa la cavità intestinale primitiva. Questa ripiegatura va a formare uno stretto canale (canale o collo d'invaginazione), che dall'orificio d'invaginazione si va ad aprire nella cavità intestinale primitiva¹⁶⁸; questo darà corpo, mediante quello interno, all'endoderma, mediante quello esterno, al mesoderma, nel quale nasce il disco dorsale; dall'epiblasto invece si formerà l'ectoderma, dal quale, si originerà il rudimento ganglionare; il mesoderma è considerata una produzione secondaria, derivante per la parte muscolare, dallo strato esterno dell'ipoblasto, mentre gli elementi del tessuto congiuntivo e del sangue provengono dalla parte interna membrana blastodermica e da quella esterna si forma la placenta fetale. Resta da aggiungere che dai blastomeri situati nella zona equatoriale si origina il cerchio germinativo, che separa l'epiblasto dalla membrana blastodermica: “da questo cerchio sorge la membrana germoblastica, dalla quale provengono i germoblasti, che vanno a formare più tardi la parte principale dello stolone prolifero¹⁶⁹”.

Questo nuovo intervento è a sua volta messa al vaglio da Salensky nel 1881; ma trattasi anche questa di una comunicazione preliminare, in vista di un più corposo saggio, che vedrà la sua apparizione nel 1883; per ora Salensky muove a Todaro le seguenti osservazioni critiche, mettendo a sistema le nuove acquisizioni con quanto già fissato nella memoria del 1875: ovvero 1) la sporgenza ('Hervorwölbung'), formantesi nella cavità respiratoria e che Todaro interpreta come utero, avrebbe ben altra importanza¹⁷⁰; 2) obietta la veduta, secondo la quale “i fo-

168 Ivi, pp. 88-89.

169 Ivi, p. 89; a queste acquisizioni andrebbe aggiunta anche la verifica dell'intervento dei due tubi pericardici invocata da Salensky nella formazione dell'embrione delle salpe aggregate: “Per quel che riguarda i tubi che Salensky fa derivare dal pericardio, per quanto abbia cercato lungamente e diligentemente in molte specie, non esclusa la Salpa africana, ove l'ha designato Salensky, non ho potuto riuscire mai a trovare una tale derivazione”; Todaro, *Intorno al movimento degli studi embriologici*, cit., p. 35

170 Vladimir V. Salensky, “Neue Untersuchungen über die embryonale Entwicklung der Salpen”, *Zoologischer Anzeiger*, 4 (1881), pp. 597-603, 613-619, p. 599: “Diese Hervorwölbung stellt nach Todaro den Uterus dar, spielt aber eine ganz andere und viel bedeutendere Rolle, als ihr Todaro beilegt”.

glietti germinativi derivino esclusivamente dai blastomeri¹⁷¹ e la funzione nutritiva delle cellule epiteliali follicolari, a cui dà invece un ruolo di materiale formativo ('Bildungsmaterial'); 3) contesta l'interpretazione della piega intesa come 'decidua vera' e 'decidua riflessa', poiché, a parere di Salensky, essa non avrebbe alcun rapporto con l'utero, che è impropriamente detto da Todaro, giacché trattasi di cumulo epiteliale ('Epithelialhügel'), ma lo avrebbe casomai con la cavità respiratoria, per cui a questa piega Salensky darebbe il nome di guaina ripiegata ('Faltenhüll'); ne consegue che cadrebbe l'intero tentativo di Todaro di omologizzare queste strutture con l'utero e la caduca dei mammiferi¹⁷²; 4) concede che il cosiddetto bottone ematogeno abbia un ruolo nella formazione dei vasi sanguigni¹⁷³; 5) si oppone all'uso terminologico di 'cavità di segmentazione', e di 'membrana blastodermica', entrambe già introdotte nella memoria del 1875, poiché, a suo parere, anche in questo caso ritiene "che non hanno alcuna relazione con le strutture omonime presenti in altri animali"¹⁷⁴; mentre per Salenski la prima sarebbe la cavità follicolare ('Follicularhöhle') e la seconda altro non sarebbe che "la parete inferiore del follicolo [che] si trasforma nella parete superiore della placenta"¹⁷⁵; 6) conferma la possibilità di convergere sulla interpretazione del 'bottone vitellino' come 'Anlage' del pericardio e sulla correttezza della descrizione dell' 'Anlage' del rudimento ganglionare, eccettuata però la sua provenienza

171 Ivi, p. 600: "Nach Todaro entstehen die Keimblätter der Salpen ausschließlich aus den Blastomeren".

172 Ivi, p. 601.

173 *Ibidem*: "Um mit dieser Entwicklungsperiode zu schließen, muss ich noch einer Wucherung der untern Follikelwand erwähnen, welche in die Placentarhöhle hineinragt und eine Scheidewand zwischen den beiden Bluthöhlen der Placenta bildet. Sie entspricht dem »bottone ematogene [sic]« von Todaro und spielt wahrscheinlich in der That eine große Rolle bei der Blutbildung in der Placenta".

174 Ivi, p. 614: "dass weder die Furchungshöhle noch die membrana blastodermica Todaro's in einer Beziehung zu den gleichnamigen Gebilden anderer Thiere stehen".

175 *Ibidem*: "Die untere Follikelwand verwandelt sich in die obere Wand der Placenta".

dall'ectoderma¹⁷⁶; 7) contesta, quanto alla cavità intestinale primitiva, il fatto che Todaro, pur avendo osservato l'introduzione in essa di cellule cilindriche provenienti dalla parete del follicolo, non ne abbia compreso il processo, poiché le ha conferito il ruolo di formazione del dotto intestinale ed ha interpretato erroneamente queste cellule cilindriche come mesoderma¹⁷⁷; 8) infine, contesta l'idea di Todaro secondo la quale “la parete del follicolo, che nel suo destino successivo corrisponde in realtà al mesoderma di altri animali, come lo strato inferiore dell'esoderma, e che questo strato si invagini nella cavità intestinale primitiva sotto forma di canale”, il cosiddetto ‘collo d'invaginazione’¹⁷⁸, mentre per Salensky le cellule invaginate hanno un ruolo di nutrimento e non formativo¹⁷⁹.

La comunicazione preliminare di Salensky incrocia quella di Jules Henri Barrois; questi è nato nel 1852, allievo di Alfred Giard, si addottora con una tesi sull'embriologia dei Briozoi¹⁸⁰; le ricerche, iniziate nell'inverno del 1880 hanno come teatro la stazione di biologia marina di Villefranche-sur-Mer, di cui Barrois si appresta ad assumere la carica di direttore nell'anno successivo, quando verrà istituzionalizzata come “Laboratorio di zoolo-

176 Ivi, p. 614: “Die Anlage des Pericardiums entspricht demjenigen Theile des Embryo, welchen Todaro als »bottone vitellino« bezeichnet; die Anlage des Nervensystems ist von Todaro ganz richtig aufgefasst; irrthümlicherweise giebt er aber an, dass dieselbe aus dem Ectoderm entsteht. Übrigens hängt das mit den Todaro'schen Ansichten über die Beziehungen der Keimblätter zusammen. Das Nähere hierüber an einem anderen Ort”.

177 Ivi, p. 616.

178 *Ibidem*: “Die ihrem späteren Schicksale nach wirklich dem Mesoderm anderer Thiere entsprechende Follikelwand betrachtet er als untere Schicht des Exoderms und meint, dass diese Schicht sich in die primitive Darmhöhle in Form eines Canals invaginirt und öffnet (canale o collo d'invaginazione)”.

179 *Ibidem*: “Die invaginirten Zellen bleiben bei der Bildung der primitiven Darmhöhle vollkommen unthätig. Sie dienen hauptsächlich als Nahrungsmaterial für den Embryo, und man kann ihr allmähliches Verschwinden ganz gut beobachten”.

180 Jules H. Barrois, *Recherches sur l'embryologie des Bryozoaires* (Lille: Imprimerie et Librairie de Six-Horemans, 1876).

gia marina”¹⁸¹. Barrois entra nella disputa fra Todaro e Salensky, conscendo del secondo curiosamente solo la prima incursione, quella del 1876, compiuta ancora senza l'utilizzo dei tagli seriali, mentre dell'italiano gli è nota sia la memoria del 1875 sia la prima comunicazione del 1880; al francese ovviamente non sfugge l'enorme disparità dell'interpretazione fra i due ricercatori e ne fornisce una duplice spiegazione, la prima legata alla difficoltà del tema, la seconda invoca “l'estrema diversità nello sviluppo” di questo raggruppamento di Tunicati¹⁸². Questa seconda spiegazione è anzi assunta come possibile chiave di lettura della succitata diversità di esiti, ovvero, nota Barrois, le specie studiate rispettivamente da Salensky e da Todaro appartengono a due tipi completamente differenti, i quali possono essere rappresentativi di due fenomenologie di sviluppo note, ovvero quella ‘dilatata’, altrimenti nota come palingenetica haeckeliana, e quella condensata, detta ‘cenogenetica’; e di qui, assumendo che i due ricercatori abbiano fedelmente riprodotto quanto da loro osservato, fa discendere che la divaricazione fra i rispettivi risultati sia esito di una diversità *in re*:

En particulier, les espèces étudiées par Salensky et Todaro, appartiennent à deux types complètement différents qui nous représentent dans le groupe des Salpes quelque chose d'analogue aux formes dilatées (Palingénésique d'Haeckel) et condensées (Conogénésique) si fréquentes dans beaucoup de groupes du règne animal. J'ai pu m'assurer par l'étude de ces deux espèces que chacun des deux observateurs avait

181 Con una decisione ministeriale, datata 5 novembre del medesimo anno: cfr. *Rapport sur l'École pratique des hautes études, 1881-1882*, 9 (1881), pp. 89-92.

182 Jules H. Barrois, “Mémoire sur les membranes embryonnaire des salpes”, *Journal de l'anatomie et de la physiologie normales et pathologiques de l'homme et des animaux*, 17 (1881), pp. 455-498 + 2 tavv.; qui a p. 455: “Néanmoins, si de ces deux travaux nous passons aux autres recherches accomplies sur le même sujet, nous continuerons en général à être frappés par le même défaut de concordance, autant au point de vue du développement de l'embryon qu'à celui des membranes embryonnaires; ce fait peut, à la vérité, ne tenir qu'à la difficulté du sujet, mais il existe pourtant encore une autre cause, c'est l'extrême diversité dans le développement qui paraît particulier à ce groupe de Tuniciers”.

pour l'ensemble rendu fidèlement les divers aspects de l'embryogénie, et que les différences signalées dans leurs travaux existaient de même dans la nature.¹⁸³

Entrando nel merito Barrois muove da ciò che è convenuto da tutti i ricercatori più significativi, Kowalevsky, Todaro e Salensky; ovvero che l'embrione è caratterizzato nella sua porzione inferiore da una massa opaca, comparabile ad una massa 'vitellina', assimilata alla placenta; embrione e massa vitellina sono sospesi alla parete di una cavità respiratoria, chiamata utero; questa sacca è in relazione con la cavità generale, attaccata tramite un peduncolo e comunicante nella parte opposta tramite un'apertura, che prende il nome di collo o bocca dell'utero¹⁸⁴. Barrois procede ad una sintesi efficace delle posizioni di Kowalevsky, Brooks, Salensky e di Todaro; di quest'ultimo rileva in prima istanza l'esagerata complicazione; volendo però stringere la focale sulle obiezioni che gli rivolge sono essenzialmente due: la prima concerne l'errore, stando a quanto rettificato nella comunicazione del 1880, di aver scambiato il foglietto esterno dell'utero, che ora egli intende come foglietto epiteliale della caduca esterna, con l'amnios¹⁸⁵. Inoltre egli ritiene che la caduca interna, che egli denomina 'cul-de-sac', e la caduca esterna, che egli riconosce nella piega anulare di Todaro, non siano formati in maniera differente, essendo a suo parere quest'ultima solo la parte basale del 'cul-de-sac' primitivo¹⁸⁶. Concludendo, Barrois arriva ad una sorta di conciliazione: egli, infatti, ribadita l'esagerata complicazione della

183 Ivi, p. 456.

184 Ivi, p. 457.

185 Ivi, p. 466: "Je pense que Todaro s'est induit en erreur, principalement pour n'avoir pas reconnu l'identité de ce qu'il appelle l'amnios avec le feuillet externe de l'utérus (second feuillet épithélial de la caduque externe, dans sa note), feuillet destiné dans sa première description à être remplacé par l'amnios".

186 Ivi, p. 472: "Nous voyons que les deux portions signalées par les auteurs comme fournies par la paroi du sac branchial, c'est-à-dire le cul-de-sac (caduque interne de Todaro) et le repli annulaire (caduque externe de Todaro) existent tous les deux comme le veut Todaro, mais ils ne forment pas deux parties différentes; le repli annulaire n'est que la base du cul-de-sac primitif qui se relève au-dessus de sa partie terminale. Remarquons (fait absolument différent de tout ce qui a été dit), que la membrane placentale dérive elle-même du cul-de-sac primitif, et se forme aux dépens

descrizione offerta da Todaro, ravvisa una grande analogia per quanto concerne la semplice disposizione delle membrane embrionali ed una possibile sovrapposizione, una volta che si semplifica il modello di Todaro secondo quanto sopra suggerito¹⁸⁷.

Mentre che escono questi due lavori, Todaro ha continuato ad occuparsi delle questioni, relative alla sua attività 'accademiche', rimaste in sospenso: quella più complicata riguarda la *instauranda* stazione e scuola di zoologia messinese, per la quale, mantenendo saldo il suo rapporto con Picardi, annuncia a Dohrn il proposito di interpellare anche Giuseppe Cianciafara, allora sindaco di Messina:

Qui si trova il Deputato Picardi, col quale ieri sera stesso ho conferito sull'argomento. Egli mi ha detto che dopo la relazione pubblicata dal Kleinenberg se ne è già discusso privatamente fra i consiglieri comunali di Messina, e che non vi sarà nessuna difficoltà per concedervi il locale e la Casa del Capitano del porto indicata da Kleinenberg e da voi desiderata. Dissi io che bisognava tanto il comune quanto la provincia dare inoltre qualche aiuto pecuniario o per concorrere alla spesa della fondazione o per quella della manutenzione prendendo qualche tavolino o posto di studio. Per questa seconda parte egli mi disse che sarebbe stato difficile ottenerlo, anzi per la provincia impossibile essendo molto povera e piena di debiti. In ogni modo mi disse che da canto suo farebbe tutto per aiutarvi in questa impresa. Ora il Picardi farà ritorno in Messina nei primi giorni dell'entrante mese per restarvi. A mio avviso sarebbe bene, che voi rimandereste l'andata a Messina al mese venturo, quando cioè si troverà il Picardi, che con la sua influenza vi potrà molto aiutare, essendo Deputato Presidente del Consiglio provinciale e consigliere comunale. L'altra persona per la quale bisogna cercare di avere una forte raccomandazione è il Senatore Cianciafara attuale sindaco di Messina. Per questo credo che una calda raccomandazione del Cairoli nella qualità di Presidente del Consiglio dei Ministri potrebbe fare una forte pressione sul suo animo ambizioso e al tempo stesso poco progressivo. Il Cairoli potrebbe anche esercitare la sua influenza sul Ministro De Santis perché voglia accordare qualche cosa per la stazione di Messina. Anzi io credo che

de sa partie moyenne intermédiaire entre le sommet, qui renferme l'embryon, et la base qui se soulève pour former les enveloppes".

187 Ivi, pp. 492-493.

se a Messina sapranno che il Ministero vi concorre non sarà molto difficile strappare qualche cosa al Consiglio.¹⁸⁸

Ne sortisce un Todaro ben attrezzato sia nel trovare soluzioni congrue per la eventuale riuscita dell'impresa¹⁸⁹; sia nel valutare nel giusto conto la gerarchia degli interlocutori, sorvegliando la fretta di Dohrn:

Ma perché voi avete tanta fretta di andare a Messina? Una delle persone più importanti per concludere il vostro affare è certamente Picardi, il quale è presidente del Consiglio Provinciale, ha preso degli accordi sul proposito con il Ministero e la sua voce è molto ascoltata tanto nel consiglio provinciale quanto nel Consiglio comunale, ove è anche consigliere. Senza di Picardi rischiereste di fare un viaggio inu-

188 Lettera spedita da Roma il 18 giugno 1880: ASZN, 1.A.I.1880.T., cc. 1r-2r; l'operazione di coinvolgere il Ministero nel fornire un finanziamento avrà successo: cfr. la lettera del 9 dicembre 1880: "Ho parlato al Ministero sul risultato della nostra gita a Messina. Il Ministero è pronto ad intervenire tanto nella spesa di fondazione come in quella di mantenimento": ASZN, 1.A.I.1880.T., c. 1v.

189 Cfr. la lettera non datata, ma probabilmente immediatamente successiva quella citata nella nota precedente: ASZN, 1.A.I.1880.T., cc. 1r-2r "Ieri Picardi ha ricevuto una lettera dal Ministero della Pubblica istruzione, che lo esortava ad impegnarsi per far concorrere la Provincia e il comune di Messina per la stazione zoologica, promettendo che vi sarebbe concorso anche il governo per tale scopo. Ho consigliato il Picardi di stringere i panni addossi al Ministero con farsi stabilire in quale misura vi concorre il governo, perché ciò può servire di stimolo maggiore ai consiglieri comunali e provinciali di Messina per aiutare anche loro. Intanto ho detto di cominciare a fare cedere gratis dal Demanio la Casa della Capitaneria del porto di Messina, che, come saprete ha il valore di più di 30,000. Sarebbe una somma risparmiata che potrebbe essere concessa alla stazione, e sarebbe una buona cosa dapoiché Picardi mi assicura che dalla Provincia si potrà ottenere poco o nulla se il comune dovrà spendere lire 30,000 per comprare la casa, non potrete sperare di più. Invece se la casa sarà data gratis dal governo, il comune alle lire 30,000 che doveva spendere potrà aggiungere qualche altra cosa e darli per l'oggetto. Io credo che questa mia lettera si troverà in Napoli. Senza la presenza di Picardi non si raggiungerà lo scopo in Messina. Dunque bisogna aspettare il mese entrante. Ho promesso a Picardi [segue sul *recto* della prima pagina] che potendolo verrò anch'io".

tile, conviene di aspettare il suo ritorno a Messina, che mi ha detto sarà nell'entrante settimana. Passando da Napoli mi ha promesso che verrà a trovarvi per prendere degli accordi con voi ed intendervi prima di voi andare a Messina. Se dopo aver parlato con Picardi voi credete che la mia <presenza> possa essere necessaria io farà qualunque sacrificio per contentarvi. Io ho già parlato lungamente con Picardi e siamo andati insieme dal Segretario Generale per prendere alcuni accordi preliminari. Picardi a voce vi dirà tutto e cosa bisognerà fare per riuscire. Oramai bisogna, oltre della stazione che sarà una succursale di quella di Napoli, fare una scuola di zoologia che sarebbe annessa alla cattedra d'anatomia comparata e zoologia di Messina. Così si salva la capra ed i cavoli, come dice il proverbio. La cosa si potrà risolvere con la massima semplicità ed anche con vostro vantaggio.¹⁹⁰

Nel luglio del 1880 Todaro rinverdisce i fasti della sua attitudine alla divulgazione, già sperimentata nel 1869, con una lettura 'popolare' recitata nel Teatro anatomico della Sapienza; il tema prescelto è *Importanza e meccanica della respirazione*; dalle parole di esordio si apprende che l'occasione è stata propiziata da un invito rivolto-gli dalla 'Società romana di soccorso per gli asfittici', che era stata istituita quell'anno per vigilare il lungofiume ed impartire le nozioni di base per soccorrere coloro i quali si trovassero ad affogare nelle acque del Tevere; interessante in questa lettura la distruzione di ogni appello all'armonia delle parti, che fa il paio con l'insistita critica al finalismo, che è stata da subito bersaglio delle sue critiche¹⁹¹.

190 Lettera del 22 giugno 1880: ASZN, 1.A.I.1880.T., cc. 1r-2v; a conclusione Kleinenberg avrebbe inviato al Consiglio comunale e provinciale una relazione: *Una stazione e scuola zoologica in Messina* (Messina: Tip. D'Amico, 1880).

191 Francesco Todaro, *Importanza e meccanica della respirazione. Lettura popolare fatta nel Teatro Anatomico della Sapienza addì 11 luglio 1880* (Roma: Tipografia dell'Opinione, 1880), p. 5: "Perciò io non direi che tutto si regge per l'armonia delle parti, nel senso di un piano ragionato che si è dato a questa parola: Ma direi solamente che la vita è collegata colla nutrizione, la quale, come qualunque altro fenomeno, avviene allora quando si danno le condizioni favorevoli, e cessa se queste condizioni vengono meno»; sulla critica al finalismo cfr. *Il metodo sperimentale*, cit., p. 9, dove il finalismo è addebitato a Cuvier, che "facendo rivivere la dottrina delle cause finali, prende l'effetto per la causa, limita l'Anatomia alla pura descrizione era resta la ricerca scientifica".

Sul piano strettamente accademico, gli è riuscito, 'sputando un polmone' di far risultare Carlo Emery, allora *protégé* di Dohrn, come primo eleggibile al concorso dell'Ateneo felsineo¹⁹²; l'anno si chiude in forma ancipite: se da un canto può regalare a Dohrn la buona notizia di aver procurato la possibilità di omaggiare il Re e la Regina di copie dei primi volumi della neonata collana di *Fauna und Flora*, e di aver ottenuto che lo *Jahresbericht* sia debitamente finanziato sul Bilancio ordinario, da ora e per gli anni a venire¹⁹³, sul piano personale deve registrare le prime difficoltà nella messa in sicuro della tornata di concorso romana, che lo vede impegnato a difendere in prima battuta il proposto sdoppiamento delle cattedre in Anatomia comparata ed in zoologia, salvo poi riuscire nell'intento:

Mi chiedete come va il mio affare? Baccelli non è stato contrario; anzi mi ha dato ampie dichiarazioni tanto per la cosa come per la persona per ora e per avvenire. Chi ha cercato d'intorbidire le acque è stato Moleschott, il quale prima voleva che si istituisse una Cattedra di Fisiologia elementare! Dopo che tale proposta è stata mandata a monte dal Consiglio superiore, veniva fuori con la Biologia generale! (dall'alfa all'omega). Però il Ministro finalmente ha fatto il decreto con il quale ha affidata a me l'insegnamento dell'embriologia comparata embriologia, ed ha incorporato alla zoologia l'anatomia comparata; così avverrà che io farò embriologia ed anatomia comparata insieme e De Santis farà la sistematica e la zootomia. Ecco per ora la soluzione.¹⁹⁴

192 Lettera del 9 dicembre 1880: "Emery è stato dichiarato primo eleggibile; Gasco 2° eleggibile; quindi è stato proposto Emery per prof. Straordinario di zoologia dell'università di Bologna. Credo che il nostro amico possa essere contento. Io ho sputato un polmone per fare rilevare la superiorità di Emery": ASZN, I.A.I.1880.T., c. 1r.

193 Lettera del 12 dicembre: "Parlato con Medici, il quale crede che il miglior mezzo per raggiungere l'intento sarebbe di mandare voi a me due copie del volume pubblicato della Fauna e Flora, per io presentare una copia al Re ed una alla Regina e chiedere al tempo stesso l'associazione spiegandone l'importanza ed il motivo nazionale di tale richiesta. Il Medici mi farebbe ottenere a tale scopo un'udienza particolare [...]. Ho parlato con Balduino, il quale mi ha detto che la somma di lire 5000 per il vostro Jahresbericht è stata stanziata anche per quest'anno nel Bilancio ordinario, e così sarà fatto per gli anni venturi?": ASZN, I.A.I.1880.T., cc. 1r-v.

194 *Ibidem*, cc. 1v-2r.

L'anno successivo si chiuderà con il tentativo di mettere in sicurezza il progetto della Stazione zoologica di Messina, chiamando Dohrn a Roma per fissare i punti dell'accordo con il sindaco di Messina, Giuseppe Cianciafara¹⁹⁵.

Ma a questo punto bisognerà riprendere il filo delle ricerche sulle salpe, ovvero da quando Todaro sta per pubblicare la successiva comunicazione preliminare: nella già citata lettera del primo gennaio 1880 si apprendono due elementi nuovi: uno di lunga durata, ovvero Todaro sembra intenzionato a scrivere una monografia sulle salpe, l'altro relativo alle ricerche *in fieri* per cui egli, così scrive a Dohrn:

In questo momento mi occupo a ricercare i fenomeni della fecondazione. Ho speranza di arrivare a stabilire la penetrazione del zoosperma nell'uovo, e quindi la formazione del pronucleo spermatozo o mascolino e la coniugazione con il pronucleo femminile. Perciò ho bisogno di piccole catene di Salpa pinnata trattate con l'acido osmico, e conservate nella glicerina pura o fenicata e speditemi subito. Se occorrerà chiederò anche un permesso per venire costà, quando le Salpe saranno abbondanti, onde studiare dal vivo il processo della fecondazione.¹⁹⁶

Il tema, come si vedrà, sarà oggetto della seconda comunicazione; nel frattempo spedisce a Dohrn copia di quella prima comunicazione ed il 9 dicembre chiede altri esemplari;¹⁹⁷ il 12 dicembre rinnova l'idea di scrivere una monografia sulle Salpe, e chiede a Dohrn di

195 Lettera, spedita da Roma, del 6 novembre 1881: "Qui si trova il Sindaco di Messina accompagnato dal Segretario comunale, e si tratteranno per tutto il corrente mese. Avete ricevuto la sua lettera, e quindi avete avuta tutta la spiegazione di ciò che disse in Consiglio relativamente all'impianto della Stazione [...] Ora se a voi interessa di riprendere le trattative per vedere di poter venire ad un accordo nel quale vi possa essere tutta la vostra convenienza, dovrete venire a Roma, onde potere discorrere e trovare un accordo col Sindaco, il quale è animato dalla più eccellente disposizione per riuscire nella faccenda con vostra convenienza. Venite quindi e cerchiamo di definire ogni cosa": ASZN, 1.A.I.1881.T., c. 1r-v.

196 ASZN, 1.A.I.1880.T., cc. 2r-v.

197 "Mi farete il favore di farmi raccogliere in acido osmico piccole catene di *S. maxima* e di *S. bicaudata*. Desidero poi di avere inoltre piccolissimi embrioni di *S. Africana*, quali si trova ancora nel corpo della nutrice, in acido cromico ed acido acetico": ASZN, 1.A.I.1880.T., c. 2r.

venirgli incontro nella raccolta e nella raffigurazione di più specie possibili, per scrivere la sezione di sistematica:

Io avrei desiderio di scrivere la Monografia sulle Salpe nella vostra Fauna e Flora il più presto possibile, e credo che con i nuovi fatti da me trovati potrà riuscire molto interessante. Tutto sta nel raccogliere ora e disegnare le varie specie. Già per la *S. pinnata*, *S. maxima*, *S. democratico-mucronata*, *S. bicaudata*, *S. Tilesii*, *S. runcinata* fusi-formis avremmo materiale abbastanza. Della *S. virgola* bisognerebbe appena capita disegnare la catena perché non esiste nessuna figura, e bisognerebbe che voi daste le disposizioni affinché non si perda nessuna occasione per disegnare e raccogliere tutto ciò che debba servire per la parte sistematica.¹⁹⁸

Il sei novembre dell'anno successivo rinnova ancora la richiesta di esemplari e intende discutere a voce con Dohrn, visto il suo arrivo a Roma per la faccenda della stazione zoologica di Messina e la questione della possibile pubblicazione della monografia in seno alla collana di *Fauna und Flora*:

Aspetto la collezione degli animali che ho ordinato, e che mi raccomando di farmela fare per bene, come al solito. Desidero di avere nella collezione quell'esemplare di *Salpa Tilesii* che io avevo raccomandato di conservare per me. Mi raccomando poi caldamente se vengono salpe di farmi conservare nell'acido osmico: 1° Piccole catene (a vario grado di sviluppo) della *S. maxima*. 2° Piccolissimi embrioni di *S. Africana-maxima*. Questi mi debbono servire per ricercare l'origine dello stolone prolifero. 3° Catene di *S. bicaudata* in vari gradi di sviluppo. 4° e qualche piccolissima catena di *S. pinnata*. [...] Quando poi sarete qui come spero fra breve parleremo seriamente se credete che possa fare la Monografia delle salpe per la Fauna e Flora.¹⁹⁹

Ma di questa monografia al momento non se ne farà niente; Todaro però la tiene in serbo; il progetto, lo si vedrà, risale carsicamente nel 1907, per poi di nuovo inabissarsi; per il momento Todaro

198 ASZN, 1.A.I.1880.T., cc. 2r-v.

199 ASZN, 1.A.I.1881.T., cc. 1v-2v; nel carteggio, successivamente, scompare ogni riferimento al progetto della stazione messinese, che, nonostante i buoni uffici propiziati da Todaro, come si diceva, si eclissò del tutto.

informa Dohrn di aver letto la memoria di Barrois: “Avete letto la memoria di Barrois sullo sviluppo della *S. maxima*, inserita nell’ultimo fascicolo del *Journal de la Anatomie et de la Physiologie*? È un lavoro fatto bene e viene in gran parte a confermare quanto io ho scritto prima. Questa memoria di Barrois e la comunicazione del Salensky mi hanno messo una gran voglia di pubblicare presto le mie nuove ricerche sopra tale argomento”²⁰⁰. Il 25 marzo scrive per informare Dohrn di attendere ancora materiale, e per suo conto può contraccambiare, inviando ad Eisig, vicedirettore della Stazione, degli esemplari vivi di *Petromyzon*

Quest’oggi col Deputato Grassi, che è partito per Napoli, ove arriverà questa stessa sera alle 11, vi ho mandato i *Petromyzon* viventi; e vi ho telegrafato di mandarli a ritirare dal Delegato della pubblica sicurezza della stazione ferroviaria, al quale saranno depositati dal deputato Grassi. Spero che arriveranno in buone condizioni. Avvisatemele. Ho ricevuto la paraffina speditami da Eisig e vi prego di ringraziarmelo. Aspetto le Salpe. Mi lusingo che Salvatore me ne abbia fatta una buona raccolta.²⁰¹

200 Lettera spedita da Roma il 6 gennaio 1882: ASZN, 1.A.I.1882.T., cc. 1r, che così continua: “Ma io non mi saprei decidere se non studio più profondamente ancora lo sviluppo della *S. democratica*, della *S. maxima* e della *S. bicaudata*. Mi interessa perciò di sapere che cosa posso sperare da costi? Sono o no ancora venute per quest’anno salpe nel Golfo di Napoli e quali specie? Io sto fiducioso che appena verranno mi saranno raccolti e spediti. Salvatore sa come deve conservarmele, ed io vi prego di raccomandarmi a lui. Salpe in acido osmico e Salpe in acido cromico [...] P.D. /Salpe! Salpe! Salpe! /Salpe domando a voi / Salpe domando a Lang / Salpe domando ad Eisig / Salpe dimando a Mayer /Salpe domando ad Andreis [*sic*]” (cc. 1r-2r)

201 Cartolina inviata da Roma, in data 25 marzo 1882: ASZN, 1.A.I.1882.T., cc. 1r-v; cui fa seguito quella indirizzata ad Eisig, il 31 marzo: “Vi prego di mandarmi un pezzo di lacca bianca e scrivermi come devo scioglierla. Ho appreso con piacere che i *Petromyzon* sono arrivati in buono stato di salute. Vi avverto che nel mese di Aprile deporranno le uova, ma affinché questi sviluppino normalmente bisognerà porli in condizioni naturali. Ora io non so se conoscete che i *Petromyzon* depongono le uova sull’arena dei rigagnoli che stano esposti al sole; perciò il loro Acquarium bisognerebbe farlo all’aperto nella terrazza in maniera che possa battere il sole, e dovrebbe essere costruito in maniera che una parte abbia il fondo

Finalmente nel 1882 esce la seconda comunicazione preliminare, nella quale egli può finalmente rispondere sia alla comunicazione di Salensky sia alla lunga memoria di Barrois; del secondo sintetizza correttamente i punti di convergenza e di disaccordo, asserendo che

l'autore conferma pienamente quanto io avevo detto sulla persistenza del follicolo, sulla formazione della caduca diretta (cul di sacco primitivo del Barrois) e della caduca riflessa o plica anulare che forma l'utero. Invece nega l'esistenza della membrana amniotica che crede identica al foglietto epiteliale interno dell'utero, e conclude: che l'uovo dà origine al corpo embrionale, diviso di buonissima ora in embrione propriamente detto, e in placenta fetale la quale, come l'allantoide dei mammiferi, va a riunirsi alla parte centrale della placenta materna; e che la placenta materna e i due sacchi d'incubazione (follicolo e utero) appartengono all'organismo della madre.²⁰²

Dopo di che passa a stilare l'elenco delle concordanze e dei dispareri con Salensky, di gran lunga più nutrito di elementi, che sarà il caso di tallonare nel dettaglio; Salensky, come si è visto, non accetta la denominazione di decidua, poiché le assegna “ben altra importanza” e le conferisce il nome di membrana pieghettata; quanto alle convergenze egli conferma quanto segue:

che il peduncolo ovarico è fatto da due tratti, uno posteriore solido e in continuazione con il follicolo (stelo del Salensky), e l'altro anterior-

basso che si dovrà ricoprire di arena di fiume ove anderanno a deporre le uova. Scusate se mi permetto di dare questi suggerimenti a maestri nell'arte quale voi siete. Direte a Mayer che nella scorsa seduta dell'Accademia ho presentato il lavoro di Grassi. Venne nominata la commissione per proporre il si stampi in persona mia e del prof. Trinchese”: ASZN, 1.A.I.1882.T., cc. 1r-v; per quanto concerne la presentazione del lavoro di Grassi, si tratta della citata memoria *Sviluppo della colonna vertebrale nei pesci ossei*, che è presentata in *Atti della R. Accademia dei Lincei. Transunti*, 7 (1882), p. 17.

- 202 Francesco Todaro, “Sui primi fenomeni dello sviluppo delle salpe. 2° comunicazione preliminare”, *Atti della R. Accademia dei Lincei. Transunti*, s. III, 6 (1882), pp. 309-315, pp. 309-310; di questa seconda comunicazione esiste anche una versione in francese: “Sur les premiers phénomènes du développement des Salpes”, *Archives italiennes de biologie*, 2 (1882), pp. 1-9.

re (ovidutto del Salensky) traversato da un canale che si sbocca nella cavità respiratoria; che durante il processo della maturazione dell'uovo si atrofizza e sparisce il tratto posteriore solido o lo stelo, e la cavità del follicolo si mette allora in comunicazione diretta con il canale del tratto anteriore o ovidutto e, mercè questo canale, con la cavità respiratoria; quantunque non sia riuscito a vedere se realmente la fecondazione accada in questo momento come io ho sostenuto, tuttavia ha osservato i zoospermi nel canale anzidetto; egli ha veduto anche che nel periodo della maturazione si scioglie la vescicola germinativa e si formano le cellule polari e il pronucleo femmenino; e finalmente che durante la segmentazione dell'uovo avviene la proliferazione delle cellule epiteliali del follicolo che prendono parte alla formazione dell'embrione.²⁰³

Ma su tutto il resto, si nota correttamente, vi è “una perfetta discordanza”, su cui si discute, adottando la prospettiva di Todaro: “Ed invero io ho sostenuto che le piccole cellule derivate dalla proliferazione delle cellule epiteliali del follicolo hanno una funzione nutritiva, e perciò le ho chiamate cellule lecitiche; ossia cellule fatte da vitello nutritivo le quali si consumano mano mano come materiale di nutrizione, e non prendono parte alla formazione degli organi che traggono invece la loro origine esclusivamente dalle cellule derivate dall'uovo, che contengono vitello formativo”²⁰⁴, laddove Salensky

ha espresso invece una opinione contraria, secondo la quale le cellule lecitiche non sarebbero tali, ma sarebbero materiale formativo e d'importanza maggiore delle cellule di segmentazione. Vale a dire, secondo Salensky, i foglietti germinativi e gli organi non avrebbero origine nelle Salpe dalle cellule di segmentazione che verrebbero riassorbite come materiale nutritivo, ma si formerebbero: in parte (ectoderma) dalle cellule epiteliali di quella porzione dell'utero che io ho chiamato decidua diretta, Barrois cul di sacco primitivo ed egli appella eminenza epiteliale; ed in parte (entoderma e mesoderma) dalle cellule epiteliali del follicolo.²⁰⁵

Una volta fissati i punti di disaccordo, Todaro rinvia il lettore ad una disamina completa nella lunga memoria in preparazione, per

203 Ivi, p. 310.

204 *Ibidem.*

205 *Ibidem.*

tornare invece su quanto è andato scoprendo e precisando nelle indagini ancora in corso; la prima acquisizione concerne il follicolo che risulta ora

distinto in due sacchi comunicanti largamente l'uno coll'altro, i quali si succedono nello sviluppo. Uno di questi due sacchi in origine è molto più grande dell'altro, e contiene l'uovo che vi dimora per tutto il periodo della sua maturazione; perciò lo chiamo sacco ovarico. L'altro, in questo periodo, è piccolissimo e vuoto; anzi si presenta nell'inizio come una piccola estroflessione del primo. Ma a misura che il sacco ovarico decresce e poi sparisce, quest'altro, che è destinato a supplantarlo, aumenta per ricevere l'uovo che passa in esso e vi dimora durante il periodo della segmentazione e della formazione del primo abbozzo embrionale; quindi lo chiamo sacco embrionario. Nel loro reciproco rapporto il sacco ovarico è situato un po' indietro ed a sinistra, ed il sacco embrionario in avanti ed a destra. Quando il sacco embrionario è mediocrementemente sviluppato, i due sacchi sono separati distintamente in dietro da un solco profondo verticale postero-anteriore, che si insinua fra le due pareti, e quindi il follicolo si presenta indietro bisaccato (*S. maxima*, *S. pinnata*). Nell'estremità anteriore, ove sono confusi, la loro distinzione è segnata dall'attacco del peduncolo che si fa nel mezzo. Il sacco embrionario porta un organo d'attacco che serve a fissarlo quando arriva nella cavità sanguigna dell'utero.²⁰⁶

Quanto all'organo d'attacco, in genere risulta assai piccolo, ma nella *Salpa maxima* e in quella *bicaudata* è costituito da un lungo processo "che dall'estremità posteriore del sacco embrionario pende nel seno sanguigno nel quale sta il follicolo". Qui, nota Todaro, corre fare un appunto a Salensky il quale "aveva veduto questo processo nel follicolo della *S. maxima*, e notato la corrispondente prominente sul follicolo della *S. pinnata*; inoltre, egli aveva anche distinto nel follicolo della *S. puntata* due parti: una posteriore contenente l'uovo, e l'altra anteriore vuota. Ma egli non ha riconosciuto il loro valore"²⁰⁷. Quanto alle fasi della maturazione dell'uovo, Todaro si riserva di tornare con numerose integrazioni nella memoria a venire, mentre qui è in grado di sciogliere un dubbio, che era rimasto ine-

206 Ivi, p. 311.

207 *Ibidem*.

vaso nella prima comunicazione, ovvero il numero degli zoospermi, e che ora egli può assicurare essere uno solo. Inoltre, può fornire un ingrandimento sul modo in cui avviene il nutrimento dell'uovo, obiettato da Salensky. Qui l'attenzione è focalizzata sulla sola *Salpa pinnata*, riservandosi di fornire le rispettive fasi nelle altre specie. Ne sintetizzo i punti più rilevanti: ovvero la divisione in due blastomeri lungo l'asse antero-posteriore e perpendicolare alle due cellule polari; contemporaneamente alla loro adesione alle cellule epiteliali del sacco embrionario, si formano due sporgenze, che danno luogo a due bottoni, e nel frattempo spariscono le due cellule polari; dopo di che si verifica una seconda suddivisione e si comincia a ricevere il nutrimento dalle cellule lecitiche; poi si passa a sei blastomeri fino a che si forma la morula, che è composta da quattordici blastomeri; e di qui si verifica quel fenomeno che Todaro dice essere totalmente sfuggito a Salensky, ovvero la penetrazione delle cellule lecitiche, le quali a questo punto comprovano la loro funzione; dopo di che l'embrione passa dalla fase morula alla forma ovale e poi tubiforme. A questo punto i blastomeri, che restano diffusi e sparsi fra le cellule lecitiche, si dividono per gemmazione in piccole cellule protoplasmatiche, le quali si possono riconoscere per l'evidente granulazione del protoplasma; queste poi, fagocitando le cellule lecitiche, tornano ad aumentare di dimensioni mentre le cellule lecitiche si disfanno.

Tornando all'embrione: il punto di attacco alla cavità è formato, come lo si diceva, da un sollevamento della parete del sacco embrionario, che si estroflette e gradatamente si assottiglia portando con sé quello strato di parete uterina, a cui aderiva, formando quello che Barrois ha chiamato il 'cul-de-sac' e che ora Todaro denomina decidua interna, convenendo ora con il francese che quella esterna è formata dalla porzione basilare. Dopo di che la porzione estroflessa e la decidua interna producono una sporgenza nella cavità respiratoria e il sacco embrionario, secondo Todaro, prende la forma non di una storta, come indicato da Salensky, bensì di una cucurbita²⁰⁸; il quale

208 Ivi, p. 313: "Il sacco embrionario prende così la forma, non di una storta, come dice il Salensky, ma di una cucurbita, colla parte più grande contenuta dentro la cavità sanguigna dell'utero e coll'altra estroflessa e molto più piccola, circondata dalla caduca interna ed insieme sporgenti nella cavità respiratoria".

incorrerebbe in un errore ancora più grave, quando indica l'esistenza di un'apertura larga nell'utero, o secondo la sua denominazione, eminenza epiteliale, giacché "il sacco embrionario, contenente l'uovo diviso in quattro blastomeri, non presenta nessuna apertura, ma è chiuso ermeticamente come in tutti gli stadi che si succedono dopo il suo arrivo nell'utero"²⁰⁹.

Questo follicolo conserva la forma di cucurbita, finché l'embrione è nella fase ovale e si verifica l'accorciamento dell'ovidutto; dopo di che l'embrione passa alla fase tubiforme e la plica anulare avanza e finisce per sagomare la cavità epiteliale dell'utero con il contemporaneo assorbimento della decidua interna, secondo quanto osservato anche da Barrois e obiettato da Salensky, il quale, per converso, fa derivare l'ectoderma da questa cavità epiteliale. A questo punto sparisce il sacco embrionario e l'embrione riprende la sua forma sferica, ma più grande, in ragione del fatto che alla sua formazione prendono parte anche le cellule della porzione basilare dell'utero: dopo di che si originano tre cavità, ovvero l'intestino primordiale, il blastocele e l'amnio; quanto all'ultimo e alla sua corrispondente membrana, Todaro accoglie le perplessità avanzate da Barrois, ma conferma la sua presenza in *Salpa Pinnata*:

La membrana che io ho chiamato membrana dell'amnio, dal margine esterno dell'epiblasto dal quale proviene si ripiega in alto immediatamente sotto della parte corrispondente della decidua riflessa, chiudendo dal lato esterno la cavità dell'amnio. Questa membrana negli stadi successivi va atrofizzandosi e ben presto sparisce o si fonde coll'epitelio interno della decidua riflessa; le si potrà dare un altro nome; forse mancherà nella *S. africana maxima* e nelle altre specie; ma nella *S. pinnata*, ove esiste in maniera così propria e distinta, non si può confondere coll'epitelio interno dell'utero come vuole il Barrois.²¹⁰

Dunque, Todaro pur restando sulle sue posizioni, dimostra anche una notevole dose di autocritica ed è capace di dialogare: lo conferma il fatto che anche lui si va convincendo che il quadro complessivo dello sviluppo delle salpe è al suo interno as-

209 Ivi, pp. 313-314.

210 Ivi, p. 314.

sai contrastato e che, come ha giustamente sottolineato Barrois, è complicato da fenomeni di addensamento o di allungamento, che richiedono analisi 'specifiche': "Adunque lo sviluppo delle salpe è complicato dalla metamorfosi: lo sviluppo del primo embrione, o proembrione che voglia dirsi, e le sue relazioni con lo sviluppo dei veri embrioni delle salpe variano da una specie all'altra, secondo che il processo dello sviluppo è allungato o abbreviato; perciò bisognerà ricercarli particolarmente"²¹¹. Ragion per cui egli ha messo in cantiere una serie parallela di indagini su *Salpa pinnata*, *puntata*, *africana*, *fusiformi*, *bicaudata* e *democratica*, da cui sta raccogliendo il materiale per la lunga memoria promessa.

Nel frattempo, va avanti il corso per la cattedra di zoologia di Roma, poiché De Sanctis "non solo non riacquisterà più la smarrita ragione, ma accenna a finirla presto"; parole testuali tratte dalla lettera che Todaro invia a Dohrn il 27 ottobre del 1882; una lettera però che prende una svolta imprevista; poiché da Emery, inizialmente preso sotto la sua ala protettiva, in quanto protetto da Dohrn, ha ricevuto uno sgarbo, di cui Todaro informa Dohrn, chiedendogli un parere; è dunque successo che durante quell'incontro Emery "non ha perduto il suo tempo; e mentre ha conservato con me un profondo silenzio, ha sollecitato le altre persone per essere chiamato a Roma"; e giustamente Todaro si interroga: "Cosa significa tutto ciò? Non pare a voi che ci sia stata poca lealtà verso di me? Conosco poco il carattere morale di Emery per pronunziare un giudizio severo, e desidero averne uno da voi che lo conosce meglio di me"²¹²; nella lettera successiva, datata 29 ottobre, benché Dohrn abbia inviato tempestivamente un telegramma di risposta, Todaro avvisa che i giochi sono già conclusi, poiché "la Facoltà aveva deliberato un giorno prima senza che io lo sapessi. Il colpo fu fatto bene"²¹³; non gli resta, dovendo comunque sobbarcarsi il peso della responsabilità della scelta, dunque che vigilare, tanto più che Dohrn, dalla lettera, che gli ha inviato, deve aver confermato il giudizio severo inizialmente for-

211 Ivi, p. 315.

212 Le citazioni sono tutte da ASZN, 1.A.I.1882.T., cc. 1v-2r.

213 ASZN, 1.A.I.1882.T., c. 1r.

mulato²¹⁴. Ma le disavventure non sono finite, poiché a fine dicembre Todaro deve ingoiare un boccone ben più amaro, scoprendo che a sua insaputa Francesco Gasco si è intestato a sé sia la cattedra di Zoologia sia quella di Anatomia comparata, che doveva andare a lui²¹⁵.

Nel 1883 esce finalmente il lavoro completo di Salensky; in questo afferma di aver seguito lo sviluppo di molte specie di Salpe e ne conclude che ad un'analisi ancora più avanzata le differenze già emerse dalle analisi di Todaro e Brooks si accentuerebbero.²¹⁶ Nell'istituire il confronto con Todaro va immediatamente rilevato che Salensky è a conoscenza della sola prima comunicazione preliminare del 1880; la seconda gli è capitata sotto l'occhio solo a chiusura del suo lavoro, per cui non ne ha potuto tenerne conto, avvisando che ad una scorsa sommaria ne uscirebbe il medesimo quadro, su cui si riserva di tornare non appena verrà pubblicata la memoria completa²¹⁷.

Questi i punti di disaccordo: Salensky 1) obietta la mancata osservazione che l'ovidutto ha una parte solida ed una canalicolata – ma qui la critica va fuori bersaglio, poiché a Salensky è sfuggito che nel-

214 “Ma io mi sono guidato sugli apprezzamenti che sempre si erano fatti con voi sull'argomento, e credevo che voi mi avreste approvato. Vi dirò anche che fu l'atto gesuitico che mi sorprese e mi fece accorto del carattere dell'individuo, che io conosceva poco. Perciò vi scrissi, sperando che voi avreste tolta la brutta impressione che in me produsse quell'atto. Voi invece mi confermate la cattiveria del carattere. Ma non c'è che fare! Aspettiamo, e stiamo in guardia”, *ibidem*, cc. 1r-v.

215 Lettera scritta da Roma, il 29 dicembre 1882: ASZN, I.A.I.1882.T., cc. 1v-2r: “[Ma Gasco] contemporaneamente scriveva a Pavia al suo amico Pavesi, che il Ministro, contro il voto della Facoltà che aveva proposto il Prof. Todaro per l'Anatomia comparata e l'Emery per la zoologia, chiamava lui il Gasco per l'una e per l'altra”; in effetti Gasco nel 1882 figura come docente di entrambe le cattedre: cfr. Maria B. D'Ambrosio, in *Diz. biogr. ital.*, s.v.

216 Vladimir V. Salensky, “Neue Untersuchungen über die embryonale Entwicklung der Salpen”, *Mitteilungen aus der zoologischen Station zu Neapel*, 4 (1883), pp. 90-171, 327-402 +12 tavv., p. 92: “Ich konnte nicht nur constatiren, dass die Entwicklung verschiedener Salpenspecies in der That verschieden abläuft, sondern kam auch zum Schluss, dass die Unterschiede von viel wesentlicherer Bedeutung sind, als es aus dem Vergleich meiner Untersuchungen mit denen von Brooks und Todaro hervorgeht”.

217 Ivi, p. 396.

la prima comunicazione preliminare, come si è visto sopra, Todaro ha già modificato la sua posizione del 1875 ed ha riscontrato questa stessa bipartizione²¹⁸; 2) torna la critica alla denominazione dell'utero, che per lui è solo la sporgenza inspessita, la collinetta della cavità respiratoria²¹⁹; 3) obietta sulle oscillazioni della terminologia di Todaro per cui quella che era nel 1875 la 'membrana germoblastica' ora gli dà il nome di 'decidua diretta'²²⁰; e, contestualmente, respinge l'identificazione della membrana amniotica, ora nuovamente espressa come 'decidua riflessa', fatto salvo l'incongruenza per cui prima "sarebbe costituita da tre strati [...], mentre ora sarebbe composta da un solo strato di cellule nucleate di piccolissima dimensione"²²¹; queste presunte decidua diretta e decidua riflessa, che equivarrebbero secondo lui alla placenta e alla 'guaina plicata', rispondono alla preordinata volontà di Todaro di rendere omologhe le strutture delle salpe a quelle dei mammiferi²²²; 4) rinnova l'opposizione alla tesi espressa da Todaro circa la revisione della teoria della 'gemmazione', su cui si era già espresso, notando ora che "la partecipazione delle cellule placentari [provenienti dalla membrana germoblastica] alla gemmazione non sembra provata", laddove a lui risulta che "gli embrioni delle salpe contengono tante cellule diverse, libere, di forma disuguale e di origine diversa che è del tutto impossibile deter-

218 Ivi, p. 105: "Was zunächst das Ei anbetrifft, so bezeichnet Todaro die von mir als Eistiel und Oviduct unterschiedenen Theile des Eierstocks einfach als Oviduct und nimmt dabei eine in der ganzen Länge des Eistiels vorhandene Höhle an".

219 Ivi, pp. 105-106: "Den von mir Ectodermhügel bezeichneten, hügelartig verdickten Theil der Athemhöhlenwand nennt Todaro »uterus«".

220 Ivi, p. 106: "in seiner zweiten Arbeit giebt er demselben den Namen decidua directa".

221 *Ibidem*: "Die membrana amniotica stimmt mit der porzione riflessa gar nicht überein, da die erstere aus drei Schichten bestehen soll (genau wie die Faltenhülle, die zwischen den beiden Epithelplatten der Athemhöhlenwandfalte die Gefäße einschließt), die letztere aber nur aus einer Schicht von »kleinsten gekernten« Zellen zusammengesetzt sein soll".

222 Ivi, p. 107: "Todaro betrachtet seine decidua directa und riflessa (Placenta und Faltenhülle) zusammen als Uterus, hält also die beiden Hüllen für Theile des letzteren, die den Deciduen des Säugethierieies homolog sein sollen".

minare la partecipazione di questa o quella cellula alla formazione della gemma²²³; 5) si oppone alla definizione del cerchio blastodermico, poiché, a suo dire, in primo luogo non esiste un vero e proprio blastoderma nelle salpe (e lo dimostrerebbe l'andamento delle prime fasi della segmentazione); e perciò, decaduta l'esistenza di un blastoderma, ne consegue che non ha senso parlare di un cerchio blastodermico, che per Salensky è interpretato alla stregua di un mero inspessimento del "bordo superiore della placenta"²²⁴.

A questo punto l'analisi verte sulla formazione dell'embrione, e qui Salensky istituisce un confronto anche con le nuove acquisizioni di Todaro; Salensky muove da una considerazione generale, ovvero dalla constatazione della eccezionalità dei processi ontogenetici delle salpe, tali per cui "è quasi impossibile da schiarirsi secondo i principi dell'embriologia moderna"²²⁵; il primo assunto è che nelle salpe non esistono dei veri e propri foglietti germinativi²²⁶. Ma la partita si gioca a partire dalla fase della morula, la quale, secondo Todaro, risulterebbe formata da "blastomeri provenienti dal vitello formativo dell'uovo, e dalle piccole cellule lecitiche provenienti dal vitello nutritivo delle cellule del follicolo"²²⁷; durante questa fase "la massima parte dei blastomeri si presentano anch'essi divisi in piccole cellule

223 Ivi, pp. 107-108: "Hinzufügen muss ich, dass die Theilnahme der Placentarzellen (der Germoblasten von Todaro) an der Knospung, selbst nach Beobachtungen von Todaro, unbewiesen erscheint. Zur Zeit der Bildung des Knospenstockes enthalten die Salpenembryonen so viele verschiedene, freie Zellen ungleicher Form und verschiedenen Ursprungs, dass die Bestimmung der Theilnahme dieser oder jener Zelle an der Bildung des Knospenstockes vollkommen unmöglich ist".

224 Ivi, p. 108: "verdickte obere Rand der Placenta".

225 Salensky, "Neue Untersuchungen", cit., p. 123: "Die ersten Embryonalvorgänge der Salpen unterscheiden sich in solchem Grade vom allgemeinen Entwicklungsplan anderer Thiere, dass es fast unmöglich ist, dieselben nach den Principien der gegenwärtigen Embryologie zu erklären".

226 Ivi, p. 123: "Während bei allen übrigen Thieren die nächsten Veränderungen des gefurchten Eies in der Bildung der Keimblätter bestehen, sind hier die Keimblätter in dem allgemein angenommenen Sinne gar nicht zu unterscheiden, weil die Furchungszellen, aus welchen die Keimblätter sich bilden müssten, hier eine untergeordnete Rolle spielen".

227 Todaro, "Sui primi fenomeni dello sviluppo delle salpe, comunicazione preliminare", cit., p. 87.

nucleate che restano riunite in masse sferiche sparse in mezzo alle cellule lecitiche²²⁸; secondo Salensky, qui Todaro avrebbe preso un abbaglio, avendo scambiato le cellule nucleate con i residui disintegrati del protoplasma e ne addurrebbe due prove: una legata alla colorazione con il carminio, che darebbe un esito esattamente opposto a quello denunciato da Todaro²²⁹; l'altra derivante dal fatto che nel materiale, preparato e sottoposto ad ingrandimenti al microscopio, non è gli riuscito mai a vedere queste cellule nucleate²³⁰. A queste due prove, in verità poco concludenti, poiché legate all'esito di una manipolazione dei 'preparati', procedura questa sempre scivolosa, Salensky ne presenta una terza, che ha respiro più ampio ed è sicuramente più impegnativa: come mai, si chiede, queste presunte cellule, a cui Todaro conferisce un ruolo decisivo nella formazione dei foglietti germinativi, sono sempre collocate all'esterno degli organi? La risposta è la stessa: le piccole cellule nucleate non esistono, poiché esse sono "blastomeri in fase di decadimento del protoplasma"²³¹ e perciò essi non sono responsabili, come asserisce Todaro, della successiva formazione dei foglietti germinativi²³².

228 *Ibidem*.

229 Salensky, "Neue Untersuchungen", cit., p. 124: "Todaro führt weiter an, dass die Blastomeren sich viel intensiver mit Carmin färben als die Dotterzellen, was gerade umgekehrt richtig ist"; il riferimento è Todaro, "Sui primi fenomeni dello sviluppo delle salpe", cit., p. 87: "Le cellule protoplasmatiche che si formano dalla divisione dei blastomeri si distinguono in principio dalle cellule lecitiche non solo per la disposizione loro, ma benanche per la colorazione diversa che prendono col carminio, essendo che queste ultime restano poco colorite in rosso giallognolo e le cellule protoplasmatiche o formative si coloriscono in rosso intenso".

230 Ivi, pp. 124-125.

231 Ivi, p. 125: "Blastomeren im Zustande des Protoplasmazerfalls".

232 *Ibidem*: "Wären es in der That Zellen, so ist es unverständlich, warum sie immer außerhalb der Organanlagen und niemals innerhalb derselben liegen. Gewiss nimmt Todaro an, dass diese Zellen eine Hauptrolle bei der Bildung der Keimblätter spielen, doch ist diese Ansicht, so wie überhaupt die Annahme der Keimblätter (morphologisch) bei den Salpen vollkommen irrhümlich. [...] Alles das spricht nicht für die Todarosche Ansicht, wonach die Blastomeren eine große Rolle bei der Bildung der Keimblätter und Organanlagen spielen sollen"; più esattamente Todaro aveva scritto "piccole cellule nucleate che restano riunite in masse sferiche sparse in

Di seguito l'analisi di Salensky investe la fase della morula nella sua generalità e della cavità di segmentazione, secondo quanto prospettato da Todaro, di cui riporta in sintesi i passaggi salienti: dopo la chiusura della 'cavità epiteliale dell'utero', si suppone che si formi una cavità blastodermica o blastocele nell'emisfero corrispondente alla morula; si afferma che questa cavità corrisponda alla cavità di segmentazione ('Furchungshöhle')²³³ e che "si trova tra la massa embrionale (massa germinativa centrale) e la membrana blastodermica"²³³. Secondo Salensky, qui Todaro starebbe descrivendo quella parete del follicolo che egli ha denominato 'tetto della placenta' ('Placentadach') e dunque non avrebbe nessuna relazione con il blastoderma, che egli nega essere presente, tanto più che, stando a Todaro, "questa [membrana] è formata da elementi delle morula, del follicolo e della decidua"²³⁴; dunque non c'è alcun blastoderma omologo con gli altri animali; ed inoltre, nota Salensky, il blastocele "non si trova al centro della massa dei blastomeri, come quello di altri animali, ma è situato all'esterno di esso"²³⁵; in aggiunta, la cavità di segmentazione, secondo quanto asserisce Todaro, "appare relativamente tarda rispetto alla cavità di scissione di altri animali"²³⁶ e, soprattutto, quando la segmentazione è completata, ragion per cui Salensky ritiene che la cavità di segmentazione di Todaro equivalga alla sua "cavità follicolare secondaria" ("secundäre Follicularhöhle")²³⁷.

Dopo di che Salensky analizza il modo in cui Todaro descrive la formazione del primo foglietto, ovvero l'ectoderma: secondo Todaro questo foglietto si forma dai blastomeri dello strato superiore dell'epiblasto, mentre per Salensky questo originerebbe

mezzo alle cellule lecitiche": Todaro, "Sui primi fenomeni dello sviluppo delle salpe", cit., p. 87.

233 *Ibidem*: "Sie liegt zwischen der Embryonalmasse (massa germinativa centrale) und der membrana blastodermica".

234 *Ibidem*: "dieselbe sich aus den Elementen der Morula, des Follikels und der Decidua bildet"

235 Ivi, p. 126: "Erstens tritt das Blastocoel der Salpen nicht wie das anderer Thiere in der Mitte des Blastomerenhaufens auf, sondern befindet sich außerhalb desselben".

236 *Ibidem*: "Zweitens tritt diese Höhle verhältnismäßig zu spät auf, als dass man sie mit der Furchungshöhle anderer Thiere vergleichen könnte".

237 *Ibidem*.

dagli elementi del ventre materno²³⁸; più esattamente, Salensky riconosce che l'ectoderma di cui parla Todaro è lo stesso strato, a cui lui fa riferimento, ma non accetta la successiva distinzione in due strati del medesimo, introdotta da Todaro, da cui germinebbe, dallo strato superiore la pelle esterna, da quello inferiore elementi di natura mesoblastica, per cui, a rigore, non sarebbe neanche parte dell'ectoderma²³⁹; ma qui Salensky incorre in una serie di errori macroscopici, poiché se è vero che Todaro fa originare l'ectoderma dall'epiblasto, è l'ipoblasto a cui si deve la successiva formazione dell'endoderma, e che fornirà elementi per la costituzione del mesoderma, previa formazione del mesoblasto:

L'ipoblasto è formato da due strati; l'interno, dopo una serie di modificazioni, formerà l'endoderma; l'esterno concorrerà alla formazione del mesoblasto e quindi del mesoderma. Le cellule, che stanno all'intorno del collo d'invaginazione, formano quell'organo transitorio che io ho chiamato disco dorsale. L'epiblasto più tardi formerà l'ectoderma o, per secrezione, il mantello esterno o di cellulosa. Le piccole cellule che stanno all'intorno del rudimento ganglionare fanno un ispessimento a forma di placca (placca dorsale), che si prolunga da un lato lungo l'asse. Questa placca, che lungo l'asse presenta un leggero solco, sparisce per l'involuzione dei suoi elementi, ed allora dalle cellule formative del rudimento ganglionare si forma per dilaminazione la vescicola cerebrale.²⁴⁰

238 Ivi, p. 127: "Ich kann nun zur Vertheidigung meiner Ansicht eine ziemlich genaue Reihe von Übergangsstadien vorführen welche die Entstehung des Ectodermkeimes aus den Elementen des Mutterleibes sehr deutlich zeigen"; si inferisce che Salensky con "Mutterleib" non intenda l'utero materno nel senso proprio che assume in Todaro, ma la cavità placentale, fermo restando che per Salensky non si può parlare nemmeno dell'amnios, la membrana cioè che delimita tale cavità.

239 Ivi, p. 127: "Von den beiden Schichten des Todaro'schen Epiblastes be-theiligt sich nur die obere an der Bildung der äußersten Haut, wesshalb ich nur diese letztere als Ectoderm bezeichne, indem die zweite, der ersteren unmittelbar anliegende Schicht Elemente mesoblastischer Natur producirt und desshalb keineswegs zum Ectodermkeim gezählt werden kann".

240 Todaro, "Sui primi fenomeni dello sviluppo delle salpe", cit., p. 89.

Che Salensky sia caduto in confusione lo si evince dal seguito, quando finalmente chiama in causa l'ipoblasto e gli assegna la funzione di generare l'endoderma e la 'cavità intestinale primitiva'; comunque sia, Salensky eccepisce, giacché a suo dire l'endoderma di cui parla Todaro non è tale, poiché è rappresentato "da uno strato di gonoblasti, che in stadi successivi penetrano nella cavità intestinale e hanno solo un significato nutritivo"²⁴¹. Una notazione finale concerne da un lato il disco neurale dorsale, che è bollato in definitiva come una chimera, avendolo scambiato con il tubo neurale; dall'altro, la sottostima del 'Pericardialanlage'; infine, l'identificazione dell'*amnios* e del *corion*, che a lui non risultano, ma su cui si riserva di tornare quando sarà disponibile la memoria a venire completa e definitiva²⁴².

Nel frattempo, Todaro ha continuato a farsi mandare materiale: il 25 marzo del 1882, scrivendo a Dohrn, scrive di attendere il nuovo invio allestitogli da Salvatore Lo Bianco²⁴³. L'anno successivo torna il *refrain*, con la specifica richiesta di mandare l'unico esemplare di *Salpa Tilesii*²⁴⁴. Nel 1883 Todaro pubblica la terza comunicazione preliminare, che è esclusivamente dedicata a ribattere su alcune critiche sollevate dal solo Salensky. Non è il caso di entrare nel dettaglio delle nuove acquisizioni²⁴⁵; bisognerà piuttosto focalizzare lo

241 Salensky, "Neue Untersuchungen", cit., p. 127: "Sie stellt nämlich eine Lage von Gonoblasten vor, welche in späteren Stadien in die primitive Darmhöhle hineindringen und nur eine nutritive Bedeutung haben"; più in sintonia è invece con la determinazione del mesoderma: *ivi*, p. 128: "In Betreff der Bildung des Mesoderms d. h. desjenigen Embryotheils, aus welchen die mesodermalen Gebilde (Muskeln, Bindegewebe etc.) entstehen, stimmen wir mit Todaro am meisten überein"

242 *Ibidem*.

243 ASZN, I.A.I.1882.T., cc. 1r-v: "Aspetto le Salpe. Mi lusingo che Salvatore me ne abbia fatta una buona raccolta".

244 "Sono contento di sapere che sono venute le Salpe, ma sarò ancora più contento quando riceverò quelli che Mayer e Salvatore mi avranno conservato. Sarebbe una gran fortuna se posso avere piccole catene ed embrioni della *S. Telesii* che appartiene ad una specie delle più grandi e che per la sua rarità non è stato studiato ancora da nessuno lo sviluppo": ASZN, I.A.I.1883 T., cc. 1r-v.

245 Francesco Todaro, "Sui primi fenomeni nello sviluppo delle salpe" [3a comunicazione preliminare], *Atti della R. Accademia dei Lincei. Transun-*

sguardo sulla traiettoria che appare nitida nel trascorrere dalla prima alla terza comunicazione preliminare, ovvero il prendere corpo a partire dalla seconda di una crescente attenzione per l'aspetto citologico e per i fenomeni cariocineticici, di cui si farà tesoro nella lunga memoria promessa, che escirà nel 1886; quanto alla possibilità di ricostruire le fasi di questo accostamento alla citologia e alla cariocinesi, sappiamo che all'altezza della lettura introduttiva al corso di embriologia Todaro si mostra già ampiamente informato degli sviluppi in corso²⁴⁶. In quella introduzione, in effetti, Todaro non esprime preferenze sulle diverse posizioni che erano *in fieri*²⁴⁷; nella memoria del 1886 prende però posizione su una questione sollevata da Walther Flemming, il quale nei suoi lavori sulla cariocinesi si era espresso contrario alla tesi di Fol e di Hertwig circa la generazione del pronucleo femminile e del nucleo figlio dalle vescicole, indicando quella della forma a 'gomitolo', che era tipica delle cellule tissutali; la proposta di Flemming era stata già messa in dubbio da Bellonci, in un saggio pubblicato nel 1884 nelle *Memorie* dell'Accademia dei Lincei, con una serie di meticolose ricerche condotte

ti, s. III, 7 (1883), pp. 294-297; anche in traduzione francese come *Sur les premiers phénomènes du développement des Salpes. Troisième communication préliminaire*, *Archives italiennes de biologie*, 3, 1883, pp. 361-365,

246 Cfr. Todaro, *Intorno al movimento degli studi embriologici*, cit., pp. 26-30; con riferimento, tra gli altri, ai seguenti studi: Eduard Strasburger, *Ueber Zellbildung und Zelltheilung* (Jena: Hermann Dabis, 1875); Otto Bütschli, "Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zelltheilung und die Conjugation der Infusorien", *Abhandlungen herausgegeben von der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft*, 10 (1876), pp. 213-452 + 15 tavv.; Oskar Hertwig, "Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies", *Morphologisches Jahrbuch. Eine Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte*, 1 (1876), pp. 347-434 + 4 tavv.; Emil Selenka, *Zoologische Studien. I Befruchtung des Eies von Toxopneustes variegatus. Ein Beitrag zur Lehre von der Befruchtung und Eifurchung* (Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1878); Ernst Calberla, "Der Befruchtungsvorgang beim Ei von Petromyzon Planeri", *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*, 30 (1878), pp. 437-486 + 3 tavv.

247 È quanto opportunamente nota Ariane Dröscher, *Die Zellbiologie in Italien im 19. Jahrhundert* (Halle: Deutsche Akademie der Naturforscher Leopoldina, 1996), p. 85.

sull'uovo di Axolotl²⁴⁸; anche per Todaro la tesi di Flemming non trova riscontro nelle salpe, potendo affermare che le

mie ricerche sulla cariocinesi delle ova della *S. maxima* e della *S. pinnata*, e che ho descritto più innanzi, dimostrano non solo la distinta formazione di vescicole cromatiche, ma altresì una distinzione in sei fusi direzionali secondari, acromatici, ad ognuno dei quali corrispondono due vescicole, una centrale e l'altra periferica. Le vescicole periferiche si fondono, come d'ordinario, fra loro, per costituire il nucleo della seconda cellula polare; le centrali restano libere e divengono pronuclei femminili. In questi, come anche nel pronucleo mascolino, sono contenute tutte le parti formali costitutive del nucleo: la sostanza acromatica e la sostanza cromatica.²⁴⁹

La questione della cariocinesi è parte integrante delle ricerche sulla maturazione e fecondazione dell'uovo, condotte su due specie, *Salpa maxima* e *Salpa pinnata*, nel corso delle quali le nuove acquisizioni si trasformano in una puntuale controreplica a Salensky; già nel paragrafo precedente, dedicato alla illustrazione della forma e della struttura dell'ovario e dell'utero, erano state espresse alcune rettifiche; a partire dalla scoperta, esposta nella seconda comunica-

248 Giuseppe Bellonci, "Intorno alla cariocinesi nella segmentazione dell'ovo di Axolotl", *Atti della R. Accademia dei Lincei. Memorie della Classe di scienze fisiche, matematiche e naturali*, s. II, 19 (1884), pp. 3-7 + 1 tav., p. 3; peraltro la lettura, presso l'Accademia dei Lincei, fu presentata dallo stesso Todaro e da Trinchese, accompagnata da questa notazione: "In questo importante lavoro l'autore dimostra che, nella semmentazione dell'uovo di Axolotl, la ricostituzione del nucleo figlio non è preceduta dalla fase di gomitolio; ma invece della sostanza cromatica si formano, ai poli del fuso nucleare presso a scindersi (e col probabile concorso di acromatina), delle vescichette piene di succo nucleare, le quali, confluendo, rigenerano il nucleo. Il risultato delle osservazioni del prof. Bellonci differisce non poco da quanto Flemming afferma di aver veduto nell'uovo degli echini, nel quale la fase di gomitolio precederebbe immediatamente la ricostituzione del nucleo figlio, come accade nella divisione delle cellule dei tessuti": *Atti della R. Accademia dei Lincei. Transunti*, s. III, 8, 1884, p. 94.

249 Francesco Todaro, "Studi ulteriori sullo sviluppo delle Salpe", *Atti della R. Accademia dei Lincei. Memorie della classe di scienze fisiche, matematiche e naturali*, s. IV, 1 (1885-86), pp. 641-680 + 3 tavv., p. 672.

zione preliminare, riguardante il fatto che il follicolo consta di due sacchi, uno proligero, contenente il materiale atto alla successiva nutrizione dell'ovo fecondato, e l'altro ovarico, che racchiude l'ovo, che "ha forma sferica e non possiede membrana di sorta, in nessun momento della sua esistenza"²⁵⁰; va rilevato *en passant* che questa determinazione della cellula ovo troverà pieno e autorevole consenso in Giovanni Paladino, il quale, professore ordinario istologia e fisiologia generale nell'Ateneo di Napoli, nell'affrontare la questione circa l'origine separata o congiunta dell'uovo e dell'epitelio nei mammiferi, muovendo dalla seconda tesi, riterrà che l'uovo sia divenuto una cellula complessa", senza aver perso "la sua individualità", non dovendo all'aggregazione e all'apposizione non solo una parte del vitello, ma neanche la sua parete", in accordo a quanto asserito da Todaro, con la sua distinzione del sacco proligero, contenente il vitello nutritivo, e con la esclusione di una membrana²⁵¹.

Quanto alla distinzione dell'ovidutto in un tratto solido ed uno canalicolato, Todaro giustamente ritiene del tutto infondata la critica di Salensky, il quale nel suo ultimo lavoro del 1883 continua ad addebitargli il vecchio parere, esposta nel 1875, circa l'omogenea solidità dell'ovidutto, quando Todaro si era già ricreduto nel 1880, nella prima comunicazione preliminare²⁵²; quanto all'annosa questione delle cellule lecitiche, egli riconferma nuovamente la sua posizione con una restituzione più raffinata:

Nelle ova che si vanno maturando [...], allorché cioè principiano a nutrirsi a spese delle cellule del sacco ovarico, i fili della rete protoplasmatica si ispessiscono, e questa perciò apparisce anche con

250 Ivi, p. 660.

251 Giovanni Paladino in *Ulteriori ricerche sulla distruzione e rinnovamento continuo del parenchima ovarico nei mammiferi. Nuove contribuzioni alla morfologia e fisiologia dell'uovo* (Napoli: Tipi del cav. Antonio Morano, 1887), p. 101; su Paladino e sul contesto darwiniano napoletano, oltre alla presenza di Dohrn, cfr. Silvia Caianiello, Christiane Groeben (a cura di), *Anton Dohrn e il darwinismo a Napoli. Antologia di scritti* (Napoli: Denaro libri, 2009).

252 Ivi, p. 659: "Ma ciò che più mi sorprende, si è che il Salensky [...] mi attribuisce ancora l'antica opinione, e crede di essere stato il primo a far la distinzione dell'ovidutto in tratto solido e in tratto canalicolato".

gli ordinari ingrandimenti (Hartnack, sistema 8, oculare 3), specie in prossimità della vescicola germinativa, che, divenuta eccentrica, si è spinta verso il polo posteriore dell'ovo. Il corpo dell'ovo sembra ora contenere nel paraplasma una fina granulazione pallida, che non so veramente se sia l'espressione di una reale granulazione di sostanza nutritiva o l'ingrandimento degl'interstizi del paraplasma, contenenti il succo nutritivo. Inoltre, qua e là, ma sovra tutto nella parte periferica, si formano numerosi vacuoli, che stanno in relazione coi fenomeni di nutrizione dell'ovo: coi quali fenomeni stanno in rapporto anche i numerosi prolungamenti che l'ovo emette alla superficie, e che si insinuano fra le cellule epiteliali del sacco ovarico. Ma tosto gl'interstizi del paraplasma vengono occupati, nella parte centrale del corpo, da grosse granulazioni vitelline oscure, che rappresentano il vitello nutritivo. Dalla posizione di questi granuli si può inferire che non provengono dall'esterno, ma son prodotti dall'attività del vitello formativo.²⁵³

Quanto all'ovario, Todaro sostiene infine una posizione differente sia rispetto a Salensky sia a Brooks²⁵⁴, avendo lui stesso, come correttamente confessa, nel frattempo mutato opinione: nel 1875 aveva infatti asserito, in accordo con Vogt, che fosse sospeso liberamente nella cavità respiratoria, per poi accodarsi all'opinione di Krohn, Leuckart ed Huxley, secondo i quali l'ovario si troverebbe allocato nella "spessezza del mesoderma"; questi tre inoltre ritenevano che l'ovario fosse circondato da una zona lacunare costituita dalla circolazione sanguigna periferica, che bagna interamente l'uovo; su questa idea si sono riconosciuti sia Brooks sia Salensky, salvo che il secondo si è, nel suo ultimo lavoro del 1883, corretto, affermando che in *Salpa maxima* l'ovario si trova in un seno sanguigno, mentre nella *Salpa pinnata* è circondato da due seni²⁵⁵; ma secondo Todaro, entrambe le opinioni non sono che "ingannevoli risultati dell'osser-

253 Ivi, pp. 660-661.

254 Cfr. William K. Books, "The origin of the eggs of *Salpa*", *Studies from the Biological Laboratory*, 2 (1883), pp. 301-313 + 1 tav.

255 Cfr. Salensky, "Neue Untersuchungen", cit., p. 100 per *Salpa pinnata*, in cui si parla di "zwei solche Bluthölen"; e p. 148 per *Salpa africana* (o *maxima*), in cui si dice che: "Das Ei liegt in einer Bluthöhle resp. in einer Erweiterung des Blutsinus, in der man immer mehrere feinkörnige Blutkörperchen unterscheiden kann".

vazione fatta soltanto per trasparenza”²⁵⁶. Todaro ricorda infatti di essersi anche lui ingannato nel 1880 compiendo la medesima osservazione in trasparenza, salvo poi ricredersi “quando guardai anche nelle sezioni trasverse: e mi son potuto convincere che l’ovario si trova nel mesoderma; non nella cavità del vaso sanguigno, ma fra la parete inferiore di esso e lo strato interno del corpo, o entoderma: e che anche nella *S. pinnata* uno solo è il seno o vaso sanguigno che accompagna l’ovario”²⁵⁷.

Ma il punto nodale resta la determinazione dell’utero, contro la quale Salensky si è ripetutamente e gagliardamente opposto; ovviamente, data la cardinalità del tema, Todaro ribatte punto su punto; Todaro conferma la natura uterina della struttura in esame e ritorce a Salensky il ricorso ad una terminologia ambigua o inesatta quando la denomina ‘eminenza epiteliale’, dal momento che “la detta eminenza non è solamente prodotta dal differenziamento dell’epitelio, bensì anche dall’incremento del congiuntivo e, sopra tutto, dall’aumentato calibro del seno o vaso sanguigno che la percorre da avanti in dietro, come si mostra chiaro nelle sezioni trasversali e longitudinali”²⁵⁸; ragion per cui Todaro ritiene di poter utilizzare, a buon diritto, il termine di utero o utero rudimentale, secondo quanto risulta confermato dalle sue ultime ricerche:

[l’utero] è infatti costituito dal tessuto congiuntivo rivestito, sulla superficie sporgente nella cavità cloacale, da uno strato di cellule epiteliali cilindriche molto alte, le quali, gradatamente abbassandosi nei lati, si continuano, con le cellule piatte dell’entoderma, da cui sono derivate. Il tessuto congiuntivo che forma il corpo dell’utero rudimentale, è percorso da dietro in avanti, dall’ovidutto e dal seno sanguigno surriferito. L’ovidutto [...], nella parte che decorre nell’utero, fra il seno sanguigno e il rivestimento entodermico, è percorso dal canale genitale [...], che viene a sboccare nella cavità respiratoria, mercè un poro rotondo [...] che si apre nella parte anteriore della superficie libera dell’utero rudimentale, ove le cellule epiteliali che tappezzano il detto canale si continuano con quelle che rivestono quest’organo.²⁵⁹

256 Todaro, “Studi ulteriori sullo sviluppo delle *Salpe*”, cit. p. 663.

257 *Ibidem*.

258 *Ibidem*.

259 Ivi, p. 664.

Todaro usa l'aggettivo 'rudimentale', poiché l'utero si perfeziona mano a mano che il proembrione si sviluppa, tranne il caso anomalo di *Salpa bicaudata*, in cui "quest'organo si trova completamente sviluppato, persino prima della maturazione dell'ovo"²⁶⁰; di questa eccezione Todaro compie un'analisi minuziosa; qui però non importa seguirlo nei meandri della descrizione, quanto piuttosto cogliere un passaggio in cui Todaro torna sulla sua tesi di fondo, notando cioè che "[n]elle sezioni trasverse [...] si vede, anche qui con la massima chiarezza, che l'ovario (ovidutto, follicolo ed appendice) come l'utero, non sta in un seno sanguigno, ma è circondato dai vasi, che mostran tutti una parete propria, cosparsa di cellule fusiformi, tanto da somigliare all'intima dei vasi sanguigni dei Vertebrati"²⁶¹.

Dopo di che si torna alla sezione da cui si era partiti, dove Todaro dà prova della sua dimestichezza con le frontiere della cariocinesi, a partire dalla descrizione delle prime fasi di maturazione e fecondazione dell'uovo, seguite sia in *Salpa maxima* che in *Salpa pinnata*²⁶²; ma fermiamo l'attenzione solo sulla prima, a partire dal momento in cui si produce l'iniziale figura della scissione nucleare, ovvero la figura acromatica; qui il fuso risulta composto da fili pallidi che si raccolgono ai due astri polari, da cui originano la cellula polare, derivante dal vitello, ed il nucleo vero e proprio contenente la 'cromatina'; a questo punto Todaro nota il determinarsi di una macchia circolare, in cui si formano sei fusi acromatici e dodici vescicole

260 Ivi, p. 663; poco dopo Todaro nota che in questa specie l'ovidutto eccezionalmente risulta più corto e canalicolato (ivi, p. 665); questa osservazione è stata rettificata solo ultimamente da Linda Z. Holland, Richard L. Miller, "Mechanism of Internal Fertilization in *Pegea socia* (Tunicata Thaliacea), a Salp With a Solid Oviduct", *Journal of Morphology*, 219 (1994), pp. 257-267, ritenendo che Todaro "mistook the line of dense intercellular junctions running down the center of the oviduct for a lumen" (p. 261).

261 Ivi, p. 665.

262 La descrizione offerta da Todaro risulterà molto accurata per Alexis Krotneff, "Tunicatenstudien", *Mittheilungen aus der Zoologische Station zu Neapel*, 11, 1895, pp. 325-367 + 3 tavv.; p. 348: "Die Veränderungen, die am unbefruchteten Ei vorkommen, sind sehr genau von Todaro beschrieben worden".

cromatiche “che stanno ai poli di detti fusi”²⁶³. La questione da affrontare concerne il rapporto in cui stanno i fili dei sei fusi della vescicola germinativa con il resto del corpo dell'uovo; Todaro propende per la tesi di Strasburger, secondo la quale la membrana nucleare appartenga al protoplasma²⁶⁴. Quello che a Todaro non è riuscito a verificare è se i fili del fuso appartengano al citoplasma, secondo quanto proposto da Strasburger, o alla acromatina nucleare, stando a Walther Flemming²⁶⁵, per cui si limita ad osservare “che questi fili convergono nelle masse polari, le quali costituiscono i centri delle due irradiazioni plasmatiche del corpo dell'ovo”²⁶⁶.

Tornando alla vescicola germinativa: in questa si formano sei pronuclei femminili e due cellule polari; di quest'ultime solo una, dopo la penetrazione dell'unico zoosperma, si trasforma in pronucleo maschile e si porta al di sopra del cumulo dei sei nuclei femminili per poi coniugarsi con essi. Da quanto osservato, i sei pronuclei femminili non si fondono mai prima fra di loro, ma tutti in successione

263 Todaro, “Studi ulteriori sullo sviluppo delle Salpe”, cit., p. 666; quanto alle vescicole le vescicole cromatiche, si è inteso che qui Todaro stia per la prima volta descrivendo i cromosomi: cfr. Antonio Minganti, “I cromosomi nei Tunicati”, *Italian Journal of Zoology*, 23 (1956), pp. 299-315, p. 306.

264 Eduard Strasburger, “Ueber den Theilungsvorgang der Zellkerne und das Verhältniss der Kerntheilung zur Zelltheilung”, *Archiv für mikroskopische Anatomie*, 21 (1882), pp. 476-590 + 3 tavv., p. 533: “Kernwandung ist für mich vielmehr die vom umgebenden Cytoplasma gebildete Agrenzung”.

265 Ivi, p. 485; cfr. la difesa che Flemming compie dell'uso, da lui introdotto, del termine “Achromatin”, in ragione della considerazione un po' paradossale per cui la materia acromatica risulterebbe visibile ad opera del fuso in figura cromatica: Walther Flemming, *Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung* (Leipzig: Verlag von F.C.W. Vogel, 1882), p. 375: “Das Wort Achromatin habe ich wenig gebraucht, und nicht in dem Sinn, dass damit eine bestimmte Substanz bezeichnet wurde. Die Kritik Strasburger's [...] ist darin vollkommen richtig, dass dieser Ausdruck zu Verwechselungen Anlass geben kann, weil er sowohl auf nicht-färbbare geformte Theile, als auf den Kernsaft passt. [...] Da ich nun aber die Spindelfigur bei der Kerntheilung im Kern sich anlegen sehe, und entweder ganz oder doch mit aus seinen Structuren ableiten kann [...], so kann ich diese Spindel auch den achromatischen Theil der Kernfigur nennen”.

266 Todaro, “Studi ulteriori sullo sviluppo delle Salpe”, cit., p. 674.

con il pronucleo maschile. Dal momento che la sostanza cromatica e quella acromatica risulta contenuta nei nuclei, la coniugazione parla a favore di una fusione totale e non della sola sostanza cromatica, secondo l'opinione di Flemming. Dunque, la coniugazione nelle salpe conferma quanto opinato da Oskar Hertwig, secondo il quale le "sostanze costitutive, cromatica ed acromatica, si fondono e formino un nucleo morfologicamente unico, il primo nucleo di segmentazione"²⁶⁷, a differenza di quanto asserito da Van Beneden²⁶⁸. Conclusivamente Todaro può affermare quanto segue:

Nelle Salpe, finalmente, il punto di partenza del primo solco di segmentazione è nel polo anteriore, la dove è penetrato il nemasperma; e non nel polo posteriore, là donde si staccano le cellule polari. In questi animali la direzione della segmentazione dipende [...] dalla posizione del punto d'entrata nel nemasperma, e non dalla posizione del punto di espulsione dei corpuscoli polari [...]. Ma è da notare che nelle Salpe i due punti nominati sono diametralmente opposti; quindi il primo solco di segmentazione, il quale divide l'ovo in due parti uguali, passa per entrambi.²⁶⁹

Todaro aveva in cantiere una seconda parte, nella quale descrivere partitamente "i mutamenti che, durante la segmentazione dell'ovo e

267 Ivi, p. 675

268 Hertwig, "Beiträge zur Kenntniss der Bildung" cit, p. 383: "So ergibt sich die wichtige Thatsache: dass der unmittelbar vor der Furchung in der Eizelle vorhandene einfache Kern, um welchen die Dotterkörnchen in Radien angeordnet sind, aus der Copulation zweier Kerne hervorgegangen ist"; Édouard Van Beneden, *Recherches su la maturation de l'œuf, la fécondation et la division cellulaire* (Gand [et alibi]: Librairie Clemm, 1883), pp. 308-309: "Chez le lapin l'on peut voir ces éléments se rapprocher graduellement et puis s'accoler intimement l'un à l'autre. Le pronucleus femelle se moule sur le pronucleus mâle; tandis que ce dernier conserve sa forme sphéroïdale, le premier se creuse de façon à affecter à la coupe l'apparence d'un croissant. Mais quoique j'aie observé un nombre considérable d'œufs de mammifères pourvus de deux pronucleus, jamais je n'ai vu les deux éléments nucléaires se confondre. [...] Cette fusion des deux pronucleus en un noyau embryonnaire unique et indivis se produit-elle chez l'Ascaride du cheval? Je crois devoir répondre négativement à cette question".

269 Todaro, "Studi ulteriori sullo sviluppo delle Salpe", cit., pp. 673-675.

la successiva formazione del proembrione, accadono nel follicolo, e quindi la totale scomparsa di questo"²⁷⁰. Ma questa seconda parte non verrà mai alla luce. Non è dato capire il perché: certo è che Todaro per venire a capo della memoria si è sicuramente avvantaggiato della seconda lunga permanenza nella Stazione, ovvero fra il 13 marzo fino al 4 aprile; a ridosso della pubblicazione della memoria, letta presso l'Accademia lincea il 10 e il 12 giugno del 1885; la corrispondenza con Dohrn consente di seguire alcune direttrici della ricerca in corso, almeno fino al settembre dell'anno successivo, quando si apprende quanto segue:

In tutto questo tempo di vacanze ho avuto agio di fare molti disegni di Salpe, e mi trovo di avere portato a complemento e già si trovano anche incise altre sette tavole che concernono tutto lo sviluppo della prole solitaria della *S. pinnata*. Ho poi in pronto i disegni per lo sviluppo della stessa prole della *S. maxima*, e in gran parte della *S. bicaudata*. Ho inoltre designato molte figure della prole solitaria della *S. Tilesii*. Al punto in cui sono arrivato nei risultati delle mie ricerche, mi sarebbe interessante moltissimo o studio completo o almeno più approfondito di questa specie, e perciò mi raccomando caldamente teco affinché qualunque individuo o catena capiterà della *Salpa Tilesii* di conservarlo per me, anzi spedirmelo tosto. Ho ti ripeto vivissimo interesse di studiare lo sviluppo di questa specie, come anche della *S. zonaria*.²⁷¹

Successivamente, la corrispondenza con Dohrn non dà più ragguagli circa l'invio di materiale; il che ovviamente non implica nulla; ma una cosa è certa: dopo questa memoria Todaro cambia strategia, o meglio predilige una via, che in realtà era stata sperimentata già nel 1884.

Di questa nuova prospettiva riferirò nel capitolo successivo; qui converrà congedarsi dando giustificazione dell'indugio con cui si è seguito dappresso il confronto critico fra Salensky e Todaro; un confronto che è apparso istruttivo ed esemplificativo di un andamento consueto delle dispute; senza entrare nel merito delle discordanze rilevate, conta qui riferire dei due principali motivi da cui a parere di Salensky discenderebbero le discrepanze e l'originalità della visione

270 Ivi, p. 673.

271 ASZN, 1.A.I.1886.T., cc. 2r-v.

(“originelle Ansicht”) di Todaro; motivi riconducibili a due forme di ‘parzialità’: la prima concerne il livello dei ‘fatti’ acclarati; l’altra, qui più significativa, relativa all’approccio di Todaro colpevole, a parere di Salensky, di aver sussunto e piegato pressoché sistematicamente i dati ad una concezione teoretica preconcepita²⁷², ovvero quella secondo la quale le salpe sarebbero promosse, senza residuo, a vera espressione del piano di organizzazione dei vertebrati²⁷³; certo l’accusa di essere soggiacente ad una metafisica influente per noi riesce banale, nella consapevolezza che non esista alcuna osservazione neutra; peraltro, stando a quanto ci racconta Todaro, e non c’è motivo di non credergli, egli ha inaugurato questa indagine senza aver in mente una teoria preconfezionata: “senza essere preoccupato da nessuna teoria, io ho ricercato indefessamente, fin dal mio soggiorno in Messina nell’autunno del 1873, i fatti che si riferiscono all’anatomia ed allo sviluppo individuale delle Salpe, che ora espongo in questa memoria, senza tralasciare di rilevare inoltre quanto alla legge fondamentale della generazione alternante, e allo sviluppo filogenetico dei tipi o specie si riferisce”²⁷⁴; ciò non toglie che nel corso delle sue ricerche abbia effettivamente intravisto, dai dati via via accumulati, la possibilità di definire quella tesi, alla quale è nel tempo restato fedele; ed in questa fedeltà ad oltranza si potrebbe invocare il ruolo di quella metafisica, ora nella difesa del già acquisito, ora nell’interpretazione di quanto egli verrà determinando nelle ricerche a venire; ma un rilievo simile potrebbe essere rivolto contro lo stesso Salensky, al quale, nel trincerarsi dietro una analisi asettica, *iuxta propria principia*, e nel sottolineare ripetutamente la irriducibilità delle salpe

272 Salensky, “Ueber die Knospung der Salpen”, cit., p. 588: “Es scheint mir, dass jene höchst originelle Ansicht von Todaro hauptsächlich dadurch sich bildete, dass 1) dieser Forscher sehr viele Zwischenstadien durchaus nicht beobachtet hat und dass er 2) seine Studien mit eigentümlichen vor-gefassten theoretischen Ansichten begonnen hatte”.

273 *Ibidem*: “Todaro bemüht sich zu beweisen, dass die Entwicklung der Salpen nach dem Typus der Wirbelthierentwicklung vor sich gehe, und, wie in manchen von diesen letzteren, die Keimblätter in Form von ein oder mehrschichtigen Zellenlagen auftreten, so sollten sie auch bei den Salpen diese Form besitzen”.

274 Todaro, “Sopra lo sviluppo e l’anatomia delle Salpe”, cit., pp. 720-721.

rispetto agli altri raggruppamenti²⁷⁵, si potrebbe imputare l'essere stato ugualmente soggiacente ad una sorta di metafisica 'negativa'; peraltro Salensky non poté evitare l'appuntamento con le considerazioni filogenetiche: nel 1895, quando alle due tesi, quella ascidiana e quella 'annelidiana', si erano accostate almeno altre proposte, fra cui quella enteropneusta di William Bateson e quella nemertinea di Ambrosius Arnold Willem Hubrecht²⁷⁶; e nel soppesarle tutte, Salensky, infine, si sbilanciava e si pronunciava a favore dell'idea che il 'prochordato' fosse un animale simile ad un verme ("ein wurmförmiges Thier"), segmentato e metamerizzato²⁷⁷.

275 Salensky, "Neue Untersuchungen", cit., p. 396, a cui lo stesso Brooks obietta che "I have shown that this view is untenable, and that the embryology of salpa is not totally and fundamentally irreconcilable with the principles of general embryology, although it is quite true that the nature and origin of the secondary changes are most perplexing subjects": *The Genus Salpa* (Baltimore: The John Hopkins Press, 1893), p. 54.

276 William Bateson, "The Ancestry of the Chordata", *Quarterly Journal of Microscopical Science*, 26 (1886), pp. 535-571; Ambrosius A.W. Hubrecht, "The Relations of the Nemertea to the Vertebrata", *ivi*, 27 (1887), pp. 605-644 + 1 tav.

277 Vladimir V. Salensky, "Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Synascidien", *Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel*, 11, 1895, pp. 367-630 + 8 tavv., pp. 617-618.

3. A CACCIA DI OMOLOGIE

L'attenzione ai fenomeni cariocinetici, che si affacciata con decisione nel 1882, per poi installarsi, durevolmente, trova un suo punto di ricaduta oltre il dominio della maturazione e segmentazione dell'uovo delle salpe, coinvolgendo la ricerca dei medesimi processi anche a carico dei vertebrati; è così dunque che nel 1889 Todaro compie due incursioni sui mammiferi, seguite a ruota, a distanza di un quadriennio, da un manipolo di indagini relative ai rettili; quanto ai primi l'esordio coincide con una nota pubblicata sui *Rendiconti* lincei, intitolata *Sulla gemelliparità e mostruosità doppia nei mammiferi*; dall'esordio di questa comunicazione si apprende che quanto in procinto di leggere è frutto di un approfondimento di una sezione di una 'lettura' dedicata allo sviluppo dei mammiferi, programmata come appendice alla traduzione italiana del manuale di anatomia umana di Carl Gegenbaur¹: tale edizione non verrà mai pubblicata e perciò Todaro ne procurerà una tiratura a parte, edita per Francesco Vallardi con il titolo *Le prime fasi dello sviluppo dei mammiferi*; dal frontespizio si ricava che fu lettura nel senso tecnico, ovvero sia frutto di una lezione recitata nel Reale Istituto anatomico di Roma in data 15 aprile; ancor una volta, come era successo venti anni prima con il discorso sui plessi nervosi, Todaro piega il genere delle prolusioni ad un vero e proprio saggio scientifico.

Prima di entrare nel merito della trattazione sarà necessario inquadrare la questione della natura e della maturazione dell'uovo; e per far questo ci si potrà affidare alla messa a punto che Todaro ha compiuto nella già citata prolusione al corso di embriologia comparata: gli elementi

1 Carl Gegenbaur, *Lehrbuch der Anatomie des Menschen. Dritte verbesserte Auflage* (Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1888).

fondamentali sono la vescicola germinativa, la macula, che ne discende, la membrana vitellina e il vitello dell'uovo, in base al quale si sono distinte le uova in oloblastiche e meroblastiche, le ultime delle quali sono caratterizzate da una scarsa quantità di vitello; ma, come nota Todaro, si è poi assodato che “la membrana vitellina manca nelle uova di molti animali, essendo una parte accessoria come tutte le altre membrane avvolgenti: al contrario la vescicola germinativa fu ritrovata nelle uova di tutti gli animali”²; si è poi notato che alla membrana vitellina, secondo le ricerche di Fol e di Selenka, si associa una seconda membrana, la quale ha l'ufficio di bloccare, dopo la penetrazione del primo zoosperma, l'accesso ai successivi; del vitello si ha, grazie ancora a Selenka, una descrizione, secondo la quale sarebbe costituito da tre strati, mentre, secondo quella di Édouard Van Beneden, esso sarebbe formato di soli due strati, comprovata poi da Salvatore Trinchese;³ inoltre si è compreso che nelle uova mature la composizione del vitello si arricchisce del cosiddetto protoplasma secondario o deutoplasma, avente funzione nutritiva; quanto alla vescicola germinativa, essa è in principio sferica e

possiede uno strato limitante plastico, che è stato descritto generalmente come membrana, ed un contenuto chiaro e trasparente, il quale è traversato da un reticolo di fili protoplasmatici, che vanno da una parte all'altra della membrana, e tengono sospesa la macula; la quale generalmente è unica, ma qualche volta si possono trovare anche delle macule

2 Francesco Todaro, *Intorno al movimento degli studi embriologici*, cit., p. 20.

3 Ivi, pp. 20-22; con riferimento a Hermann Fol, “Recherches sur la fécondation et le commencement de l'hénogénie chez divers animaux”, *Mémoires de la Société de Physique et d'Histoire naturelle de Genève*, 26 (1879), pp. 89-250 + 6 tavv.; Id., *Recherches sur la fécondation et le commencement de l'hénogénie chez divers animaux* (Genève-Bale-Lyon: Henri Georg, Librairie-Éditeur, 1879); Emil Selenka, *Zoologische Studien. I Befruchtung des Eies von Toxopneustes variegatus. Ein Beitrag zur Lehre von der Befruchtung und Eifurchung* (Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1878); Édouard Van Beneden, “Contributions à l'histoire de la vésicule germinative et du premier noyau embryonnaire”, *Bulletins de l'Académie Royale des Sciences, des Lettres et des Beaux-Arts de Belgique*, 41 (1876), pp. 38-85; Salvatore Trinchese, “I primi momenti dell'evoluzione nei Molluschi”, *Atti della R. Accademia dei Lincei. Memorie della classe di scienze fisiche, matematiche e naturali*, s. III, 7 (1880), pp. 3-54 + 8 tavv.

secondarie. La macula è omogenea, molto rifrangente, e contiene qualche volta uno o più vacui.⁴

Di questa vescicola si è a lungo creduto che non prendesse parte alla segmentazione dell'uovo, sortendo fuori, dopo l'apparizione dei corpi polari o direttori; ma nelle più recenti investigazioni dai già citati Fol, Van Beneden, Selenka, Trinchese, e poi da Oskar Hertwig,⁵ per citarne alcuni, si è rimessa in questione la partecipazione della vescicola; così come è stata messa in discussione, dapprima creduta come un assioma, l'incidenza degli stessi corpi polari nella segmentazione, poiché si è constatato che non è vero che la loro espulsione consegue la fecondazione, ma talvolta, occorre prima della medesima⁶.

Tornando alla lettura, Todaro esordisce affrontando la questione della struttura dell'ovulo, notando le disparità di vedute, per lo più legate alla interpretazione del vitello nutritivo. Nella prolusione del 1880, si faceva riferimento alle ricerche del solo Van Beneden; qui si aggiorna sulle successive indagini svolte assieme a Charle Julin, sugli ovuli dei pipistrelli, da cui è emerso che il vitello nutritivo è composto di “globetti rifrangenti”, occupanti “la zona intermedia dell'ovo, fra la zona protoplasmatica corticale o esterna, mostrante le tracce di una striatura, e la massa protoplasmatica centrale, chiara ed omogenea”⁷.

4 Ivi, p. 23.

5 Ivi, pp. 23-24; cfr. Hertwig, “Beiträge zur Kenntniss der Bildung“, cit

6 Ivi, pp. 23-30.

7 Francesco Todaro, *Le prime fasi dello sviluppo dei mammiferi. Lettura fatta nel R. Istituto anatomico di Roma* (Milano [et alibi]: Francesco Valardi, s.n.a. [ma 1890]), p. 2; cfr. Édouard Van Beneden, Charles Julin, “Observations sue la maturation, la fécondation et la segmentation de l'œuf chez les Cheiroptères”, *Archives de biologie*, 1 (1880), pp. 551-571 + 2 tavv.; Id., “Recherches sur la structure de l'ovaire, l'ovulation, la fécondation et les premières phases du développement chez les Cheiroptères (communication préliminaire)”, *Bulletins de l'Académie Royale des Sciences, des Lettres et des Beaux-Arts de Belgique*, 49 (1880), pp. 628-655, p. 647; su Van Beneden e sul contesto belga cfr. Rafael De Bont, “Evolutionary morphology in Belgium: the fortune of the “Van Beneden School””, *Journal of the History of Biology*, 41 (2008), pp. 81-118; Gabriel Hamoir, *La découverte de la méiose et du centrosome par Édouard Van Beneden* (Bruxelles: Académie royale de Belgique, 1994); Id., *La*

Quanto all'ovulo umano, Todaro è in grado di avanzare una novità rispetto alla autorevole descrizione offerta solo l'anno prima da Wilhelm Nagel⁸, ovvero la presenza di uno straterello jalino composto di vitelli formativi, interponentesi fra lo spazio previtellino e lo spazio protoplasmatico, a grana fine. Nell'uomo, come in tutti i mammiferi, la vescicola germinativa sta posta al di fuori del protoplasma secondario, detto deutoplasma, e quando è in procinto di venire a maturazione, la vescicola, unitamente allo straterello jalino, si trasla in una zona eccentrica, periferica, e nel liquido perivitellino si forma una lente, che Van Beneden ha chiamato, 'lente cicatricolare'⁹.

Tralasciando ora la questione della gemellarità, che si affronterà quando si ricostruirà la tesi sviluppata nella anzidetta nota, si analizza ora la questione della penetrazione dello spermatozoo, ovvero quando nell'ovulo si presentano i due pronuclei, quello femminile e maschile, che si generano solitamente ai poli opposti; e si ingrandiscono, a seconda delle "classe egli animali; il che sembra in rapporto col tempo che impiegano per riunirsi"¹⁰. Facendo tesoro delle ricerche del 1886 sulle salpe Todaro indica la possibilità che i pronuclei femminili possano raggiungere la dimensione delle vescicole germinative, tutte caratterizzate dalla presenza di un "reticolo nucleare, nei fili del quale si trovano sparse grosse granulazioni di sostanza cromofila"¹¹, fermo restando che,

révolution évolutionniste en Belgique: du fixiste Pierre-Joseph Van Beneden à son fils darwiniste Edouard (Liège: Editions de l'Université de Liège, 2002).

- 8 Wilhelm Nagel, "Das menschliche Ei", *Archiv für mikroskopische Anatomie*, 31 (1888), pp. 342-423 + 2 tavv.; danese, nato ad Højer nel 1856, ha esordito nel 1878, con *Die Entwicklung der Extremitäten der Säugthiere...* (Marburg: Universitäts-Buchdruckerei (R. Friedrich), 1878); dopo aver conseguito l'abilitazione in ginecologia ed ostetricia a Berlino, lì nel 1896 diventa professore; muore a Dresda nel 1937.
- 9 Édouard Van Beneden, "La maturation de l'œuf, la fécondation, et le premières phases du développement embryonnaire des mammifères d'après des recherches faites chez le lapin", *Bulletins de l'Académie Royale des Sciences, des Lettres et des Beaux-Arts de Belgique*, 40 (1875), pp. 686-736, pp. 690-691.
- 10 Todaro, *Le prime fasi*, cit., p. 8.
- 11 Ivi, p. 9.

come ha già osservato, in queste resta assente la macula germinativa; un reticolo simile, ricco di sostanza cromatina, è presente anche nell'unico nucleo maschile, benché non si riscontra mai il nucleolo; avvenuta la coniugazione si forma il primo 'fuso di segmentazione' composto di fili 'acromatici' e che dà luogo alle classiche figure 'cromatiche'. Todaro avverte che non si è ancora compreso questo fenomeno nel suo processo intimo, ma rimanda a ciò che risulterebbe assodato, ovvero che dopo la coniugazione e la formazione della figura cromatica l'ovulo ha una forma sferica, la quale si divide, dando origine a sfere più piccole, le quali "hanno lo stesso valore dell'ovo fecondato e, contenendo ciascuna un nucleo derivato dal primo fuso di segmentazione, rappresentano altrettante cellule non ancora differenziate"¹², ovvero i cosiddetti blastomeri; questi danno luogo, nel trasferimento dell'ovulo nell'utero, alla vescicola blastodermica (o blastocele), al cui interno vi è la macula germinativa, da cui si genera l'embrione; di questa macula von Baer aveva notato la sua suddivisione in due foglietti germinativi primari, e, ricompresa nella membrana blastodermica, la presenza di un'area composta di sfere vitelline¹³; secondo l'interpretazione che ne diede Bischoff, queste sfere sarebbero destinate a disfacimento per nutrire l'embrione, mentre in corrispondenza della zona addossata alla membrana blastodermica si formerebbe un inspessimento, da cui si originerebbe la *macula* embrionale, dalla quale si sdoppierebbero i due foglietti primitivi, costituente quello esterno la vescicola blastodermica¹⁴; questa tesi, nota Todaro, venne accolta da Robert Remak ma impugnata da Karl

12 *Ibidem*.

13 È appena il caso di ricordare la crucialità delle ricerche di Karl Ernst von Baer sull'uovo dei mammiferi, per cui cfr. George Sarton, "The Discovery of the Mammalian Egg and the Foundation of Modern Embryology", *Isis*, 16 (1931), pp. 315-377, con la riproduzione anastatica del trattato di Baer.

14 Theodor L. W. Bischoff, *Entwicklungsgeschichte des Kanichen-Eies* (Braunschweig: Druck und Verlag von Friedrich Vieweg und Sohn, 1842), p. 142; poi ripetuta nei successivi *Entwicklungsgeschichte des Hundeeies* (s.l., s.t., 1845); *Entwicklungsgeschichte des Meerschweinchens* (s.l., s.t., 1852); *Entwicklungsgeschichte des Rehes* (Giessen: J. Ricker'sche Buchhandlung, 1854); *Historisch-kritische Bemerkungen zu den neuesten Mittheilungen über die erste Entwicklung der Säugethiere* (München: Literarisch-artistische Anstalt (Th. Rieder), 1877).

Bogislaus Reichert, secondo il quale la porzione di vitellino darebbe luogo all'embrione, senza il concorso della membrana blastodermica, da lui perciò ribattezzata 'avvolgente'¹⁵.

Chiusa la fase della 'maturazione' Todaro passa a discutere il processo di segmentazione: parte a buon diritto dalla tesi di Haeckel, il quale, muovendo dalle ricerche di Theodor Bishoff, ritiene che la segmentazione nei mammiferi, come in tutti i metazoari, a partire dal cumulo di cellule indifferenti, passi dapprima per la fase morula e poi in quella blastula, con la comparsa di un vero e proprio blastocele¹⁶; questa tesi è stata però impugnata da Van Beneden il quale sulle indagini compiute sulle uova di conigli, nega l'esistenza delle due fasi e la rimpiazza con una sola che egli chiama 'metagastrula', composta da una massa cellulare interna, ovvero l'entoderma, e da uno strato cellulare esterno, l'ectoderma¹⁷; nega di conseguenza la formazione di una vera e propria cavità di segmentazione o di una cavità intestinale primitiva, limitandosi ad affermare l'occorrenza di una sorta di cavità 'blastodermica', in cui avverrebbe lo svolgimento della gastrula, che ha funzioni analoghe alle due succitate cavità. Inoltre, afferma che la segmentazione è ineguale (come negli anfibi), per cui fin dalle prime divisioni si distinguono una sfera ectodermica, più grande e finemente granulosa, ed una endodermica (animale e vegetale nella terminologia di Bischoff). La suddivisione procede ad un ritmo solitamente aritmetico, con pause a seconda della specie ed è stata, avvisa Todaro, largamente verificata da Alessandro Tafani, per cui potrebbe essere tipica dei mammiferi 'discoplacentali'¹⁸.

15 Karl B. Reichert, *Das Entwicklungsleben im Wirbelthier-Reich* (Berlin: Verlag von August Hirschwald, 1840); questa tesi, come aveva avvertito Todaro, fu abbandonata ben presto: cfr. *Intorno al movimento degli studi embriologici*, cit., pp. 47-48.

16 Ernst Haeckel, *Anthropologie oder Entwickelungsgeschichte des Menschen* (Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1874), pp. 93-166.

17 Édouard Van Beneden, "Recherches sur l'embryologie des mammifères: la formation des feuillettes chez le lapin", *Archives de Biologie*, 1 (1880), pp. 137-224 + 3 tavv.; la sezione *Stade I. Metagastrula*, pp. 153-159.

18 Ivi, p. 11; cfr. Van Beneden, Julin, "Observations sur la maturation", cit., p. 567; Alessandro Tafani, "I primi momenti dello sviluppo dei mammiferi. Studi di morfologia normale e patologica eseguiti sulle uova dei topi", *Archivio di anatomia normale e patologica*, 5 (1889),

Dunque, stando alle ricerche di Van Beneden, la ‘metagastrula’ (detta anche gastrula epibolica) si presenta in questa forma: una massa centrale formata di cellule poliedriche, molto oscure, e da uno straterello esterno, caratterizzato da cellule cubiche, irregolari, meno granulose e più chiare, a loro volta avvolte da uno strato pellucido e uno albuminoso; questo strato esterno (ectoderma) ha un’interruzione nel cerchio, che Van Beneden chiama blastoporo; quando la metagastrula arriva all’utero, il blastoporo sparisce e dunque l’ectoderma torna ad essere continuo e di qui comincia a formarsi la cosiddetta ‘cavità blasodermica’ (o blastocele), che procede alla separazione della massa centrale endodermica da quella ectodermica, formandosi la membrana blastodermica; questa nel tempo si accresce, mentre la massa centrale si schiaccia e origina una lamina concava in corrispondenza del transitorio blastoporo, e in suo luogo si comincia formare la macula germinale; secondo Van Beneden, contrariamente a quanto descritto da Bischoff, nessuno degli elementi della massa centrale, migrando, vanno a costituire la membrana blastodermica; ma su questo punto è stato criticato da Walter Heape, il quale ritiene che la massa invece diminuisca per migrazione di cellule verso la membrana blastodermica¹⁹. Nel momento in cui la massa centrale si distende e assume la forma di una lamina, si determina, assieme alla parte sovrastante

pp. 1-59, p. 31: “Ho veduto quindi che l’uovo ha tutti i nuclei quiescenti ad un tempo quando si sono generate due, quattro, sei, otto dieci, dodici, quattordici, sedici cellule, e perciò ho concludo che dopo la prima divisione i segmenti aumentano non con progressione geometrica, come solitamente si afferma accadere nelle uova degli altri animali, ma con progressione aritmetica”.

- 19 Walter Heape, “The Development of the Mole (Talpa Europea). The Formation of the Germinal Layers and the Early Development of the Medullary Groove and Notochord”, *Quarterly Journal of Microscopical Science*, 23 (1883), pp. 412-452 + 4 tavv., p. 428: “With regard to my own work I hold that the blastodermic vesicle increases in size, not merely on account of the increase in number and the flattening of the outer layer cells, as Beneden believes, but by the migration of inner cells to mass to the exterior. This view is supported by the fact that the inner decreases in size during the early development of the mass vesicle”.

la vescicola ectodermica, una macchia circolare che Van Beneden ha denominato 'gastrodisque' della metagastrula²⁰.

Con l'apparizione del gastrodisco Todaro affronta la complicata questione della formazione dei foglietti germinativi; non importa qui seguire nel dettaglio tutte le varie interpretazioni proposte, da Bischoff a Van Beneden, da Francis Maitland Balfour a August Antonius Rauber, da Edward Albert Schäfer a Nathaniel Lieberkühn²¹, ma basterà qui dar conto della sintesi finale che ne dà Todaro stesso, per cui si può affermare:

1) Non esistere alcuno stadio in cui la vescicola blastodermica sia monodermica in tutta la sua estensione, come avevano affermato il Bischoff ed il Remak, poiché nell'area germinativa, prima della formazione dei foglietti, rimane sempre, almeno in massima parte, la massa interna, la quale si distende in uno strato, che dà origine ai due foglietti germinativi primari;

2) Non esistere nemmeno alcuno stadio in cui, prima della comparsa della nota primitiva, si trovino, nell'area germinativa, formati i tre foglietti: vale a dire, manca ancora il foglietto medio, che si sviluppa più tardi, e non primitivamente come voleva il Van Beneden ed in parte ammetteva anche il Balfour;

20 Van Beneden, "Recherches sur l'embryologie des mammifères", p. 167: "Cette tache n'est autre que le gastrodisque: elle est la région dans les limites de laquelle la masse endodermique étendue, amincie et développée en surface, est accolée à la face interne de l'ectoderme"; ma vedi, già dello stesso, "La maturation de l'œuf, la fécondation, et les premières phases", cit., pp. 720-726.

21 Cfr. Antonius Rauber, "Die erste Entwicklung des Kaninchens", *Sitzungsberichte der Naturforschenden Gesellschaft zu Leipzig*, 2 (1875), pp. 103-109 + 1 tav.; Edward A. Schäfer, "Description of a Mammalian Ovum in an early condition of Development, *Proceedings of the Royal Society of London*, 25 (1876), pp. 399-403 + 1 tav.; Id., "A Contribution to the History of Development of the Guinea-Pig", *Journal of Anatomy and Physiology*, 11 (1877), pp. 332-347 + 2 tavv.; Nathaniel Lieberkühn, *Über Die Keimblätter Der Säugthiere* (Marburg: Universitäts-Buchdruckerei (R. Friedrich), 1879) + 1 tav.; Albert von Kölliker, "Die Entwicklung der Keimblätter des Kaninchens", in *Festschrift zur Feier des 300 Jährigen Bestehens der Julius-Maximilians-Universität zu Würzburg* (Leipzig: Verlag von F. C. W. Vogel, 1882), pp. 1-51 + 6 tavv. (estratto stampato separatamente).

3) Risulta da tutte le ricerche fatte in questi ultimi tempi: che nei Mammiferi il foglietto germinativo interno origina costantemente da una parte della massa interna; mentre l'altra parte, dalla quale il Van Beneden faceva originare tutto il mesoblasto ed il Balfour una parte di esso, va invece a formare il foglietto germinativo esterno; il quale per Kölliker deriverebbe da questa parte soltanto, e pel Lieberkühn e per Heape da questa medesima parte insieme allo strato di ricoprimento.²²

Dato per assodato che inizialmente si determinano solo i due foglietti, interno ed esterno, Todaro ne dà una descrizione istologica e strutturale: quello interno, formato “da una serie di cellule piatte, che in sezione presentano un aspetto fusiforme” ed esteso “al di là dell'area embrionale”, presentando “un margine dentellato” che si prolunga con cellule ameboidi; quello esterno, composto da “una serie di cellule rotonde o cubiche, ricoperte da una serie di cellule piatte”; questo foglietto è localizzato “esclusivamente nell'area embrionale”²³; la vescicola embrionale risulta dunque composta dei soli due foglietti, perciò può dirsi generalmente ‘didermica’; nel momento in cui si forma il blastoporo, dalle cellule, che lo costituiscono, si originano quelle del mesoblasto, in corrispondenza della comparsa della nota o linea primitiva; questa comincia a svilupparsi dapprima nella sua parte posteriore, poi, in successione, in quella anteriore, che assume una considerevole estensione: il fenomeno è denominato ‘processo cefalico della nota primitiva’. Ai lati di questo processo si sollevano due pliche, dorsale e midollare, le quali andranno a formare il tubo midollare e nervoso. In questa fase l'ectoblasto si separa in due: “la parte centrale forma la lamina midollare, la quale costituisce poi la parete del tubo; e le due parti laterali, le quali vengono a riunirsi al di sopra del tubo midollare, formano il foglietto corneo, che rimane a rivestire la superficie esterna dell'embrione”²⁴. La lamina midollare, o solco, così si estende lungo l'estremità posteriore fino ad abbracciare il cosiddetto nodo (‘Knoten’) di Viktor Hensen²⁵, dopo di che questo si abbassa e sparisce, e la fossetta epiblastica, che

22 Todaro, *Le prime fasi*, cit., p. 17.

23 Tutte le citazioni da ivi, p. 19.

24 Ivi, p. 21.

25 Viktor Hensen, “Beobachtungen über die Befruchtung und Entwicklung des Kaninchens und Meerschweinchens”, *Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte*, 1 (1876), pp. 213-273, 353-423 + 4 tavv., p.

lo contiene, viene a trovarsi nel fondo dell'estremità posteriore del solco midollare. Questa fossa si evolve in un canale, che prende il nome di canale neuroenterico, il quale, data la sua estrema sottigliezza, nota Todaro, è difficile da osservare nei mammiferi. In conclusione, nell'embrione di mammifero, relativamente alla parte anteriore, l'ectoblasto si differenzia nella lamina midollare e nel foglietto corneo. Da questo punto in poi la sola parte anteriore cresce e si sviluppa, mentre quella posteriore sparisce con tutta la linea primitiva e il canale neuroenterico. Nella parte anteriore "anche l'entoblasto si specializza, dando origine contemporaneamente alla corda dorsale, al mesoblasto entoblastico e al foglietto intestino-glandulare"²⁶.

Chiamando in causa l'apparizione del mesoblasto²⁷, Todaro affronta la questione della sua origine, che è quella più dibattuta: c'è in realtà in tempi più recenti una convergenza fra gli studiosi, che ne pongono l'inizio in concomitanza con l'apparizione della linea primitiva, salvo l'opinione di Van Beneden che lo origina dalla massa centrale, e da Balfour, che ne fa nascere una porzione ben prima dell'apparizione della stessa. Ma Van Beneden nel 1888 è tornato sulla questione, e prima di affrontare questa sua ultima opinione in merito, Todaro ritiene di dover fare una sintesi delle ultime vedute per poi riaccordarle alle nuove opinioni espresse dal ricercatore belga.

La messa a punto più autorevole e più dettagliatamente elaborata è quella di Walter Heape, il quale in sostanza ritiene che il mesoblasto abbia due origini distinte: una dalla linea primitiva dall'ectoblasto e dall'entoblasto, l'altra dalla sola parte anteriore, dal solo entoblasto della vescicola germinativa²⁸. Heape ha determinato che nei mammiferi, così come in anfioso, negli elasmobranchi, nei

268: "Nach Vorne bildet sich ein scheibenförmiges Ende an ihm aus, welches ich als Knoten bezeichnen werde".

26 Todaro, *Le prime fasi*, cit., p. 22.

27 Van Beneden, "Recherches sur l'embryologie des mammifères", cit., p. 179: "Dans la tache, les cellules endodermiques, tout en se multipliant, ont conservé leurs caractères entre l'hypoblaste d'une part, l'épiblaste de l'autre. Elles forment actuellement le mésoblaste. L'hypoblaste et le mésoblaste résultent donc d'une différenciation de la plaque endodermique primitive en deux feuillettes secondaires".

28 Heape, "The Development of the Mole", cit., in part. cfr. *Stage C. The Formation of the Mesoblast*, pp. 427-436.

lacertidi e negli uccelli, l'entoblasto lungo la linea mediana forma un inspessimento assiale, in corrispondenza della succitata lamina midollare, che rappresenta l'abbozzo della corda dorsale, con la differenza che nei mammiferi questa corsa dorsale è costituita da sole cellule non cilindriche, a differenza degli altri raggruppamenti sopra elencati. Dopo di che, sotto l'abbozzo della corda dorsale si formano, ai due lati, due piccole masse, che si differenziano in due strati: uno inferiore, formato da cellule piatte, che andrà a generare il foglietto intestino-glandolare; l'altro superiore, costituito da cellule rotonde, che è il mesoblasto e che si origina in tal modo dell'entoblasto, come accade in anfiosso, negli Elasmobranchi e negli altri vertebrati. Il foglietto intestino-glandolare si ripiega e va a formare la corda dorsale e così il mesoblasto entoblastico risulta interrotto da questa formazione e si divide nei due lati, prolungandosi, posteriormente con il mesoblasto della nota primitiva, ed esternamente con il mesoblasto della cosiddetta area opaca; questa è una parte della zona pellucida, che riveste il tuorlo; darà corpo ai tre foglietti germinativi e allo sviluppo dell'area vascolosa; dunque nel mesoblasto entoblastico, per tutta la sua estensione, che coincide con la zona pellucida, si forma il celoma, che si divide "in due lamine, una cutanea o somatica e l'altra intestinale, eccetto nella parte mediale, ove, ai lati della corda dorsale, il predetto mesoblasto rimane unito e forma la lamina segmentale"²⁹, la quale darà corpo alle vertebre e alle strutture metameriche, estendendosi dalla coda al capo, mentre le due lamine succitate, la somatica e la intestinale, lateralmente si continuano l'una nell'altra.

Dalla questione del mesoblasto consegue, come atteso, la formazione dei foglietti germinativi, da cui emerge l'embrione: Todaro nota come tutti i più recenti osservatori, Heape e Balfour, Lieberkühn e Kölliker si appoggiano a questi foglietti per contrastare la distinzione introdotta da Van Beneden delle sfere di segmentazione in ectoblastiche ed endoblastiche,³⁰ al fine di rimuovere la definizione di gastrula epibolica; ma su questa, come si accennava, Van Beneden è tornato nel 1888, accogliendo praticamente quasi

29 Todaro, *Le prime fasi*, cit., p. 25.

30 Ivi, p. 26.

tutte le obiezioni precedentemente sollevategli³¹. Più controversa è la questione del processo cefalico: qui Van Beneden accetta l'idea che questo sia inizialmente massiccio e che poi si trasformi nel canale cordale, secondo quanto proposto da Lieberkühn³², ma “se ne discosta quanto al significato e alla destinazione di esso”³³. Per il belga il processo cefalico ora può essere rappresentato dall'accenno “dell'introflessione gastrale, per la quale si sviluppa l'archenteron, o la cavità intestinale primitiva, estesa dal nodo di Hensen all'estremità cefalica dell'area embrionale, e rappresentata dal così detto canale cordale, che secondariamente si mette in comunicazione con la cavità blastodermica”³⁴. Su questa base Van Beneden torna dunque sulle sue posizioni ed interpreta l'uovo dei Mammiferi come l'esito di un processo in cui, al progressivo ridimensionamento (“die progressive Reduzierung”) dello stesso, corrisponde la riduzione del tuorlo, ovvero del vitello nutritivo, con l'omologazione del blastoporo dei mammiferi a quello dei sauropsidi³⁵. Dunque, nei Mammiferi lo stadio dei due foglietti precede la gastrulazione e l'invaginazione va, che risulta distinta dall'epibolia; secondo questa nuova visione, i due foglietti non corrispondono all'entoderma e all'ectoderma dell'anfiosso e, per converso, la vescicola germinativa corrisponderebbe alla blastula degli anfibi³⁶. Da qui la nuova denominazione scelta da Van Beneden, per cui lo strato superiore è detto formativo ('Blastophor') e quello inferiore nutritivo ('Lecithophor'), perciò non più

31 Édouard Van Beneden, “Untersuchungen über die Blätterbildung, den Chordakanal und den Gatsrulation bei den Säugetieren”, *Anatomischer Anzeiger*, 3 (1888), pp. 709-714, p. 710.

32 Nathaniel Lieberkühn, “Ueber die Chorda bei Säugetieren”, *Archiv für Anatomie und Physiologie*, 1 (1882), pp. 399-438 + 2 tavv.; in part. la sezione intitolata *Wachstum der Kopffortsatzes*, pp. 406-408 e la successiva *Im Kopffortsatz entsteht ein Canal*, pp. 408-410, che si appoggia a quanto già determinato da Kölliker, “Die Entwicklung der Keimblätter des Kaninchens”, cit.

33 Todaro, *Le prime fasi*, cit., p. 26; cfr. Van Beneden, “Untersuchungen über die Blätterbildung”, cit., p. 710.

34 Ivi, pp. 28-29; cfr. Van Beneden, “Untersuchungen über die Blätterbildung”, cit., p. 710.

35 Van Beneden, “Untersuchungen über die Blätterbildung”, cit., p. 712.

36 Ivi, p. 713.

omologabili con i foglietti dell'anfiosso, bensì con quelli dei sauropsidi, nei quali la presenza di una cospicua dose di materiale vitellino ritarderebbe l'epibolia³⁷.

Todaro però dissente da questa nuova interpretazione, poiché, così argomenta, se si dà credito alle osservazioni compiute sui conigli, sia nella versione del 1875, sia in quella del 1880 elaborata assieme a Julin, allora non c'è dubbio che in quel caso la segmentazione dà forma ad una gastrula epibolica. In aggiunta si dovrebbe chiamare in causa anche la ricerca condotta da Heape sulla talpa, nella quale si direbbe esserci una simile gastrula; se non che Heape non ascrive a questa struttura lo stato di gastrula, ma bensì quella di vescicola blastodermica; questa proviene dalle cellule della massa centrale e, dunque, sarebbe una formazione temporanea; così come il blastoporo che, originante da una introflessione transitoria della medesima vescicola, risulterebbe ugualmente secondario e dunque non omologo al blastoporo dell'anfiosso³⁸.

Chiudendo, Todaro espone la sua tesi, che anche in questo caso si segnala per l'ampio respiro con cui è articolata:

Se questo mio modo di vedere è giusto, allora la sostituzione di una gastrula per dilaminazione ad una gastrula per invaginazione costituisce nei Mammiferi un processo di sviluppo neogenetico. Questo è stato l'effetto delle cause lente e successive che hanno agito per un tempo assai lungo, durante il quale i Mammiferi hanno progredito acquistando nuovi caratteri, che fecero financo sostituire una nuova gastrula a quella dei Cordati, loro progenitori.

Un processo simile possiamo anche ammetterlo per tutti quei Vertebrati che posseggono ova meroblastiche, nelle quali accade la forma-

37 *Ibidem*: “die zwei Schichten respektive dem Ektoderm und dem Entoderm des Amphioxus nicht entsprechen”.

38 Heape, “The Development of the Mole”, cit., p. 416: “In concluding this section I would draw attention to the facts treated fully below (1) that the central position of the inner of segmentation spheres in both the rabbit and the mole mass is merely temporary, and that subsequently these cells, with the exception of small number, form a portion of the wall of a vesicle, the “blastodermic vesicle.” (2) That the so-called blastopore (Beneden) cannot be similar to the blastopore present in Amphioxus, and has merely a secondary origin, its existence being caused by the temporary involution of a portion of the wall of the blastodermic vesicle”.

zione di una gastrula discoidale, a cui corrisponde l'area embrionale dei Mammiferi.

Infatti, nella segmentazione parziale delle ova meroblastiche, la cavità di segmentazione appare tardivamente, come nella massa interna della vescicola blastodermica della talpa; i foglietti germinativi primari si formano ugualmente per concrenza e dilaminazione e si distendono come nell'area embrionale dei Mammiferi; e, come in questi, nei Rettili e negli Uccelli, il blastoporo si trasforma nella mota primitiva. Allora, il grande accumulo di vitello nutritivo nelle ova meroblastiche, come ha modificato il processo della segmentazione, così ha impedito la formazione della gastrula epibolica e quindi anche della vescicola blastodermica. La quale si era sviluppata negli antenati quando l'uovo, ancora primitivamente oloblastico, veniva deposto nell'acqua o nel limo, come l'ovo dei Cordati. Quindi nei Mammiferi, la segmentazione totale, la gastrula epibolica e la vescicola blastodermica si spiegano come ricordi atavici.

Nei Ciclostomi e negli Anfibi, nei quali la predetta metamorfosi non accade di principio, non essendo lo sviluppo della loro gastrula complicato da forma larvale, ma soltanto metaplastico, la metamorfosi larvale accade più tardi e in modo più durevole.

Ammesso ciò, dalla archigastrula dei Protocordati procederebbe, a mio avviso, lo sviluppo della gastrula dei Vertebrati, secondo due processi: l'uno metaplastico e l'altro neoplastico o neogenetico. I vertebrati derivati col primo processo sarebbero: i Ciclostomi, i Ganoidi, gli Anfibi e probabilmente anche i Dipnoi; quelli derivati col secondo processo: gli Elasmobranchi, i Teleostei, i Rettili, gli Uccelli e i Mammiferi.³⁹

A conclusioni ugualmente impegnative, sebbene di raggio più limitato, Todaro approda anche in *Sulla gemelliparità e mostruosità doppia nei mammiferi*, cui si accennava in apertura. Il tema in questione è il seguente: "La generazione di due o più gemelli, o la nascita di più individui in un medesimo parto, e la mostruosità doppia possono dipendere dalla contemporanea fecondazione di due o più ova, ovvero dalla derivazione di più individui da un ovo fecondato"⁴⁰; nel primo caso gli individui partoriti non si somigliano perfettamente, mentre nel secondo

39 Todaro, *Le prime fasi*, cit., pp. 30-31.

40 Francesco Todaro, "Sulla gemelliparità e mostruosità doppia nei mammiferi", *Atti della Reale Accademia dei Lincei. Rendiconti*, s. IV, 5 (1889), pp. 241-247, p. 241.

sono assolutamente identici; ma se il primo caso risulta il corso ordinario, bisogna dare una spiegazione dello sviluppo di più individui da un solo uovo fecondato; e se si muove dal presupposto che lo sviluppo di un individuo proceda dalla coniugazione delle due sostanze, maschili e femminili, allora riuscirebbe logico domandarsi a quale delle due si dovrà il caso “della duplicità o della molteplicità del prodotto”⁴¹. Per impostare una ragionevole risposta bisognerà preliminarmente determinare il numero di zoospermi impegnati nella fecondazione; secondo Fol, studiando le uova di echinodermi, si presentano casi in cui penetrano più di uno zoosperma e che dunque accada che a coniugarsi con il pronucleo femminile sia più di uno⁴²: questa tesi fu però immediatamente impugnata da Selenka e da Anton Schneider, i quali ritennero che, se pure si dà il caso che più di uno zoosperma penetri nell’uovo, solo uno si coniuga con il pronucleo femminile, mentre gli altri si deteriorano e spariscono⁴³.

A ridosso delle osservazioni di Todaro era uscita la ricerca condotta dai due fratelli Hertwig, che ribaltava di nuovo la situazione, affermando che variando il numero di spermatozoi, a questi è dato trasformarsi in altrettanti pronuclei maschili e coniugarsi con quello femminile: quando accade con uno solo, si verifica il consueto fuso di segmentazione, quando il numero eccede l’unità, si formano le figure cariocinetiche tetrapolari; ciò nonostante i due ricercatori affermano “formalmente che la polispermia negli echinodermi non prova che una doppia fecondazione sia la causa della gemelliparità. Ed invero, nonostante la facilità di ottenere in questi animali la polispermia, non conosciamo ancora alcun caso di gemelliparità”⁴⁴.

41 Ivi, p. 242.

42 Hermann Fol, *Recherches sur la fécondation et le commencement de l’hénogénie*, cit., in part. Chapitre II. *La fécondation*, pp. 84 e sgg.

43 Anton Schneider, “Über die Auflösung der Eier uns Spermatozoen in den Geschlechtsorganen”; “Über Befruchtung” e “Über Befruchtung der thierischen Eier”, tutti e tre in *Zoologischer Anzeiger*, 3 (1880), pp. 10-21, 252-257, 426-427; Emil Selenka, *Zoologische Studien. I Befruchtung des Eies von Toxopneustes variegatus. Ein Beitrag zur Lehre von der Befruchtung und Eifurchung* (Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1878).

44 Todaro, “Sulla gemelliparità”, cit., p. 242; cfr. O. Hertwig, R. Hertwig, “Über den Befruchtungs- und Teilungsvorgang des tierischen Eies unter

Dunque, la ragione va cercata altrove; e Todaro chiama in causa la teoria di Jacques Marie Coste, che riannodava l'occorrenza dei fenomeni gemellipari o di mostruosità doppie alla presenza di due vescicole germinative, ciascuna originante un embrione⁴⁵; questa tesi è stata pure contemplata, poiché si è da sempre constatato che nelle uova di mammiferi si riscontrassero casi di vescicole doppie; ma come spiegarne la loro natura? Van Beneden nel 1870, aveva affacciato l'ipotesi che queste si moltiplicassero per via endogena, a prescindere dalla scissione del citoplasma⁴⁶; ma questa ipotesi, spiega Todaro, non è più ammissibile, poiché “oggi sappiamo che i fenomeni cariocinetici non sono mai disgiunti dai fenomeni di scissione del corpo cellulare, e quando il nucleo è arrivato allo stato di riposo, come i nuclei delle ova primitive, è già avvenuta la divisione della cellula in due parti. Quindi non possiamo ammettere come un tempo che la presenza di due o più nuclei nello stesso corpo cellulare sia indizio di una cellula in via di divisione”⁴⁷.

dem Einfluss äusserer Agentien”, *Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft*, 20 (1887), pp. 120-241, 477-510 + 7 tavv., pp. 509-510.

- 45 Jacques M.C.V. Coste, “Origine de la monstruosité double chez les poissons osseux”, *Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des sciences*, 40 (1855), pp. 868-872, p. 870: “Si la monstruosité double était vraiment le résultat de la fusion de deux vitellus ou de deux vésicules ombilicales originaires distinctes, et de la coalescence de deux individus primitivement entièrement séparés sur ces vésicules ombilicales conjuguées, il suffirait, pour assister à l'accomplissement du phénomène, d'étudier cette monstruosité dans l'œuf, et l'on surprendrait les deux vésicules ombilicales distinctes; on verrait ensuite, sur ces vésicules ombilicales ultérieurement conjuguées, les deux embryons, primitivement entièrement distincts, obéir à l'espèce d'entraînement qui les contraint à subir la loi de coalescence”.
- 46 Édouard Van Beneden, *Recherches sur la composition et la signification de l'œuf: basées sur l'étude de son mode de formation, et des premiers phénomènes embryonnaires (mammifères, oiseaux, crustacés, vers)* (Bruxelles: F. Hayez, 1870), e.gr. p. 43: “Le développement des Trématodes commence par la multiplication par division de la cellule germinative. Le nucléole se divise d'abord, le noyau subit bientôt le même phénomène, et enfin le corps protoplasmique de la cellule se segmente”.
- 47 Todaro, “Sulla gemelliparità”, cit., p. 243.

Una visione alternativa fu proposta da Balfour che riteneva le uova primitive con più nuclei risultanti dalla fusione di altrettante uova primitive⁴⁸: questa tesi ha riscosso via via consenso, dallo stesso Van Beneden e da Kölliker⁴⁹; in effetti, la presenza di due vescicole germinative risulta accertabile anche nelle uova completamente sviluppate; ma quale significato attribuirle? qui torna utile l'opinione di Van Beneden, che, poggiandosi sulle ricerche di Schäfer e di Balfour, spiega il fenomeno come processo anormale e proveniente dagli ammassi protoplasmatici⁵⁰. Ciò detto, Todaro propende decisamente per la tesi secondo la quale le uova sviluppate presentano una sola vescicola germinativa, e chiama in causa le ricerche sulle salpe condotte da Seeliger, nel 1886, che hanno dimostrato

che tutte le ova traggono origine dalla fusione di più cellule del cordone ovarico. Dapprima si fondono i corpi cellulari e producono masse protoplasmatiche polinucleate simili a quelle che si vedono eccezionalmente nei mammiferi; in seguito si fondono i nuclei e vengono a costituire la vescicola germinativa, che nelle ova delle salpe è unica come in tutti gli altri animali. Quindi, i predetti nuclei non hanno il significato di vescicole germinative, ma di nuclei indifferenti che si fondono insieme per costituire la vescicola germinativa.⁵¹

-
- 48 Francis M. Balfour, "On the Structure and Development of the Vertebrate Ovary", *Quarterly Journal of Microscopical Science*, 18 (1878), pp. 383-438 + 3 tavv.
- 49 Per Van Beneden vd. la nota successiva; per Kölliker cfr. *Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höhere Thiere. Zweite ganz umgearbeitete Auflage* (Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1879).
- 50 Édouard Van Beneden, "Contribution à la connaissance des mammifères: l'ovaire du *Vespertilo murinus* et du *Rhinolophus ferrum-equinum*", *Archives de biologie*, 1 (1880), pp. 475-550, pp. 523-524; cfr. Edward A. Schäfer, "On the structure of the immature ovarian ovum in the common fowl and in the rabbit. To which is appended some observations upon the mode of formation of the discus proligerus in the rabbit, and of the ovarian glands or 'egg-tubes' in the dog", *Proceedings of the Royal Society of London*, 30 (1880), pp. 237-250 + 3 tavv., e a Balfour, "On the Structure and Development", cit.
- 51 Todaro, "Sulla gemelliparità", cit., p. 244; con riferimento a Oswald Seeliger, "Die Knospung der Salpen", *Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft*, 19 (1886), pp. 573-677 + 10 tavv.

Peraltro, affinché questi nuclei possano essere promossi al rango di vescicole, bisognerebbe constatare che questi si trasformino in pronuclei femminili ed in corpi polari, ed in tal senso i casi portati ad esempio da Tafani non sono, a parere di Todaro, probatori⁵².

Dunque, per quanto concerne le uova in via di sviluppo Todaro fa riferimento alle sue ricerche convogliate nella lunga memoria del 1886, nel corso della quale egli ha “costantemente trovato che durante la maturazione dell'unica vescicola germinativa, derivata dalla fusione di più nuclei insieme, si sviluppano due corpi polari e sei vescicole germinative, le quali si coniugano successivamente con un solo pronucleo maschile per formare il primo fuso di segmentazione”⁵³. La presenza di questa unica vescicola era stata già sostenuta da Pflüger⁵⁴, e se in tutti gli animali essa procede da un solo nucleo, per le salpe e per i mammiferi talvolta a generarla sono più nuclei; quando questo fenomeno avviene, le uova in questione sono state denominate ‘gemelle’ da Wilhelm Nagel⁵⁵, benché

52 Tafani, “I primi momenti”, cit., p. 40: “Meritano poi intera la nostra attenzione tre altri casi nei quali si osservava un numero di pronuclei maggiore dell'ordinario. Questi in ogni caso erano in numero di tre e si doveva ritenere che due fossero di provenienza spermatica ed uno di derivazione ovulare. Il nucleo dell'uovo o pronucleo femminile era riconoscibile perché collocato più vicino al globulo polare, mentre gli altri erano verso il polo opposto: i due pronuclei maschili si presentavano di tessitura uguale, ma diversa da quella del nucleo femminile”.

53 Todaro, “Sulla gemelliparità”, p. 245.

54 Eduard F.W. Pflüger, *Ueber die Eierstöcke der Säugethiere und des Menschen* (Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1863), p. 78: “Niemals sah ich bei den grösseren Eiern das Keimbläschen am Rande der zona liegen. Niemals habe ich in einem Eie, welches die *zona pellucida* bereits besass, zwei Keimbläschen wahrgenommen. Ich bin überzeugt, dass dies niemals vorkommt”.

55 Nagel, “Das menschliche Ei”, cit., p. 375: “Meiner Auffassung nach stellen solche Eier mit doppeltem Kern ein fertiges Stadium dar. Es steht nichts im Wege anzunehmen, dass solche Eier in derselben Weise sich entwickeln und reifen können wie jedes andere Primordial-Ei. Es dürfte wohl auch nicht auf Widerspruch stossen, wenn man diese Doppelzellen als wahre Zwillings Eier bezeichnen wollte, d. h. also, dass diesen aus Eiern zwei Embryonen von gleichem Geschlecht (und mit gleichen individuellen Eigenschaften)”.

Todaro non ammetta la spiegazione che ne ha offerto il collega tedesco, secondo il quale le uova primordiali con due nuclei “rappresentino uno sviluppo completo, che non possano maturare allo stesso modo delle altre ova, e che siano necessari due zoospermi per la loro fecondazione”.⁵⁶ Dunque, Todaro può affermare quanto segue:

Le ova gemelle dei mammiferi, simili per la loro origine alle ova delle salpe, lo sono egualmente pel modo come si comportano nella loro maturazione e nella loro fecondazione: le vescicole contenute nel vitello prima della fecondazione debbono compararsi tutte ai pronuclei femminili dell’ova mature delle salpe; e per fecondare le suddette ova deve bastare un solo zoosperma come per quelle delle salpe.⁵⁷

Né osta a questa conclusione il non aver mai osservato l’occorrenza di alcun ‘corpo direttore’, giacché è notorio come possano, poiché transitori, tranquillamente sfuggire all’osservazione. In conclusione: “Dai fatti esposti si può inferire che alla formazione di più pronuclei femminili in un ovo maturo si deve attribuire la generazione di più individui da esso. Ciò ravvicina fra loro la generazione gemellipara e la generazione alternante, e le subordina entrambe alla legge generale dello sviluppo”⁵⁸; quanto alla generazione alternante, Todaro può difendere la sua ‘scoperta’, ovvero che nelle salpe “non si tratta della successione di individui sviluppati gli uni per via sessuale e gli altri per via agama, ma derivati entrambi, benché in tempo diverso, da un ovo fecondato”⁵⁹; questa tesi non ha incontrato grande fortuna, a parte l’appoggio di Brooks e di Kleinenberg nel 1878 sul *Lumbricus Trapezoides*⁶⁰; ma ora

56 Todaro, “Sulla gemelliparità”, p. 245.

57 Ivi, p. 246.

58 *Ibidem*.

59 *Ibidem*.

60 Una disamina critica della tesi di Todaro, unitamente a quella di Brooks, era stata espressa nel 1882 da Carl Gröbben in “Doliolum und sein Generationswchsels nebst Bemerkungen über den Generationswechsel der Acalephen, Cestoden und Trematoden, *Arbeiten aus den zoologischen Institute der Universität Wien und der zoologischen Station in Triest*, 4 (1882), pp. 1-98 (numerazione autonoma) + 5 tavv., in part la sezione *Die phylogenetische Entstehung der Generationswechsel der Salpen*, pp. 76-85, che si è comunque limitato ad asserire che

vengono in soccorso le recenti osservazioni compiute da Hermann von Jhering sulla 'generazione alternante' nei cingolati⁶¹. Secondo Todaro, dunque, si può azzardare che nello sviluppo filogenetico la generazione gemellipara abbia preceduto quella alternante e che entrambe provengano da quella ordinaria, per cui da un uovo si sviluppa un solo individuo. Assodato questo aspetto, Todaro non ritiene di sottoscrivere la tesi di Jhering, il quale, contro l'opinione corrente, ritiene invece 'primaria' la generazione di più individui da uno stesso uovo, e interpreta come germi abortivi ("abortive Keime") i corpi polari, e come nutrice la vescicola blastodermica⁶²; qui Todaro fa riferimento a quanto esposto nella lettura:

Sebbene io sia di parere che nei mammiferi la vescicola blastodermica, la quale non corrisponde alla blastula degli animali inferiori, rappresenti una forma larvale intercalata fra due gastrule, la prima epibolica e la seconda per dilaminazione (area embrionale), come ho esposto nell'accennata lettura, tuttavia anche la vescicola blastodermica dei mammiferi non trovo che possa esser riguardata come nutrice, dappoiché anche nella generazione alternante questa non può esser considerata come tale.⁶³

la tesi di Todaro (e di Brooks) "auf unrichtigen Beobachtungen beruhen" (p. 77); l'anno successivo Lucien Joliet, in una breve nota, "Observations sur la blastogénèse et sur la génération alternante chez les Salpes et les Pyrosomes", *Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des sciences*, 96 (1882), pp. 1676-1679, conferma che "le bourgeonnement des Salpes est un véritable bourgeonnement" (p. 1678), ripetuto, senza aggiungere nulla di nuovo, nel successivo *Études anatomiques et embryogéniques sur le Pyrosma giganteum suivies de recherches sur la faune de Bryozoaires de Roascoff et de Menton* (Paris: typographie A. Hennuyer, 1888); contrario anche Oswald Seeliger, "Die Entstehung des Generationswechsels der Salpen", *Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft*, 22 (1888), pp. 399-414, p. 402; Seeliger si appoggia fra gli altri a Kleiberg, ma al Kleineneberg del saggio del 1886 ("Die Entstehung des Annelids", cit.), senza sapere che questi si era già espresso a favore della tesi di Todaro nel 1878, senza che in questo ci sia una ritrattazione.

61 Hermann von Jhering, "Ueber „Generationswechsel“ bei Säugethieren", *Archiv für Anatomie und Physiologie*, 1 (1886), pp. 443-450.

62 Ivi, p. 448.

63 Todaro, "Sulla gemelliparità", p. 247

I corpi polari non possono essere risguardati come abortivi, per la stessa ragione, ovvero “poiché nell’ovo delle salpe, nelle quali esiste la generazione alternante, si formano, come di regola, due corpi polari”⁶⁴. Da un punto di vista filogenetico, “la vescicola blastodermica dei mammiferi si deve filogeneticamente ritenere come una forma sintetica prodottasi per cenogenesi del tipo dei Protocordati, sulle rovine del quale “sorge l’area embrionale, che rappresenta l’inizio dei vertebrati”⁶⁵. Dunque, la vescicola dei mammiferi è esito di un fenomeno di falsificazione, nel mentre dalle rovine del protocordato si è sviluppata la forma dell’area embrionale tipica dei vertebrati. Ma in tutto questo complesso di processi neogenetici e metagenetici, per riprendere qui la terminologia che Todaro ha usato nella lettura, si riafferma l’assioma della continuità del plasma germinale:

Se con O. Hertwig, Strasburger e nn ammettiamo come veicolo dell’eredità lo spongioplasma (cromatina) nucleare, possiamo spiegarci perché nel caso della formazione di più pronuclei femminili provengano da un solo ovo fecondato più individui. Siccome i pronuclei rappresentano una data quantità di sostanze ereditarie, che col Weismann possiamo chiamare plasmî atavici, nel caso di più pronuclei femminili, derivati da una vescicola germinativa composta dalla fusione di più nuclei, i plasmî atavici materni sono raddoppiati. Da ciò un numero raddoppiato di embrioni provenienti dallo stesso ovo fecondato, quando in esso si siano sviluppati più pronuclei femminili.⁶⁶

La possibilità di formare più individui esita dalla sostanza di cromatina che, nell’apporto di ciascuno dei pronuclei iniziali e nel fondersi nella vescicola, si presume non si annulli ma si sommi. Per cui

64 *Ibidem*.

65 *Ibidem*.

66 *Ibidem*; spongioplasma è un termine introdotto da Kölliker a partire da *Zelle und Gewebe Neue Beiträge zur Histologie des Thierkörpers* (Bonn: Verlag von Emil Strauss, 1885) per indicare la sostanza di sostegno lo stroma granuloso del citoplasma, altrimenti detto ‘mitoma’ da Flemming ‘cito-ialoplasma’ da Strasburger; quanto al riferimento del plasma atavico Todaro fa riferimento a quanto formulato da Weismann in *Ueber die Dauer des Lebens. Ein Vortrag* (Jena: Verlag von Gustav Fischer, 1882) e soprattutto in *Die Continuität des Keimplasma’s als Grundlage einer Theorie der Vererbung* (s.l., s.t., 1885).

Todaro può concludere la nota, affermando che “la duplicità degli individui è in ragione diretta della quantità dei plasmi atavici materni. E siccome gli embrioni provenienti da un ovo fecondato sono tutti di uno stesso sesso, la quantità dei plasmi atavici materni non ha influenza sul sesso, il quale perciò sarà determinato dalla modalità dei plasmi atavici paterni”⁶⁷.

Sebbene i due interventi relativi alla maturazione, fecondazione e ai primi stadi della segmentazione dei mammiferi abbiano conseguito conclusioni rilevanti, non si può dire che abbiano sortito un'adeguata recensione: a questa deve aver ostato il carattere accidentale della uscita della lettura, venuta meno la sua sede programmata; nel frattempo Todaro ha messo in cantiere un altro programma di ricerche, che può essere indicato come una sorta di prosecuzione *à rebours*, essendo indirizzate ai medesimi fenomeni per i rettili, passando così dalla uova oloblastiche a quelle meroblastiche⁶⁸; di queste indagini Todaro ha, come di consueto, comunicato una nota preliminare, pubblicata nel 1891⁶⁹; per la memoria vera e propria Todaro torna ad avvalersi della sua ‘rivista’, che è stata silente per quindici anni. Di questa lunga vacanza Todaro ha argomentato presso l'accademia dei Lincei nel corso del consueto appuntamento della “presentazione dei libri”,

67 *Ibidem*.

68 In realtà, una testimonianza del fatto che Todaro dopo la memoria sulla struttura intima della pelle nei rettili avesse continuato ad indagare su questa classe e con un interesse volto ormai alle prime fasi dello sviluppo ce la fornisce lui stesso nella citata lezione inaugurale del 1881: “Remak inoltre, come innanzi ho detto, ha sostenuto che il tessuto congiuntivo dei centri nervosi nasce direttamente dalla parte midollare che si stacca dal foglietto esterno; la quale opinione io credo fondata avendo veduto, che nella coda riprodotta delle Lucerte, il tessuto congiuntivo, che circonda il canale centrale, deriva dalle cellule epiteliali che rivestono detto canale; oltreché negli animali inferiori le sostanze congiuntive si formano chiaramente dall'ectoblasto e dall'entoblasto. Viceversa il mesoblasto conserva la proprietà di produrre gli epiteli come i foglietti primitivi dai quali deriva”: Todaro, *Intorno al movimento degli studi embriologici*, cit., p. 52; il riferimento è a Robert Remak, *Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbelthiere* (Berlin: Verlag von G. Reimer, 1855).

69 Francesco Todaro, “Sulla struttura, la maturazione e la fecondazione dell'ovo della *Seps chalcides*. Nota preliminare”, *Rendiconti della R. Accademia dei Lincei*, s. IV, 7,2 (1891), pp. 445-449.

presieduta dall'allora segretario Pietro Blaserna; offrendo il volume terzo e quarto delle *Ricerche*, Todaro così commenta:

Fo omaggio all'Accademia del terzo volume e dei primi due fascicoli del quarto volume delle *Ricerche fatte nel Laboratorio di Anatomia normale di Roma ed altri Laboratori biologici*. La pubblicazione di questo periodico venne iniziata nel 1873, anno in cui apparve il primo volume. Il secondo volume venne pubblicato nel 1878. Dopo tale anno ne era stata sospesa la pubblicazione, a motivo che la maggior parte dei lavori del predetto laboratorio vennero pubblicati nei Rendiconti e nelle Memorie dell'Accademia. Ma una pubblicazione speciale della morfologia animale, oramai che in Italia si sono accresciuti notevolmente i cultori di questa scienza, s'impone necessariamente da sé; e però io ho voluto riprendere l'antica pubblicazione, col renderla atta a raccogliere quanto d'importante si fa presso noi in tale scienza. Nei due volumi che vi presento troverete infatti, non solo i lavori eseguiti nel laboratorio che io dirigo, ma altresì lavori notevoli dei migliori cultori della morfologia in Italia, lavori che si conterranno anche nel fascicolo che chiude il volume dell'anno attuale, già in corso di stampa, nel primo fascicolo del prossimo anno, pel quale i lavori sono già pronti. A me pare che con tale pubblicazione si venga a tutelare meglio la produzione scientifica italiana, né gli stranieri potranno più addurre il motivo di ignorare quanto in questa scienza si fa in Italia, trovandosi ora riunite in un periodico le memorie di morfologia animale che prima venivano disperse in vari giornali di natura diversa.⁷⁰

La scelta, come caso esemplificativo, è caduta su *Seps chalcides*, una specie che era stata già indagata al tempo della lunga memoria sulla struttura intima della pelle dei rettili; l'estensione fenomeni indagati è indicato in esordio: “il differenziamento del protoplasma dell'ovo in strato corticale, strato intermedio e massa centrale o di irradiazione [...]; la formazione della membrana vitellina o chorion, della zona radiata, del vitello formativo e quindi anche del disco proliero”⁷¹; promettendo al lettore una continuazione, in cui verrà

70 In *Atti della Reale Accademia dei Lincei. Rendiconti della classe di scienze fisiche, matematiche e naturali*, s. V, 3,2 (1895), pp. 312-313.

71 Francesco Todaro, “Sopra lo sviluppo della *Seps Chalcides*. Parte prima. Maturazione e fecondazione”, *Ricerche fatte nel laboratorio di anatomia normale della R. Università di Roma ed altri laboratori biologici*, 3

approfondita la fase successiva, quella della formazione dei foglietti germinativi, Todaro anticipa quanto emergerà in conclusione, ovvero che “tanto la maturazione, quanto la fecondazione delle ova dei Sauropsidi, non ostante le variazioni causate dall’abbondante vitello nutritivo, non differiscono nella parte fondamentale da ciò che in proposito abbiamo imparato a conoscere in quest’ultimo ventennio nelle ova di molti animali”⁷².

La memoria, dunque, prende l’avvio trattando le fasi precedenti la maturazione dell’uovo, che si compiono nell’ultimo momento della dimora nel follicolo, quando cioè la vescicola germinativa “circondata dal plasma formativo, occupa già il centro della parte superficiale del disco prolifero”⁷³. La vescicola è chiusa in una membrana, che, colorata con l’ematossilina, manifesta una struttura punteggiata, che dà corpo da un lato a piccolissimi granuli cromatici, dall’altro ad una struttura ad ansa che forma una sorta di gomitollo cromatico. In questo stadio la superficie libera del disco prolifero presenta alcuni infossamenti, che fanno da corona alla vescicola e che compaiono in coincidenza della sparizione della zona radiata; si forma dunque una sorta di orlo, in procinto di disfarsi, che ha una struttura omogenea, in cui si interpongono dei nodi, anch’essi risultanti colorati con il carminio o con l’ematossilina; questo orlo, avvisa Todaro, era stato già osservato da Josef Oellacher, nel 1872⁷⁴; ma questi ha misinterpretato la natura dei nodi disseminati, trattandoli come altret-

(1893), pp. 87-103 + 1 tav.; p. 87; anche in *Atti della R. Accademia dei Lincei. Memorie della classe di scienze fisiche, matematiche e naturali*, s. IV, 7 (1891), pp. 233-247 + 1 tav.

72 *Ibidem*.

73 Ivi, p. 88.

74 Josef Oellacher, “Beiträge zur Geschichte des Keimbläschens im Wirbelthiereie”, *Archiv für mikroskopische Anatomie*, 8 (1872), pp. 1-27 + 1 tav.; p. 8: “An demselben konnte man bei verschiedener Einstellung des Tubus deutlich eine dicke, etwas faltige Membran und einen geballten Inhalt unterscheiden. Dort wo das Bläschen an der Oberfläche des Keimes mit einer runden Oeffnung mündete, zeigte sich seine Membran verschmächtigt und war sie rund um die Mündung auf der Keim oberfläche ausgeschlagen. Die Mündung des Bläschens schien somit wie von einem mit scharfem Rande endigenden Saume umgeben”.

tanti macule germinative ('Keimflecke')⁷⁵; egli stesso, nota ora, era caduto in errore, nella nota del 1891, interpretando quei nodi come 'bastoncini spermatici'⁷⁶.

Nello stadio seguente accadono i seguenti fenomeni: da un lato il gomitollo si ingrossa, dall'altro i granuli della massa punteggiata si disgregano, dando corpo ad un '*detritus* granuloso'. La vescicola germinativa si ingrandisce e diventa una sorta di lente biconvessa; la sua membrana si aggrinza e si producono delle estroflessioni, che vanno a ricongiungersi con gli infossamenti sopra descritti, aprendosi nella loro cavità; di qui si "formano in tal modo degli infundibili imbutiformi che, dalla superficie libera del disco proligero, vanno a pescare nella cavità della vescicola germinativa. Io chiamo, questi infundibili evasati esternamente, *Sifoni escretori* [...]; poiché servono ad espellere, via via che va disgregandosi, tutta la massa punteggiata della vescicola germinativa"⁷⁷. Conseguenza della formazione di codesti sifoni la espulsione del liquido granuloso, ovvero del *detritus*, che va a depositarsi fra il disco proligero e la membrana vitellina; a conclusione di questo processo sparisce la membrana della vescicola germinativa e con essa anche la parte interna dei sifoni; il processo si conclude con la sparizione della parte esterna dei sifoni, che sono combacianti con gli infossamenti, e con la riapparizione, chiara e netta, della zona radiata, in coincidenza della quale "nella sezione mediana di un disco che si trova in questa fase, accosto al lato mediale di un larghissimo e superficiale infossamento, si nota superficialmente un piccolo fuso con l'asse perpendicolare alla superficie"⁷⁸.

Questo fuso è composto di grossi fili acromatici, derivanti dalla sostanza ialina, la quale, lo si è visto, conteneva il gomitollo cromatico;

75 Ivi, p. 10: "Was den Inhalt des in Rede stehenden Keimbläschens des Eierstockeies betrifft, so ist er am Chromsäurepräparat fein granuliert; die Keimflecke liegen als gelbliche, etwas glänzende Körper der Membran des Bläschens in grosser Zahl an".

76 Todaro, "Sopra lo sviluppo della Seps Chalcides", cit., p. 89, con riferimento a Todaro, "Sulla struttura, la maturazione e la fecondazione dell'ovo della Seps chalcides. Nota preliminare", cit.

77 *Ibidem*.

78 *Ibidem*.

dopo di che “spariscono gli infossamenti del disco proligero, sparisce la zona radiata, sparisce per ora anche il liquido perivitellino, e la superficie esterna del predetto disco viene a mettersi a contatto con la superficie interna della membrana vitellina”⁷⁹. In contemporanea, al venir meno della vescicola germinativa, si forma un’area, che Todaro denomina ‘polare’, al cui centro si forma un piccolo fuso direzionale, allo stesso modo in cui Oskar Schultze lo ha osservato nelle uova degli anfibì⁸⁰; il fuso ha vita effimera, poiché si trasforma tosto nel pronucleo femminile e nel corpo polare, ‘direttivo’, destinato ad essere espulso; questo fuso direzionale era stato già notato nei teleostei e nei selaci⁸¹; ma l’essere presente anche nei sauropsidi, assieme alla formazione dei corpi direttivi, conferma la sua tipicità per tutti i vertebrati. Quanto alla ‘zona radiata’, più volte evocata, Todaro conferma le osservazioni del basileense Karl Fritz Sarasin⁸², secondo il quale “tale zona non si vede in tutta la circonferenza dell’ovo”, ma

79 *Ibidem*.

80 Oskar Schultze, “Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung des Amphibieneies”, *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*, 45 (1887), pp. 177-226 + 3 tavv., p. 201: “Auch jetzt schon darf angenommen werden, dass dieses Körperchen die sogenannte Richtungsspindel ist, d. h. der minimale bedeutungsvolle Rest des Keimbläschens. Wir werden sehen, dass dieses Körperchen bei den Urodelen viel stattlichere Entwicklung zeigt, und dass es hier die Polkörper ausstößt”.

81 In merito: Christiaan K. Hoffmann, *Zur Ontogenie der Knochenfische*. Veröffentlicht durch die Königliche Akademie der Wissenschaften zu Amsterdam, (Amsterdam: Johannes Müller, 1882); Alexander Agassiz, Charles O. Whitman, “The Development of osseous fishes. II. The pre-embryonic stages of development”, *Memoirs of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College*, 14 (1889), pp. 1-40 (numerazione separata) + 12 tavv.; Nikolaj Kastschenko, “Zur Entwicklungsgeschichte des Selachierembryo”, *Anatomischer Anzeiger*, 3 (1888), pp. 445-467: Id., “Über den Reifungsprozess des Selachiereies”, *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*, 50 (1890), pp. 428-442 + 1 tav.; Johann Rückert, “Zur Befruchtung des Selachiereies”, *Anatomischer Anzeiger*, 6 (1891), pp. 308-322; Id., “Zur Entwicklungsgeschichte des Ovalialeies bei Selachiern”, *ivi*, 7 (1892), pp. 107-158; su questi studi embriologici relativi ai pesci cfr. John P. Wourms, “The Rise of Fish Embryology in the Nineteenth Century”, *American Zoologist*, 37 (1997), pp. 269-310.

82 Karl F. Sarasin, “Reifung und Furchung des Reptilieneies”, *Arbeiten aus dem zoologisch-zootomischen Institut in Würzburg*, 6 (1883), pp. 159-216 + 1 tav.,

anzi, come ha già notato, essa compare e scompare più volte, finché si eclissa del tutto nel momento in cui emerge la cosiddetta area polare; ciò andrebbe a confermare l'opinione di Wilhelm Waldeyer, che riteneva questa zona radiata formata da 'bastoncelli' separati da lacune, i quali risultano "impiantati nei nodi della sottostante rete plasmatica", e mano a mano che spariscono "questi si ingrossano ed assumono la forma di corpi plasmatici ramificati"⁸³.

Alla stessa alternanza va soggetto il liquido perivitellino, che si accumula in diverse fasi: al momento della escrezione della massa punteggiata, all'arrivo degli zoospermi ed, infine, al momento in cui si formano i primi solchi di segmentazione, come si evince dalle illustrazioni procurate dai citati Sarasin e da Albert Oppel, salvo il fatto che Todaro obietta l'interpretazione che ne ha offerto il secondo, per cui le cui figure da lui esibite "non sono altro che i primi accenni dei solchi di segmentazione contenenti il liquido perivitellino coagulato dall'azione del liquido fissatore, e non le tracce delle vie percorse dagli zoospermi, come egli ha erroneamente interpretato"⁸⁴. A questo punto l'attenzione si volge ai cambiamenti che interessano il disco proligero, che in questa fase appare composto da una fine rete plasmatica, che si suddivide in due sostanze, una molecolare ed un'altra più grossolana; la prima costituisce il disco proligero in sé, mentre la seconda va a costituire, nelle sue granulazioni di natura vitellina, in guisa di piccole sfere, lo strato che funge da intercapedine con la massa vitellina vera e propria; ma in realtà, nota Todaro, fra le due sostanze c'è solo una differenza di gradazione. Sotto il centro del disco proligero sta un corpo, a forma di cono tronco, che può essere assimilato al nucleo di Pander, tipico dell'uovo della gallina; Todaro esclude che questo corpo possa essere interpretato secondo la pro-

pp. 166-67 pubblicata anche come dissertazione dottorale: *Reifung und Furchung des Reptilien-Eies* [...] (Wiesbaden: C.W. Kreidel's Verlag, 1883).

- 83 Per le tre citazioni Todaro, "Sopra lo sviluppo della Seps Chalcides", cit., p. 91: cfr. Wilhelm Waldeyer, *Eierstock und Ei. Ein Beitrag zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Sexualorgane* (Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1870), pp. 70-71.
- 84 *Ibidem*, cfr. Albert Oppel, "Die Befruchtung des Reptilieneies", *Archiv für mikroskopische Anatomie*, 39 (1892), pp. 215-290 + 4 tavv., pp. 242-243.

posta di Sarasin, che lo considera “come il focolaio del vitello nutritivo (‘Dotterheerde’)”⁸⁵; le sfere vitelline, disseminate nella seconda sostanza, hanno, secondo Todaro, una chiara funzione nutritiva del disco proligero, quando avrà inizio la segmentazione.

Di qui si passa alla fase della fecondazione, che si compie con il distacco dell'ovo dal follicolo; Todaro, dopo aver fatto diligenti osservazioni, può asserire che “in queste ova [...], nello stato normale, non penetra nel disco proligero altro zoosperma all'infuori di quello che si trasforma nel pronucleo maschile”⁸⁶. Avvenuta la fecondazione, comincia la fase della segmentazione, che si inaugura con la formazione del fuso direzionale, ovvero del fuso di segmentazione, in luogo dei due pronuclei, femminile e maschile. Così Todaro fissa i punti essenziali fino ad ora acclarati, potendo inferire quanto segue:

degli zoospermi i quali nel primo stadio della fecondazione si trovano nel liquido perivitellino, uno solo penetra nel plasma del disco proligero, e se in qualche caso abnorme ve ne possano penetrare parecchi, uno solo si trasforma nel nucleo spermatico, cioè nel pronucleo maschile il quale si coniuga col pronucleo femminile per formare insieme il primo fuso di segmentazione: tutti gli altri zoospermi degenerano e spariscono.⁸⁷

Le pagine finali sono dedicate a puntellare la tesi della ‘monospermia’; Todaro in definitiva non ha trovato riscontro alla trasformazione degli zoospermi sovrannumerari in nuclei merocitici, secondo Rückert, o in spermatici accessori, secondo Opperl⁸⁸, ed interpreta

85 Ivi, p. 92; cfr. Sarasin, “Reifung und Furchung”, cit., pp. 165-166.

86 Ivi, p. 95.

87 Ivi, p. 97.

88 Rückert, “Zur Befruchtung des Selachiereies”, cit., pp. 314-315: “Was die Bedeutung derselben anlangt, so halte ich sie für in Umwandlung begriffene Spermatozoenköpfe. Ihre Gestalt, vor allem der Spießan ihrem einen Ende, läßt kaum eine andere Deutung zu. [...] Trotz dieser Übereinstimmung muß mit Rücksicht auf die nächstfolgenden Stadien angenommen werden, daß einer dieser Kerne den männlichen Vorkern darstellt, während die übrigen nichts anderes sind als Merocytenkerne”; Albert Opperl, “Die Befruchtung des Reptilieneies,” *Anatomischer Anzeiger*, 6 (1891), pp. 535-544, p. 539: “In einem Teil der Keimscheiben, die ich für die jüngeren halte, sind beide durch verschiedene Größe und Aussehen noch

questi nuclei come generati dal fuso di segmentazione. Di questi nuclei egli promette una descrizione più dettagliata, nella futura seconda parte della memoria, nella quale mostrerà, come era stato già sostenuto da Rückert e da Kastschenko, che “essi, qualunque sia la forma e grandezza loro, e qualunque sia il numero dei che posseggono, discendono tutti dal primo fuso di segmentazione”⁸⁹. Ma a questa seconda parte, sarà bene anticiparlo, Todaro non darà alcun seguito, salvo trattare dei fenomeni di segmentazione e della formazione dei foglietti germinativi in una occasione convegnistica, ovvero nell’undicesimo Congresso medico internazionale, avutosi a Roma dal 29 marzo al 5 aprile 1894.

Ma per il momento restiamo sul 1891, poiché a fine anno, precisamente il 3 novembre, Todaro recita di nuovo una prolusione intitolata *Il metodo sperimentale nella scienza della vita*; a distanza di un biennio prende le misure su Weismann e ne liquida sommariamente, la distinzione fra plasma somatico e germinale, ritenendo che essa non trova “fondamento nei fatti”, e allineando la sua posizione con quella di Oskar Hertwig⁹⁰; più sfumata e articolata

deutlich voneinander zu unterscheiden, in den übrigen sind sie einander ähnlicher geworden. Der Doppelkern ist von einem mehr oder weniger deutlichen protoplasmatischen Hof mit Strahlung umgeben. In solchen Keimscheiben der Blindschleiche (ich fand solche bei drei Muttertieren) sind eine wechselnde Anzahl von Nebenspermakernen vorhanden”; poi ripetuto in Id., “Die Befruchtung des Reptilieneies”, cit.; inoltre Johann Rückert, “Über physiologische Polyspermie bei meroblastischen Wirbeltiereiern”, *Anatomischer Anzeiger*, 7 (1892), pp. 320-333.

- 89 Todaro, “Sopra lo sviluppo della Seps Chalcides”, cit., p. 101: cfr. Nikolaj Kastschenko, “Zur Frage über die Herkunft der Dotterkerne im Selachierei”, *Anatomischer Anzeiger*, 3 (1888), pp. 253-257 + 1 tav.; Johann Rückert, “Weitere Beiträge zur Keimblattbildung bei Selachiern”, *ivi*, 4 (1889), pp. 353-374 + 1 tav.
- 90 Oskar Hertwig, contrariamente a Weismann, propende per l’ipotesi che ogni cellula embrionale posseda l’intero corredo ‘cromatinico’: Oskar Hertwig, “Vergleich der Ei und Samebildung bei Nematoden. Eine Grundlage für celluläre Streitfragen”, *Archiv für mikroskopische Anatomie*, 36 (1890), pp. 1-138; sul tema cfr. Frederik B. Churchill, “Hertwig, Weismann, and the Meaning of Reduction circa 1900”, *Isis*, 61 (1970), pp. 428-457 e dello stesso cfr. *August Weismann: Development, Heredity, and Evolution* (Cambridge, Mass.: Harvard University Press, 2015).

è la confutazione della teoria dell'idioplasma enunciata da Karl Wilhelm von Nägeli nel 1884, che ha ai suoi occhi il merito di essere “sparso in tutto l'organismo”⁹¹. Todaro giustamente avvisa, che al contrario di Weismann, la cui teoria “non contraddice [quella] Darwiniana, ma tenta di completarla”, von Nägeli “tenta di scalzare il Darwinismo nella sua parte fondamentale”⁹², ovvero nel ruolo della lotta per l'esistenza, che egli riduce a zero, per spiegare la divergenza dei caratteri, essendo questa procedente da un principio direttivo interno all'idioplasma; ma in definitiva c'è un tratto che accomuna von Nägeli e Darwin, per opposte ragioni, ovvero un'inadeguata comprensione dell'azione diretta dell'ambiente, che Todaro ritrova piuttosto Spencer, e che egli pone a fondamento del processo evolutivo così inteso:

Nell'evoluzione organica dobbiamo ammettere una forza interna conservatrice, la forza o il principio dell'eredità, la quale con la generazione trasmette ai discendenti i caratteri degli antenati, caratteri che vengono ripetuti nello sviluppo dell'individuo più o meno modificati in ragione del tempo del loro acquisto e dell'azione di varie forze modificatrici, esterne ed interne, tra le quali primeggia l'azione diretta dell'ambiente. Queste vengono a contrasto: quella conservatrice tende a far passare invariati nei discendenti i caratteri ereditari; quelle modificatrici invece agiscono non solo a variarli, ma anche a cancellarne alcuni e a farne sviluppare altri nuovi, che trasmessi ai discendenti ereditariamente determinano il divenire della specie.⁹³

91 Karl W. von Nägeli, *Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre* (München und Leipzig: Druck und Verlag von R. Oldenbourg, 1884); su di lui cfr. il vecchhio ma ancora valido Albert Frey (hrsg. von), *Die Micellartheorie von Carl Nägeli: Auszüge aus den grundlegenden Originalarbeiten Nägelis, Zusammenfassung und kurze Geschichte der Micellartheorie* (Leipzig: Akademische Verlagsgesellschaft m.b.H., 1928) e il più recente Thomas Junker, “Carl Nägeli und der Anti-Darwinismus: von der Vervollkommnungstheorie zur Makroevolution”, in Menso Folkerts, Stefan Kirschner, Andreas Kühne (hrsg. von), *Pratum floridum: Festschrift für Brigitte Hoppe* (Augsburg: E. Rauner, 2002), pp. 205-219.

92 Todaro, *Il metodo sperimentale nella scienza della vita*, cit., p. 11.

93 Ivi, p. 13.

Ciò detto, Todaro ha continuato a misurarsi con la questione, come dimostra la traccia da una cartolina postale inviata a Dohrn il 5 dicembre 1892: “Vi prego di farmi conoscere a posta corrente l’indicazione precisa della nuova pubblicazione del Boveri sulla maturazione e fecondazione, della quale mi avete parlato ultimamente, poiché ho bisogno di consultarla subito”⁹⁴. La pubblicazione in questione deve essere quella dell’anno in corso, nella quale Boveri dava sostegno alla tesi di Weismann⁹⁵. Non è dato sapere se Todaro abbia poi davvero letto questo articolo di Boveri; ma è certo che, dato l’assunto dell’influenza diretta dell’ambiente, egli abbia continuato a ritenere infondata la tesi del *Keimplasma*; una spia di questo confronto critico è rivelata proprio dall’ appena citato Congresso medico internazionale; l’occasione è offerta dalla lettura di Salvatore Trinchese, che qui si può, poiché estremamente sintetica, riferire nella sua interezza:

Le vescicole direttrici (globuli polari, cellule polari) oltre le finalità attribuite loro dal Weismann ne devono avere un’altra, poiché dopo la loro espulsione continuano a vivere ancora lungo tempo, unite al vitello per un tenace filamento di protoplasma. La loro superficie è irta di sottili e rigidi prolungamenti come quelli degli Eliozi, o munita di tentacoli cavi e di succiatoie simili a quelle delle Acinete e delle Podofrie. Queste appendici si allungano e si accorciano rapidamente e spesso s’incurvano verso il vitello e vi penetrano. Sono evidentemente organi di nutrizione che assicurano la vita delle vescicole direttrici durante i primi periodi dello sviluppo embrionale e non si formerebbero dopo l’espulsione delle vescicole se queste fossero destinate esclusivamente ad espellere il plasma istogeno e parte del plasma germinativo dell’uovo, secondo l’ingegnosa teoria del Weismann. Essendo i loro movimenti molto energici, vi sarebbe un grande sciupio di energia se il loro compito fosse finito colla loro espulsione dall’uovo. È probabile

94 ASZN, I.A.I.1892.T., c. 1r.

95 Theodor Boveri, “Über die Entstehung des Gegensatzes zwischen den Geschlechtszellen und die somatischen Zellen bei *Ascaris megalcephala*”, *Sitzungsberichte der Gesellschaft für Morphologie und Physiologie in München*, 8 (1892), pp. 114-125; per cui cfr. Ariane Dröschner, “Images of cell trees, cell lines, and cell fates: the legacy of Ernst Haeckel and August Weismann in stem cell research”, *History and Philosophy of the Life Sciences*, 36 (2014), pp. 157-186, pp. 166-68.

che le vescicole direttrici toccando, come fanno di tratto in tratto, il vitello, lo eccitano alla segmentazione, o compiano qualche altro ufficio che ancora non ci è dato di conoscere. È certo però che il loro compito non è finito quando sono state espulse dall'uovo.⁹⁶

Le osservazioni di Trinchese sono dirette ad aprire un confronto con il saggio di Weismann dedicato ai due corpi polari, al primo dei quali era stata assegnata la funzione della rimozione “del plasma nucleare ovogenico”, al secondo quella “di una parte del plasma germinale stesso”, procedendo alla riduzione del numero degli idioplasmi ancestrali (“Ahnen-Idioplasmen”)⁹⁷. Nella discussione che segue, Todaro fornisce un particolare che nella sintesi è omissso, ovvero che le vescicole polari, di cui ha trattato Trinchese, sono quattro e non due, il che potrebbe rivelarsi un dato, se confermato, di rilievo “essendoché un tal fatto potrebbe infirmare l'omologia che oggi si ammette fra l'uovo maturato e le vescicole polari, in base alla riduzione cario-agamica e quindi del numero ridotto ed uguale dei cromosomi di ciascuno di questi elementi”⁹⁸.

La lettura offerta a questo Congresso, come si diceva, non è quanto atteso, ma, ad ogni buon conto, è interessante, soprattutto per la parte introduttiva, nella quale Todaro affronta problemi di ordine ge-

96 Salvatore Trinchese, “Nuove osservazioni sulle vescicole direttrici”, in *Atti dell'XI Congresso medico internazionale. Roma. 29 marzo – 5 aprile 1894. Volume II. Anatomia, Fisiologia, Patologia generale e Anatomia patologica* (Roma: Tipografia della Camera dei deputati, 1894), pp. 15-16.

97 August Weismann, “Ueber die Zahl der Richtungskörper und über ihre Bedeutung für die Vererbung”, in Id., *Aufsätze über Vererbung und verwandte biologische Fragen* (Jena: Verlag von Gustav Fischer, 1892), pp. 397-464, p. 463: “Nach meiner Ansicht bedeutet das erste Richtungskörperchen die Entfernung des nach Erlangung der Reife überflüssig gewordenen ovogenen Kernplasmas, das zweite kann hingegen nur die Entfernung eines Theiles des Keimplasmas selbst bedeuten, und zwar in der Art, dass dadurch die Zahl der Ahnen-Idioplasmen, welche es zusammensetzen, auf die Hälfte reducirt wird. Diese Reduction muss auch in den männlichen Keimzellen stattfinden, ohne dass es aber bei diesen schon heute möglich wäre, sie mit Sicherheit auf einen der bisher beobachteten histologischen Vorgänge der Spermatogenese zu beziehen”.

98 *Atti dell'XI Congresso medico internazionale*, cit., p. 16.

nerale, a partire dalla stessa natura del dibattito sui foglietti germinali, per i quali egli afferma chiaramente di non schierarsi fra coloro che guardano al loro valore in stretta relazione al processo di invaginazione, ma che questo debba essere ricercato nella

derivazione dei foglietti germinativi dei vertebrati da quelli rispettivi dei cordati che ne sono lo stipite; come il valore morfologico dei foglietti di questi ultimi debba inferirsi dalla loro rispettiva discendenza da quelli dei celomati ed, in ultima istanza, dalle membrane che formano il corpo dei celenterati. Si può ritenere adunque che il foglietto germinativo esterno di un vertebrato sia omologo a quello di un altro vertebrato o a quello di un cefalocordato, quando si dimostra che tutti e due discendono dal foglietto germinativo esterno del protocordato; e lo stesso dicasi del foglietto germinativo interno.⁹⁹

Rimane, dunque, Todaro saldo al principio filogenetico, però con una torsione, a cui si è già accennato, per cui è conferito un notevole rilievo al fattore fisiologico come motore della evoluzione, secondo quelle indicazioni fornite da Dohrn e da Kleinenberg, secondo le quali è il cambiamento delle funzioni a determinare la ‘successione’ delle strutture morfo-anatomiche: “Ora si sa che il differenziamento morfologico è collegato alla divisione del lavoro fisiologico, per cui i due foglietti germinativi primitivi, ectoderma ed entoderma, che sono i primi due organi a comparire e che nei celenterati rimangono a costituire il corpo dell’animale adulto: l’uno fa le funzioni di relazione e sta posto di conseguenza all’esterno; l’altro occupa l’interno e provvede alla nutrizione”¹⁰⁰. Ma secondo Todaro l’intera questione va ricollocata al momento della segmentazione dell’uovo: è lì che si può sperare di determinare il valore dei foglietti germinativi, a partire cioè dal fenomeno della polarizzazione, che è il primo dif-

99 Francesco Todaro, “Osservazioni e riflessioni sopra la segmentazione dell’ovo e la formazione dei foglietti germinativi sella *Seps chalcides*”, in *Atti dell’XI Congresso medico internazionale*, cit., pp. 38-48, p. 38; segue a pp. 48-49 la discussione fra Todaro stesso, Wilhelm His, il ginevrino August C. F. Eternod, e Kleinenberg.

100 *Ibidem*; sul dibattito circa lo statuto dei foglietti germinali cfr. Jane M. Oppenheimer, “The Non-Specificity of the Germ-Layers”, *The Quarterly Review of Biology*, 15 (1940), pp. 1-27.

ferenzamento morfologico nel processo ontogenetico e che interviene in corrispondenza della localizzazione del vitello nutritivo; il quale, come è noto, è ora preponderante, ora scarso, come nel caso dell'*Amphioxus*, in cui la polarizzazione avviene a conclusione della segmentazione; richiamandosi alle ricerche di Berthold Hatschek¹⁰¹, Todaro rammenta che

nella blastula di questo cefalocordato si possono distinguere due emisferi: l'emisfero animale formato di una serie di piccole cellule plasmatiche contenenti scarsissime granulazioni vitelline; e l'emisfero vegetativo o vitellino, nel quale le cellule contengono in abbondanza il vitello nutritivo e sono perciò più grandi. Nella trasformazione della blastula in gastrula, le piccole cellule plasmatiche rimangono a formare il foglietto germinativo esterno, laddove le grosse cellule vitelline vanno a formare il foglietto germinativo interno.¹⁰²

Ma anche nella successiva derivazione dai due foglietti primitivi vale per Todaro il riferimento alla divisione del lavoro fisiologico, quale stella polare per addivenire ad una chiara determinazione sia dei foglietti primari sia di quelli secondari:

Così il differenziamento del foglietto germinativo primitivo interno in foglietto glandulo-intestinale, in foglietto germinativo medio, o mesoderma, e in corda dorsale, come quello del foglietto germinativo primitivo esterno in foglietto corneo-sensoriale e in foglietto nervoso, o lamina midollare, sono trasformazioni avvenute lentamente e successivamente nel lungo corso della filogenesi unitamente alla divisione del lavoro fisiologico, e trasmesse in eredità ai discendenti nei quali, il processo primitivo secondo cui si sono prodotti questi differenziamenti, processo che in origine potrebbe anche essere stato l'invaginazione, può variare da una specie all'altra ed essere talora totalmente diverso da quello primitivo.¹⁰³

Ma se nell'*Amphioxus* la polarizzazione avviene a fine segmentazione, nei batraci, nei quali la massa vitellina è preponderante, la po-

101 Berthold Hatschek, *Studien über Entwicklung des Amphioxus* (Wien: Alfred Hölder, K.K. Hof- und Universitäts-Buchändler, 1881).

102 Todaro, "Osservazioni e riflessioni", cit., p. 39.

103 *Ibidem*.

larizzazione avviene prima della segmentazione e il differenziamento degli elementi solo a partire dal terzo solco della segmentazione; ma poiché questo solco, nota Todaro, attraversa l'uovo lungo il piano equatoriale, ecco che qui si delinea la medesima opposizione fra un polo animale, che darà luogo al foglietto germinativo esterno, e un polo vegetativo, che darà luogo al foglietto germinativo interno; e ciò basta, ad avviso di Todaro, “per provare l'omologia fra i rispettivi foglietti germinativi primitivi dell'Amphioxus e dei batraci”; e se è vero che nel primo la gastrula si formi per invaginazione polare e negli altri per invaginazione laterale, ed in taluni di questi anche non interamente, ciò è per Todaro irrilevante “poiché potrebbero anche i due mentovati foglietti, come accade in molti casi, formarsi per altro processo, epibolia, concrenza e delaminazione, senza che la rispettiva omologia possa mettersi in dubbio, quando si arriva a provarne la medesima derivazione, che è ciò che interessa sapere”¹⁰⁴. Ma il rimando al cambiamento di funzione e al principio della divisione fisiologica del lavoro serve a Todaro anche per affrontare l'ultima frontiera della biologia sperimentale inaugurata da Wilhelm Roux, e poi ripresa da Oskar Hertwig e da Hans Driesch, che stanno manipolando il processo ontogenetico: ora con la soppressione di uno dei due blastomeri iniziali – è il caso dei celebri esperimenti condotti da Hans Driesch sulle uova di ricci di mare –; ora, per mano di Hertwig, con la compressione delle uova di rana fra due vetrini o mediante la costrizione dello sviluppo in un tubo stretto oppure appese ad un filo di seta, atto ad indurre una inversione fra il polo ed il foglietto corrispondente¹⁰⁵: ebbene per tutti questi fenomeni Todaro

104 *Ibidem*, per entrambi le citazioni.

105 Il riferimento, benché non esplicitato, va agli esperimenti pionieristici di Wilhelm Roux, fra cui, *e. gr.*, “Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryo. 3. Über die Bestimmung der Haupttrichtungen des Froschembryos im Ei und über die erste Teilung des Froscheies, *Breslauer ärztlicher Zeitschrift*, 7 (1885), pp. 64-68, 73-77, 87-88, 100-101, 112-116, 125-128; Id., “Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryo. Über die künstliche Hervorbringung halber Embryonen durch Zerstörung einer der beiden ersten Furchungskugeln, sowie über die Nachentwicklung (Postgeneration) der fehlenden Körperhälfte”, *Virchows Archiv*, 114 (1888), pp. 113-153; quanto ad Hertwig cfr. “Ueber den Werth der ersten Furchungszellen für die Organbildung des Embryo. Experimentelle Stu-

non ritiene si debbano invocare altre cause se non quella per cui a mutata posizione corrisponde una mutata funzione:

E quindi, – così conclude – in conformità al principio che il differenziamento morfologico è collegato col lavoro fisiologico, quei blastomeri ai quali in origine mancava la riserva nutritiva, necessaria a poter funzionare come, elementi del foglietto interno, l'acquistano per via; e quei blastomeri, carichi in origine di vitello nutritivo, se ne sbarazzano come di cosa inutile, dal momento che, per la nuova condizione forzata, debbono dare origine alle cellule del foglietto germinativo esterno.¹⁰⁶

Nel sottolineare la crucialità del cambiamento di funzione, non a caso, nella discussione, che segue la comunicazione, fra quelli che prendono la parola c'è Kleinenberg, il quale evidentemente concorda appieno con Todaro, osservando “che dall'embriologia degli animali inferiori risulta provato abbondantemente che gli elementi giovanili facilmente cambiano i loro rapporti precedenti, e con questo *anche la loro forma*, di maniera che le forme delle cellule devonsi ritenere determinate a preferenza dalla loro funzione e dalla relazione in cui entrano cogli altri elementi”¹⁰⁷.

Venendo alle acquisizioni particolari, Todaro descrive lo stadio del disco germinativo, in cui, come in tutte le uova meroblastiche dei

dien am Frosch- und Tritonei”, *Archiv für mikroskopische Anatomie*, 42 (1893), pp. 662-807 + 5 tavv.; quanto a Driesch cfr. “Entwicklungsmechanik Studien.I. Der Werth der beiden ersten Furchungszellen in der Echinodermen-entwicklung. Experimentelle Erzeugung von Theil- und Doppelbindung. II, Über die Beziehungen des Lichtes zur ersten Etappe der thierischen Formbildung”, *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*, 53 (1892), pp. 160-184 + 1 tav.; d'altro canto Driesch doveva molto alla sua frequentazione presso la Stazione zoologica di Dohrn: cfr. in merito Irmgard Müller, “Die Wandlung embryologischer Forchung von der deskriptiven zur experimentellen Phase unter dem Einfluß der Zoologischen Station in Neapel”, *Medizinhistorisches Journal*, 10 (1975), pp. 191-218, e Alberto Monroy, Christiane Groeben, “The “New” Embryology at the Zoological Station and at the Marine Biological Laboratory”, *Biological Bulletin*, 168 (suppl.) (1985), p. 35-43.

106 Todaro, “Osservazioni e riflessioni,” cit, p. 40.

107 Ovvero dalla “Discussione”, ivi, pp. 48-49 (corsivo nel testo).

vertebrati, si delineano “i primi due solchi, che sono meridionali, [e] che dividono il blastodisco in quattro segmenti uguali”; ma a questa formazione non succede, come nelle uova oloblastiche, l’emersione del solco equatoriale, “ma si formano quattro solchi radiali che dividono in otto settori i quattro segmenti”. In ciascuno dei settori sono presenti otto nuclei, che egli denomina poliformi o vescicolari, equamente distribuiti nella zona animale e nella zona vegetale; e qui ribadisce la sua contrarietà alla tesi di Oppel e di Rückert, circa la provenienza di questi nuclei dagli zoospermi e conferma la loro origine a partire dalla segmentazione; intorno a questi nuclei, infine, Todaro conferma l’osservazione di Louis-Félix Henneguy compiuta sulle uova di trota, secondo la quale questi nuclei si moltiplicano per mitosi, ma in una guisa singolare, formando “figure cariocinetiche pluripolari, tripolari e tetrapolari”¹⁰⁸.

Dagli otto solchi si formano le otto sfere di segmentazione che formano il polo animale; successivamente si determina la blastula con la relativa cavità di segmentazione, al fondo della quale si raccolgono i blastomeri, che daranno corpo al polo vegetativo, andando via via in rovina, per cui “sotto il blastoderma, si viene a formare una nuova cavità alla quale possiamo dare il nome di *cavità vegetativa*”¹⁰⁹. Dopo una serie di divisioni, dalla blastula si origina il blastoderma vero e proprio, che risulta composto da due strati: l’esterno, proveniente dal polo animale, costituito da cellule poliedriche, che darà luogo al corrispettivo foglietto germinativo esterno; lo strato interno, formato dalle cellule provenienti dai blastomeri vitellini, ovvero dal polo vegetativo, che darà, corrispettivamente, origine al foglietto germinativo interno. Di seguito le cellule del foglietto esterno si moltiplicano, producendo cellule cubiche, mentre quelle del foglietto interno si moltiplicano in cellule poliedriche, che si incastrano fra loro e “si accumulano lungo uno degli assi dell’area pellucida; per cui questo si allunga, l’area pellucida da rotonda diviene ovale e nella sua parte media si delinea

108 Todaro, “Osservazioni e riflessioni”, cit., p. 42 anche per le precedenti citazioni; cfr. Louis-F. Henneguy, “Nouvelles recherches sur la division cellulaire indirecte”, *Journal de l’anatomie et de la physiologie normale et pathologiques de l’homme et des animaux*, 27 (1891), pp. 397-423 + 1 tav.

109 Ivi, p. 44.

lo scudo embrionale¹¹⁰. Questo scudo si accresce in una massa che assume le sembianze di una forma convessa, con un solco, nella parte anteriore, che Todaro assimila al solco che Rusconi ha individuato nelle rane¹¹¹. Questo ammasso di cellule dello strato entodermico era stato già notato da Ludwig Will nello sviluppo del gecko, denominandolo 'Primitivplatte', ovvero lamina primitiva, che risulterebbe in corrispondenza del primo accenno del blastoporo¹¹². Todaro conferma la supposizione di Will e la integra notando che la parte del foglietto esterno, che ricopre questa massa cellulare ectodermica, si assottiglia e sparisce; dopo di che la restante parte del foglietto esterno si ripiega e incontra il foglietto interno, al di fuori del solco di Rusconi, e dall'unione si forma un cercine, assai divaricato, che rappresenta le due labbra del blastoporo; queste risultano assai divaricate in corrispondenza della 'lamina primitiva' di Will, che Todaro ritiene essere l'equivalente del turacciolo vitellino dei batraci.

A questo punto si verifica la formazione del cosiddetto canale di Kupffer, secondo la denominazione di Will, che risulta da un invaginamento della parte del solco di Rusconi, che sta fra il labbro anteriore del blastoporo e il turacciolo vitellino. Il predetto canale si apre da un lato, sul blastoporo, e dall'altro finisce in un fondo cieco, su cui si ammassano le cellule cubiche, a sorta di cresta, che si insinuano fra i due foglietti germinativi e daranno corpo al processo cefalico; contemporaneamente, in corrispondenza del labbro anteriore del blastoporo, si addensano un gruppo di cellule, da cui si genererà il mesoderma. Ne segue la sparizione del turacciolo, i cui elementi per mitosi sono serviti all'ingrandimento del canale di Kupffer, che è ora costituito "da una sola serie di cellule cilindriche"; la parte ventrale della massa cellulare, ovvero la 'Primitivplatte' di Will, "si dilamina" e forma "un semplice strato di cellule appiattite", che, continuandosi "in avanti, indietro e sui lati, forma il foglietto glandulo-intestinale", mentre nell'accenno

110 *Ibidem*.

111 Mauro Rusconi, *Développement de la grenouille commune depuis le moment de sa naissance jusque à son état parfait* (Milan: Chez Paolo Emilio Giusti, 1826).

112 Ludwig Will, "Zur Entwicklungsgeschichte des Gecko", *Biologisches Centralblatt*, 10 (1890-91), pp. 592-600.

di mesoderma si profila una fossetta dietro il blastoporo, che è ormai ridotto ad una “piccolissima fessura trasversa”¹¹³.

A questo stadio corrisponde l’allungamento del processo cefalico che si canalizza; sarebbe questo il canale descritto da Lieberkühn, che si può denominare ‘cordale’, il quale si apre posteriormente sul canale di Kupffer ed anteriormente va a saldarsi con il foglietto glandulo-intestinale; entrambi si perforano ed il canale cordale sfocia nella cosiddetta cavità vegetativa¹¹⁴. Quindi si perviene all’ultima fase: il canale cordale, lungo l’asse della parete dorsale, diviene la lamina cordale, che originerà la notocorda; l’originaria massa entodermica, che si trovava ai lati della lamina cordale, forma il mesoderma gastrale; al di sotto di esso, “si dilamina dalla massa predetta il foglietto glandulo-intestinale” e le due suddette parti laterali si saldano nella zona mediana; il canale di Kupffer si risolve nel “canale neurenterico”; la fossetta, che si era formata dietro il blastoporo, si dilegua e le sue anse laterali “si saldano e formano la nota, o stria primitiva, che termina in avanti con una estremità a bottone (il nodo dell’Hensen), in cui si apre il blastoporo”, ovvero il divenuto orificio del canale di Kupffer, il quale “si apre nella cavità sottostante vegetativa” divenendo “la cavità intestinale definitiva”¹¹⁵; nella fase finale di formazione dell’embrione, nel vitello rimangono disseminati alcuni nuclei giganteschi, che “corrispondono a quei nu-

113 Todaro, “Osservazioni e riflessioni”, cit., pp. 46-47.

114 Todaro entra anche nel merito della lunghezza di questo canale: secondo Will è pari a 1,08 mm: cfr. Will, “Zur Entwicklungsgeschichte des Gecko”, cit., p. 596; altra misura ha compiuto in *Lacerta agilis* Karel F. Wenckebach, “Der Gastrulationsprozess bei *Lacerta agilis*”, *Anatomischer Anzeiger*, 6 (1891), pp. 57-61 e 72-77, p. 77: “Es tritt die Gastrulation beim Gecko in noch überzeugender Weise als Einstülpung des oberen Keimblattes auf als bei *Lacerta*, namentlich erreicht der Urdarm eine Länge von 1,08 mm, indem er bei *Lacerta* nur ungefähr 0,4 mm lang wird und sich dann schon auf die oben beschriebene Weise in den subblastoderinalen Raum öffnet”; Todaro conferma l’accorciamento di 0,4 mm, arrivando a dire che “nella *Seps chalcides* è forse anche più corto”: Todaro, “Osservazioni e riflessioni”, cit., p. 47.

115 Ivi, pp. 47-48 anch per le due precedenti citazioni.

clei merocitici del Rückert, che lo Ziegler propone ora chiamare megalonuclei”¹¹⁶.

Si chiude così pertanto la lettura¹¹⁷; ma non del tutto la questione, poiché nell'ambito del medesimo Congresso Todaro interviene ancora in merito alla questione della polispermia, che come ebbe a notare Raffaello Zoja, nel consuntivo bilancio, *Stato attuale degli studi sulla fecondazione*, uscito nel 1897, è, tema seguito da Todaro con peculiare attenzione¹¹⁸. Il destro è fornito dalla comunicazione di Francesco Gasco dedicata all'Axolotl¹¹⁹. Qui Gasco, sulla scorta delle ricerche di Rudolf Fick, di Gustav Born¹²⁰ e dei già citati Opperl e Rückert, si schiera nettamente a favore della poliembriologia fisiologica; Todaro, conseguentemente, formula una serie di obiezioni: una di metodo, ovvero si interroga se Gasco si sia avvalso delle sezioni seriali, per accertarsi dell'entrata multipla dei nemaspermi; inoltre, contesta il fatto che le ricerche di Fick sposino la poliembriologia fisiologica mentre, a suo dire, confermerebbero l'elemento

116 Ivi, p. 48; in realtà Ziegler usa il termine *meganucleus*: cfr. Heinrich E. Ziegler, “Ueber das Verhalten der Kerne im Dotter der meroblastischen Wirbelthiere”, *Berichte der Naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg I.B.*, 8 (1894), pp. 192-209, p. 201: “Ich verwende daher lieber das Wort Meganucleus“.

117 La chiusura ha una coda, che presenta una comparazione con l'uovo di *Gallus domesticus*: “Nel *Gallus domesticus*, nel quale, alla settima ora d'incubazione, ho trovato formato il canale del Kupfer fra il terzo posteriore ed i due terzi anteriori dell'area pellucida, non pare che preceda la distruzione delle cellule ectoblastiche nel luogo corrispondente, come ciò abbiamo veduto accadere nella *Seps chalcides*, e quindi pare che il foglietto germinativo interno, nel *Gallus domesticus*, venga mai allo scoperto e che non si formi il turacciolo vitellino né il canale cordale”: *ibidem*.

118 Raffaello Zoja, *Stato attuale degli studi sulla fecondazione* (Pavia: Prem. Stab. Tip. Succ. Bizzoni, 1897), p. 86.

119 Francesco Gasco, “Nell'Axolotl lo sviluppo normale dell'uovo ed il sesso sono del tutto indipendenti dal numero di nemaspermi insinuatisi nella sfera vitellina”, in *Atti dell'XI Congresso medico internazionale*, cit., p. 81.

120 Rudolf Fick, “Über die Reifung und Befruchtung des Axelotleies”, *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*, 56 (1893), pp. 529-614 + 4 tavv.; Gustav Born, “Biologische Untersuchungen. II. Weitere Beiträge zur Bastardierung zwischen den eiheimischen Anuren”, *Archiv für mikroskopische Anatomie*, 27 (1886), pp. 192-271 + 3 tavv.

da lui sottolineato, ovvero trattarsi di casi patologici o mostruosi¹²¹; Todaro peraltro ricorda il suo mutamento di opinione nella memoria del 1893 riguardo alla penetrazione di più zoospermi, che egli aveva inizialmente ammesso nella nota preliminare, su cui si era nel frattempo appoggiato Fick:

La polispermia fisiologica invece, quale proprietà già acquisita, dovrebbe essere non dipendente da agenti esterni, ma da una forza intima trasmessa ereditariamente, quindi costante nella stessa specie. A me pare che in questi termini sia stata posta la questione per la prima volta dal Rückert nei selaci e dall'Oppel nei rettili, ed in questo senso l'ho intesa anche io nella mia nota preliminare sulla maturazione e fecondazione dell'uovo nella *Seps chalcides* pubblicata nel 1891, che è stata citata dal Fick ed ora dal Gasco in sostegno della polispermia fisiologica. Ma osservazioni successive mi convinsero, che io avevo descritto come filamenti spermatici e teste di zoospermi, filamenti e nodi plasmatici che, nella maturazione, si formano alla parte esterna del disco germinativo e che si colorano intensamente con l'ematossilina e col carminio. Io ho corretto questa mia erronea interpretazione nella memoria pubblicata sullo stesso argomento nel 1893, nella quale ho anche dimostrato essere erronea la teoria della polispermia fisiologica sostenuta dal Rückert e dall'Oppel.¹²²

Si diceva, e d'altro canto è lo stesso Todaro a ribadirlo, che la lettura non rappresenta la promessa continuazione della memoria; benché dunque ancora una volta la ricerca risulti monca, purtuttavia i due tronconi furono attentamente vagliati, ed in special modo il secondo, in virtù di una puntuale traduzione sia in lingua francese sia in lingua tedesca¹²³.

121 *Atti dell'XI Congresso medico internazionale*, cit., p. 82: “Ma il caso o i casi, descritti dal Fick nell'Axolotl, a mio avviso, dicono chiaramente trattarsi di polispermia patologica”.

122 *Atti dell'XI Congresso medico internazionale*, cit., pp. 82-83; il riferimento è a “Sulla struttura, la maturazione e la fecondazione dell'ovo della *Seps chalcides*. Nota preliminare”, cit.

123 Francesco Todaro, “Observations et réflexions sur la segmentation de l'œuf et sur la formations des feuilletts germinatifs du *Seps chalcides*”, *Archives italiennes de biologie*, 22 (1895), pp. I-VII (ma trattasi di una versione abbreviata) e “Beobachtungen und Betrachtungen über die Furchung des Eies und die Bildung der Keimblätter bei *Seps chalcides*”, *Untersuchungen zur Naturlehre des Menschen und der Thiere*, 15 (1895), pp. 520-534.

A prescindere dalle pubblicazioni con un intento consuntivo, pur rilevanti¹²⁴, e le fugaci citazioni¹²⁵, focalizzerò l'attenzione su alcuni studi che affrontano questioni peculiari; fra queste bisognerà tener conto delle osservazioni di Johann Rückert sulla tesi di Todaro concernente la distruzione della cromatina e dei sifoni escretori, che egli accoglie con perplessità, benché si basi solo sulla comunicazione preliminare, non avendo potuto leggere la memoria del 1893, compulsata solo tramite la breve sintesi offerta da Davidoff nello *Zoologischer Jahresbericht* della Stazione Zoologica di Napoli¹²⁶. Con Paul Samassa torna il nodo della polispermia, in merito alla quale egli accetta la veduta di Todaro (peraltro sulla scorta di preparati inviati a lui da parte di Todaro), ma nega che tale conclusione possa essere estesa anche ai selaci, poiché ad opinione di Samassa la formazione del tuorlo in questi pesci avverrebbe secondo una sequenza filogenetica completamente diversa (“in einer ganz anderen phylogenetischen Reihe”).¹²⁷

-
- 124 Johannes Sobotta, “Die Reifung und Befruchtung des Wirbeltiereies”, in *Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte*, hrsg. von Friedrich Merkel und Robert Bonnet, vol. V (Wiesbaden: Verlag von J.F. Bergmann, 1895), pp. 507-561, *passim*; *Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere*, hrsg. von Oskar Hertwig, I, 1.1 (Jena: Verlag von Gustav Fischer, 1906), *passim*.
- 125 N. Federici, “Sull'apparecchio genito-urinario del *Gongylus ocellatus* Forsk.”, *Bollettino della società dei naturalisti in Napoli*, ser. I, 8 (1895), pp. 179-192, p. 184; Luigi Sala, “Experimentelle Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung der Eier bei *Ascaris megalocephala*”, *Archiv für mikroskopische Anatomie*, 44 (1895), pp. 422-98 + 5 tavv, pp. 440 e 476; Hjalmar Grönroos, “Zur Entwicklungsgeschichte des Erdsalamanders (*Salamandra maculosa* Laur.). I. Fortpflanzung, Ovaralei, Furchung, Blastula”, *Anatomische Hefte*, 6 (1896), pp. 154-247 + 4 tavv., pp. 223 e 227.
- 126 Johann Rückert, “Die Chromatinreduktion bei der Reifung des Sexualzellen”, in Friedrich Merkel, Robert Bonnet (hrsg. von), *Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte*, vol. III (Wiesbaden: Verlag von J.F. Bergmann, 1894), pp. 517-583, pp. 566-567; Michael Davidoff, “Vertebrata”, in *Zoologischer Jahresbericht für 1893. Herausgegeben von der Zoologischen Station zu Neapel* (Berlin: Verlag von R. Friedländer & Sohn, 1894), pp. 1-221 (numerazione autonoma), p. 72.
- 127 Paul Samassa, “Studien über den Einfluss des Dotters auf die Gastrulation und die Bildung der primären Keimblätter der Wirbelthiere. I. Selachier”, *Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen*, 2 (1896), pp. 127-168 + 3 tavv., pp. 141-142.

Anni dopo Emil Ballowitz, professore di anatomia presso l'Università di Greiswald, in una monografia dedicata allo sviluppo del marasso, batte sul medesimo tasto, affermando che dalle sue indagini, peraltro incomplete, emergerebbe una conferma della tesi di Oppel e Rückert¹²⁸. Inoltre Ballowitz contesta a Todaro la sua osservazione concernente la formazione *ex novo* dei quattro solchi radiali e di lì degli otto settori, che sarebbero conseguenti dei quattro solchi, che egli ha denominato 'Kalottenfurchen' (solchi di calotta), dunque tutti "meridionali" e non radiali¹²⁹.

Come si è visto, lungo l'intero arco dei temi affrontati nello sviluppo dei mammiferi e dei rettili costante è stato il riferimento al cantiere aperto dei tunicati. Nel capitolo precedente, in chiusura si è rimarcato il duplice arenamento che le ricerche hanno scontato, ovvero la mancata prosecuzione della memoria e l'accantonamento della programmata monografia sulle salpe; come si anticipava, la prosecuzione del programma di ricerca si compie adottando una diversa strategia o meglio una diversa angolazione: in questa nuova modalità Todaro continua ad indagare i rapporti filogenetici fra le salpe ed i tunicati da un canto e i cordati dall'altro *per disiecta membra*, ovvero isolando alcune strutture morfo-anatomiche; in realtà questo approccio non può neanche dirsi diretta conseguenza di quel duplice arenamento, poiché il suo ingresso si è verificato già nel 1884: si potrebbe dunque supporre che egli abbia deciso di proseguire solo lungo questo fronte, inizialmente progettato in parallelo, per il decadere degli altri due cantieri. Prima di intraprendere la ricognizione di questo nuovo percorso, mi soffermerò sull'unico intervento di carattere speciografico, il solo frammento superstite di quel lavoro di messa a punto della sistematica delle salpe, che egli, come si è visto

128 Emil Ballowitz, *Die Entwicklungsgeschichte der Keuzotter (Pelias be-rus Merr.)*. Teil I. *Die Entwicklung vom Auftreten der ersten Furche bis zum Schlusse des Amnios* (Jena: Verlag von Gustav Fischer, 1903), p. 27.

129 Ivi, pp. 37-38; il riferimento è a Louis Agassiz, "First Monograph. I. Essay on Classification. II. North American Testudinata, III. Embryology of the Turtle", in Id., *Contributions to Natural History of the United States of America*, vol. II (Boston-London: Little, Brown and Company-Trübner & Co., 1857), in part. *Embryology of the Turtle*, pp. 451-643.

nella corrispondenza con Dohrn, aveva previsto nella monografia sulle salpe; l'intervento in questione muove dalla constatazione della novità emersa dalla scoperta della generazione alternante di Chamisso, in ragione della quale si è dovuto procedere ad un accoppiamento della forma aggregata e di quella solitaria sotto un'unica specie; il caso in esame riguarda la *Salpa virgola*, di cui era nota per opera di Carl Vogt la sola prole aggregata; ora però, grazie ad una fortunata pesca, occorsa nell'ottobre, Todaro, quando era ospite presso la Stazione Zoologica, ha ritrovato la forma solitaria, che egli denomina *Salpa dolicosoma-virgola*, dandone le caratteristiche: “corpo molle e molto lungo, con due macchie di pigmento rosso a' lati dell'apertura anteriore, quattro nastri muscolari longitudinali e nove trasversali; intestino allungato e teso obliquamente nella cavità del corpo insieme al filetto branchiale cui è accollato”¹³⁰. Il riferimento al filetto branchiale ha un valore diagnostico peculiare, giacché è entrato a far parte dei caratteri distintivi nel momento in cui Cuvier lo ha riconosciuto come tale, in luogo della precedente interpretazione come intestino da parte da Peter Forsskål, al quale si doveva la prima elaborazione dei caratteri distintivi per la diagnosi del gruppo¹³¹.

Non sarà così un caso che il ‘filetto branchiale’ sia il primo degli organi che Todaro prende in considerazione con una breve

130 Francesco Todaro, “Sopra una nuova forma di salpa (*S. dolicosoma*)”, *Atti della R. Accademia dei Lincei. Transunti*, s. III, 8 (1884), pp. 41-43, p. 42; la forma è immediatamente ribattezzata ‘*dolicosoma* Todaro’: cfr. Magar P.A. Traustedt, *Spolia atlantica. Bidrag til Kundskab om Salperne* (Kjøbenhavn: Bianco Lunos Kgl. Hof Bogtrykkeri, 1885), pp. 348 e *passim*; questa forma è molto poco diffusa, come scrive Carl Apstein, *Die Thaliacea der Plankton-Expedition. B. Vertheilung der Salpen* (Kiel und Leipzig: Verlag von Lipsius & Tischer, 1894), p. 32; Id., “Die Salpen der deutschen südpolar-Expedition 1901-1903”, in *Deutsche südpolar-Expedition 1901-1903 im Auftrage des Reichsamtes des Inners*, hrsg. von Erich von Drygalski, IX Band. Zoologie. I. Band. Heft 1 (Berlin: Druck und Verlag von Georg Reimer, 1905), p. 162.

131 Il riferimento è a Peter Forsskål, *Descriptiones animalium, avium, amphibiorum, piscium, insectorum, vermium* [...] (Hauniae: ex officina Mølderi, aulae Typographi, 1775), che ha rappresentato il primo lavoro sistematico sui tunicati.

nota intitolata *Sopra i canali e le fessure branchiali delle salpe*. Il punto di partenza è una osservazione di Huxley, occorsa nel 1851, il quale ha denominato il nastro branchiale ‘ipofaringeo’, negando dunque la sua funzione respiratoria¹³²; questa è stata poi correttamente riconosciuta da Leuckart e da Vogt, notando il primo che “il numero delle striscie cigliate varia nella stessa specie da una forma all’altra”¹³³; il secondo che queste strisce sono “disgiunte lungo la linea mediana ventrale”, e avendo in aggiunta rilevato che “lungo detta si trova nella profondità un vaso longitudinale, che un secondo vaso longitudinale si trova nella parte opposta ed un terzo più grande percorre la parte centrale della branchia”¹³⁴.

Su questa base Todaro ha impostato le sue ricerche, ed ha convenuto che l’acquisizione di Vogt sia risultata decisiva, giacché anche a lui è sembrato

che ciascun arco sia formato da due canali branchiali, uno destro e l’altro sinistro, i quali con una estremità si terminano a fondo cieco verso la linea mediana ventrale, mentre con l’altra vanno manifestamente ad aprirsi con una fessura sulla corrispondente faccia laterale della branchia. Vi sono così due serie di canali branchiali e due serie di fessure branchiali o stigmi, una destra e l’altra sinistra.¹³⁵

Dal punto di vista istologico la parete di questi canali “è fatta da una membranella esterna sottilissima ialina ed elastica (membrana basement) rivestita all’interno da un epitelio. Questa pa-

132 Francesco Todaro, “Sopra i canali e le fessure branchiali delle salpe”, *Atti della R. Accademia dei Lincei. Transunti*, s. III, 8 (1884), pp. 348-350; cfr. Huxley, *A Manual of the Anatomy of Invertebrated Animals*, cit., p. 530; Id., “Observations upon the Anatomy and Physiology of *Salpa* and *Pyrosoma*”, cit., p. 570: “It is proposed, therefore, to call it the hypopharyngeal band, on the supposition that the proper respiratory cavity of the Ascidians answers to an enlarged pharynx”.

133 Ivi, p. 349; cfr. Leuckart, *Zoologische Untersuchungen*, cit., p. 39.

134 *Ibidem*; cfr. Carl Vogt, “Recherches sur les animaux inférieurs de la Méditerranée. Second mémoire. Sur les Tuniciers nageants de la mer de Nice”, *Mémoires de l’Institut nationale genevois*, 2 (1854), pp. 1-102 (numerazione autonoma) + 6 tavv., p. 34.

135 *Ibidem*.

rete si può distinguere rapporto alla branchia in parte esterna e parte interna¹³⁶. Nello stadio embrionale le cellule di questo epitelio non mostrano differenze, riuscendo tutte cubiche, con un nucleo di grosse dimensioni e carenti di una qualunque forma di rivestimento. Più complicata è la situazione negli adulti, che è la seguente

Negli individui adulti, tanto nelle fessure branchiali quanto nei canali, le cellule epiteliali della parete esterna conservano i caratteri primitivi, sono piccolissime e prive di ciglia; al contrario le cellule epiteliali della parete interna, tanto nel primo come nel secondo luogo, sono alte e provviste di un lungo ciglio vibratile colossale. La parete esterna dei canali è così sottile, trasparente e molle, e viceversa le ciglia delle cellule della parete interna (le quali con i loro movimenti vibratili producono nei canali branchiali la corrente d'entrata e d'uscita dell'acqua) sono così grossi e rigidi che, guardando il canale in superficie e specialmente nei punti in cui è ripiegato, queste ciglia sembrano essere scoperte e sollevate sulla superficie, come finora sono state descritte. Però ci si accorge facilmente di questa illusione ottica quando si esaminano i canali nella loro sezione trasversale.¹³⁷

La breve nota si chiude prospettando una prosecuzione, che avrà l'estensione di una memoria:

Sullo sviluppo dei canali branchiali e sulla minuta disposizione dei vasi branchiali io mi riservo di trattarne nella Memoria che pubblicherò. Allora discuterò sul valore metamerico, che, per la disposizione di tali organi, sembra avere la branchia, come pure sulla metameria del corpo di questi animali. Qui posso intanto affermare, che la branchia, nella quale si trovano solamente le fessure e i canali branchiali, è il vero e solo organo respiratorio nelle Salpe; e che la differenza fra la branchia delle Salpe, e quella degli altri Tunicati consiste, non nella mancanza delle fessure branchiali, ma nel fatto che nelle Salpe l'organizzazione della branchia è più elevata.¹³⁸

136 Ivi, p. 350.

137 *Ibidem*.

138 *Ibidem*.

Alla ripresa del tema si dovrà attendere quattro anni, quando cioè nei *Rendiconti* appare il saggio intitolato *Sull'omologia della branchia delle Salpe con quella degli altri Tunicati*. Ma questa non è esattamente la memoria attesa. Intanto, non si affronta il primo tema messo in agenda, ovvero la questione della metameria; inoltre, la sede ospita generalmente delle note preventive, ed infatti come tale è presentata; l'esordio annuncia la risignificazione e la 'scoperta' di altri due organi preposti alla funzione respiratoria, ovvero la "fossa vibratile o cigliata" e il "solco vibratile pericoronale", che Todaro preferisce denominarlo 'solco branchiale'; l'analisi parte esattamente dal secondo, di cui espone in primo luogo la struttura¹³⁹. Di questo solco se ne era già occupato Fol, assegnandogli però una funzione altra, ovvero di cattura di microrganismi, dunque di sussidio alla nutrizione¹⁴⁰. Ma a parere di Todaro, dalla sezione trasversale ottenuta da un esemplare di *Salpa Tilesii* si evincono i seguenti dati che confermerebbero la funzione respiratoria: la formazione di una rete vascolare, a partire da due grossi vasi, la quale "è rivestita da un epitelio sottile, il quale facilita il ricambio del gaz del sangue che corre in essa con quello dell'acqua; e questo fatto, nonché la inclinazione del solco in avanti e la speciale disposizione dell'epitelio vibratile, parlano piuttosto in favore della funzione respiratoria"¹⁴¹. Questo apparato si associa alle stimate branchiali, oggetto della precedente nota; qui Todaro aggiunge ulteriori dettagli circa la sua composizio-

139 Francesco Todaro, "Sull'omologia della branchia delle Salpe con quella degli altri Tunicati, Nota I", *Atti della Reale Accademia dei Lincei. Rendiconti*, s. IV, 4 (1888), pp. 437-444, p. 437; anche in francese: "De l'homologie de la branchie des Salpes avec celle des autres Tuniciers", *Archives italiennes de biologie*, 6 (1889), pp. 369-379.

140 Hermann Fol, "Ueber die Schleindrüse oder den Endostyl der Tunicaten", *Morphologisches Jahrbuch. Eine Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte*, 1 (1876), pp. 221-242 + 1 tavv., p. 235: "Die Rinne ist somit nur unvollständig verschlossen und es quillt fast beständig durch die enge Spalte etwas Schleim hervor, welcher sofort, durch die Wimperstreifen der Rinnenränder, dem Schlunde zugeführt wird. Diese Schleimfetzen beladen sich auch mit den im Wasser der Kiemenhöhle suspendirten Partikelchen, deren Bewegung der Rinne und der Spiraltour entlang bis in den Schlund hinab mit Leichtigkeit verfolgt werden kann".

141 Todaro, "Sull'omologia della branchia delle Salpe", cit., p. 439.

ne e può assicurare la sua presenza in tutte le specie, chiarendone il suo sviluppo, dapprima in forma di “lunghi tubi”; poi “la loro apertura diviene svasata ed imbutiforme”¹⁴². Per giunta, l'epitelio delle stigmate “è formato di cellule cilindriche vibratili, e si continua rispettivamente con le liste cigliate esterne, come ha detto il Fol. A partire dallo stesso fondo, la parete mediale (superiore) della tasca branchiale invece è formata da una serie di piccole cellule trasparenti, come l'epitelio che riveste la metà superiore della superficie del nastro, col quale epitelio si continua”¹⁴³.

A questo punto Todaro affronta il tema centrale, ovvero la possibile comparazione delle strutture respiratorie delle salpe con quelle degli altri raggruppamenti dei tunicati; il primo gruppo che prende in considerazione è quello delle Appendicolarie, poiché di esse si hanno alcune notizie più circostanziate raccolte da Fol, nella ormai classica monografia del 1872, e successivamente da Van Beneden e Julin¹⁴⁴; ne ricava che le due prime fessure branchiali delle Appendicolarie corrispondono esattamente a quelle delle Ascidie, secondo quanto stabilito nel 1871 da Kowalevsky¹⁴⁵. Ma questo vale anche per le Salpe, che hanno “la stessa posizione e la medesima forma e struttura delle stigmate”¹⁴⁶, e soprattutto medesimo è il processo ontogenetico, benché modificato, giacché nelle Salpe, “la cavità cloacale e peribranchiale, invece di risultare dalla fusione di due introflessioni laterali, è formata da due introflessioni successive dell'ectoderma che si sviluppano in tempi diversi”¹⁴⁷; è, dunque,

142 Ivi, p. 441.

143 *Ibidem*; cfr. Fol, “Ueber die Schleindrüse”, cit., p. 231: “Nach aussen findet sich eine Verlängerung der mittleren mit langen Wimpern ausgestatteten Zellenreihe; nach einwärts bilden die beiden, zu einem einzigen verwachsenen Flimmerstreifen, das Dach, und schliessen den Hohlraum zu einer Röhre. An den Endpuneten selbst gehen die beiderseitigen Wülste nicht ineinander über, sondern legen sich bloß zusammen und werden durch kleinere Epithelzellen verbunden”.

144 Édouard Van Beneden, Charles Julin, “Recherches sur la morphologie des Tuniciers”, *Archives de biologie*, 6 (1887), pp. 237-426 + 9 tavv.; la sezione *Les fentes branchiales et les stigmates des Ascidiens*, pp. 401-409.

145 Kowalevsky, “Weitere Studien über die Entwicklung der einfachen Ascidien”, cit., pp. 125-126.

146 Todaro, “Sull'omologia della branchia delle Salpe”, cit., p. 443.

147 *Ibidem*.

la sola seconda introflessione a costituire eccezione, con la formazione di una seconda vescica cloacale, la quale però poi si perfora e si unisce alla prima, per cui ne discende per le salpe, così come per le ascidie, che le “due grandi fessure branchiali sono limitate medialmente dai rispettivi lati del nastro branchiale; lateralmente hanno per limite la parete interna del corpo dell’animale in corrispondenza del punto in cui dalla faringe passa senza alcuna distinzione a rivestire la cavità cloacale”¹⁴⁸; ne consegue che “le due grandi fessure branchiali delle Salpe sono omologhe alle due fessure branchiali delle Appendicularie ed alle due prime fessure branchiali delle Ascidie; come le numerose stimate o fessure branchiali secondarie delle Ascidie e quelle delle Salpe sono omologhe fra loro”¹⁴⁹.

Quanto alla conclusione generale, ovvero alla corrispondenza delle fessure branchiali delle Salpe con quelle degli altri Tunicati, Todaro avvisa la convergenza con Fernando Lahille, in una brevissima comunicazione preventiva¹⁵⁰; va rilevato però che nella memoria conclusiva, sebbene Lahille continui ad accordarsi su quell’assunto, esprime però diverso parere, relegando la funzione respiratoria al solo nastro branchiale e ritenendo perciò ancora valida la tesi della funzione nutritiva per le altre strutture, tanto che nega l’esistenza dei due grossi vasi evidenziati da Todaro¹⁵¹. Ma nel complesso questa omologia incontra il favore di larga parte degli studiosi, come asserisce Salensky, in uno dei rari momenti di sintonia con il siciliano¹⁵².

148 Ivi, p. 444.

149 *Ibidem*.

150 Fernando Lahille, “Contributions à l’étude anatomique des Salpes”, *Société d’histoire naturelle de Toulouse. Bulletin*, 22 (1888), pp. XLIII-XLV, pp. XLIV-XLV, con riferimento alle recenti osservazioni di Todaro: “les deux fentes respiratoires persistent très élargies. La partie dorsale du pharynx présente une rangée d’invaginations paires et symétriques se dirigeant vers la paroi interne de la branchie. Ce sont de véritables hémitrêmes, tels qu’on en rencontre chez les Ascidies. Seulement, chez ces derniers animaux, les fentes respiratoires venant à se fermer, les hémitrêmes se développent et finissent par rétablir les communications entre la cavité péribranchiale et la cavité pharyngienne”.

151 Fernando Lahille, *Contributions à l’étude anatomique et taxonomique des Tuniciers* (Toulouse: Imprimerie Laragrèd et Sebille, 1890), p. 24.

152 Salensky, “Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Synascidien”, cit., pp. 583-584; cfr. Brooks, *The Genus Salpa*, cit., in cui lo statunitense an-

La nota si concludeva prospettando l'ipotesi di seguire il cambiamento di funzione delle fessure branchiali secondarie nel timo dei vertebrati¹⁵³; a prescindere dal fatto che non avrà seguito alcuno, il tema eletto conferma la sua vicinanza alle teorie di Dohrn e di Kleinenberg; d'altro canto, il nome del primo torna nella relazione che Todaro ha presentato nel corso XII Congresso dell'associazione medica italiana tenutosi a Pavia nel settembre del 1887, con titolo *Sull'origine degli occhi dei vertebrati, sul significato dell'epifisi e ipofisi del loro cervello, della fossa ciliata, e della glandola di Hancock dei Tunicati*; l'intervento promette molto; purtroppo a riferirlo è solo il *resumé* assai stringato, che è stato pubblicato negli *Atti* e, pressoché contemporaneamente, in lingua francese nei già citati *Archives italiennes de biologie*; circa questa breve nota, tralasciando la sezione riguardante la formazione degli occhi, che verrà ripresa da Todaro in forma estesa, bisognerà soffermarsi sulle altre strutture, a cui si accenna comunque assai sinteticamente, ovvero: l'epifisi, che Todaro ritiene originante dai due occhi distali;¹⁵⁴ la fossa ciliata, già chiamata in causa nella questione della formazione delle branchie, che qui è riportata ad una estroffessione situata fra la vescicola cerebrale e quella dell'intestino anteriore; questa darebbe

cora una volta ignora il contributo di Todaro, e Karl Heider, "Mittheilungen über Embryonalentwicklung der Salpen", in *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft* (Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1894), pp. 38-48; il distinguo riguarda la derivazione che Todaro traccia delle fessure delle Salpe da quella delle appendicolari, mentre Salensky ritiene che quelle delle salpe derivino dalle fessure delle ascidie: *ivi*, p. 584.

- 153 Todaro, "Sull'omologia della branchia", *cit.*, p. 444: "Dimostrerò nella prossima Nota che le stimate o fessure branchiali secondarie dei Tunicati perdono la funzione respiratoria e divengono il timo dei Vertebrati".
- 154 Francesco Todaro, "Sull'origine degli occhi dei vertebrati, sul significato dell'epifisi e ipofisi del loro cervello, della fossa ciliata, e della glandola di Hancock dei Tunicati" in *Atti del dodicesimo congresso della Associazione medica italiana tenuto in Pavia nel Settembre 1887*, 2 voll. (Pavia: premiata tipografia Fratelli Fusi, 1888), I, pp. 274-276, p. 276: "Secondo lo stesso A. i due occhi distali fondendosi insieme vengono a formare l'epifisi cerebrale dei vertebrati che rimane aderente al tetto ottico; invece dai due occhi prossimali delle Salpe si vengono a sviluppare gli occhi dei vertebrati".

luogo ad una fessura branchiale, che, secondo l'ipotesi di Dohrn, qui accolta, “benché non si apra all'esterno si viene ad aprire sempre sopra una superficie epiblastica”, ovvero sull'ectoderma; lo stesso vale per l'ipofisi: “L'ipofisi cerebrale dei vertebrati d'origine anch'essa epiblastica e la fossa ciliata predetta sono organi omologhi che derivano da un organo comune rappresentato dalla sopra-descritta fessura branchiale dei tunicati”¹⁵⁵; infine Todaro obietta alla interpretazione della ghiandola di Hancock come “ipofisaria” proposta da Charles Julin, in luogo della quale egli ritiene debba trattarsi del rene cefalico:

la ghiandola di Hancock, che Julin descrive come la ghiandola ipofisaria dei tunicati è invece il rene cefalico che rimane permanente per tutta la vita. L'A. appoggia questa sua opinione sulla rassomiglianza della struttura di questa ghiandola col rene cefalico delle Myxine, sulla sua origine epiblastica e sullo sbocco del suo cortissimo condotto escretore nella cloaca, ove si aprono l'intestino coll'apertura anale ed il poro genitale dell'ovaio.¹⁵⁶

155 *Ibidem*; cfr. anche la versione francese, che aggiunge qualche dettaglio in più: Francesco Todaro, “Sur l'origine phylogénétique des yeux des vertébrés et sur la signification des épiphyses et des hypophyses de leur cerveau; de la fosse ciliés et de la glande de Hancock des tunciers”, *Archives italiennes de biologie*, 9 (1887), pp. 55-57, p. 57: “L'hypophyse cérébrale des vertébrés a également une origine hypoblastique, comme le démontrèrent les observations de Dorn sur les téléostiens, et de Hoffmann sur les ophiidiens et les sauriens”; cfr. in merito Christian K. Hoffmann, “Weitere Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien”, *Morphologisches Jahrbuch. Eine Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte*, 11 (1886), pp. 176-219 + 3 tavv.; qui in part. § III. *Zur Entwicklungsgeschichte der Hypophyse*, pp. 189-191; § IV. *Zur Entwicklungsgeschichte der Epiphyse*, pp. 192-197; Anton Dohrn, “Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. II Die Entstehung und Bedeutung der Hypophysis den Teleostien”, *Mittheilungen au der Zoologischen Station zu Neapel*, 3 (1882), pp. 264-275; “III. Die Entstehung und Bedeutung der Hypophysis bei Petromyzon Planeri”, *ivi*, 4 (1883), pp. 172-189 + 1 tavv., p. 177: “Diese unscheinbare Einbuchtung des Ectoderms ist der Beginn der Hypophysis”.

156 *Ibidem*; cfr. Charles Julin, “Étude sur l'hypophyse des Ascidies et sur les organes qui l'avoisinent”, *Revue internationale des sciences biologiques*, 7 (1881), pp. 344-353, p. 348.

Chiude la brevissima nota un'indicazione circa la descrizione di due vescicole uditive, per cui "L'A[utore] infine descrive le due vescicole auditive da lui trovate nella parte posteriore della crosta cerebrale nelle Salpe, l'origine dei nervi, ed altre interessanti particolarità che per brevità si tralasciano"¹⁵⁷.

Nel 1893 Todaro riprende la questione relativa all'organogenesi degli occhi, pubblicando una nota apposita, che esordisce fornendo una prima descrizione dell'apparato visivo:

L'occhio delle Salpe è rimasto ad un grado relativamente basso, al grado cioè in cui non si è sviluppata ancora la lente cristallina, e l'organo in parola è composto dello strato pigmentato e della retina, che si differenziano da un abbozzo comune derivato per delaminazione dalla parte superiore della vescicola cerebrale. È circondato dal mesenchima, che ispessito e rivestito in massima parte dall'epitelio esterno, lo protegge e fa da mezzo diottrico.¹⁵⁸

157 *Ibidem*; queste ricerche, che non hanno avuto corso in termini di esposizione pubblica, furono con ogni probabilità all'origine della comunicazione privata che Todaro fece con Anton Dohrn, secondo quanto riferito da quest'ultimo: "Prof. Todaro machte mich darauf aufmerksam, bei einem Gespräch über diese Verhältnisse, ob nicht die zuerst von H. Müller [...] und nachher von ihm selbst beobachteten und beschriebenen [...] Gehörbläschen in der That auf die Gehörblasen der Wirbelthiere zurückbezogen werden könnten,— woraus sich denn für die Homologisirung der Nerven bei den Salpen festere Anhaltspunkte ergeben würden. Doch ich will mich nicht zu weit auf das Gebiet der, wenn auch sehr plausiblen Vermuthungen einlassen; habe es auch nur gethan, um etwas drastisch die veränderte Lage der Dinge zu bezeichnen, von der aus man jetzt mit dem vollen Rechte einer stabilirten Hypothese von Trigemini, Facialis und Vagus der Ascidien und Salpen reden kann": "Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. IX. Die Bedeutung der unpaaren Flosse für die Beurtheilung der genealogischen Stellung der Tunicaten und des Amphioxus, und die Reste der Beckenflosse bei *Petromyzon*", *Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel*, 6 (1886), pp. 399-432, + 2 tavv., p. 417.

158 Francesco Todaro, "Sull'organo visivo delle Salpe", *Atti della Reale Accademia dei Lincei. Rendiconti della Classe di scienze fisiche, matematiche e naturali*, s. IV, 2 (1893), pp. 374-381, p. 374.

Subito vi soggiunge la diversità di conformazione a seconda delle specie e, in seconda istanza, rispetto al fatto che si tratti di individui della prole solitaria e di quella aggregata¹⁵⁹. L'analisi morfologica ed istologica si concentra sulla struttura dell'occhio primitivo della prole solitaria, di cui fornisce le caratteristiche comuni essenziali, di cui va sottolineata, come si vedrà, la cosiddetta forma a ferro di cavallo:

Nella prole solitaria di tutte le specie l'organo visivo è impari e simmetrico e [...] ha l'aspetto di un corpo lungo, più o meno cilindrico, ripiegato a ferro di cavallo. [...] Di grandezza variabile l'occhio primitivo della prole solitaria nel suo definitivo sviluppo presenta, sulla faccia interna o concava, tre, quattro o sei rigonfiamenti più o meno pronunziati secondo la specie; dei quali rigonfiamenti il paio anteriore ha la forma ovale coll'estremità libera, ingrossata e rotonda, sulla quale si ripiega lo strato pigmentato che si prolunga nella sua faccia interna.¹⁶⁰

Dopo di che Todaro muove a descrivere l'occhio della prole aggregata, che si caratterizza dalla presenza di occhi secondari, ora impari, tre o cinque, ora pari, a seconda delle diverse specie: dell'occhio primitivo e dei secondari Todaro fornisce una descrizione più accurata dei due elementi distintivi, ovvero la retina e lo strato pigmentato; quanto alla prima afferma che

è fatta di due parti, la parte cerebrale e la parte neuroepiteliale: la prima caratterizzata dalla presenza delle fibre del nervo ottico, la seconda dalle cellule visive. Entrambe hanno un sostegno, il quale non è fatto da cellule epiteliali, ma da una sostanza derivata da queste, come la del ganglio cerebrale con la quale si continua. Questa sostanza, tanto per l'origine quanto per la sua peculiare tessitura, ha un perfetto riscontro con la sostanza di sostegno degli occhi dei Vertebrati.¹⁶¹

159 *Ibidem*: “Varia moltissimo da una prole all'altra e, nella prole aggregata, da una specie all'altra, così nella forma esterna come nella intima struttura: nella prole solitaria rimane in tutte le specie allo stadio di occhio primitivo; nella prole aggregata si trasforma in occhi secondari variabili di numero e di struttura, alcuni dei quali sono anche retrocessi e non si presentano che come occhi rudimentali”.

160 *Ivi*, p. 375.

161 *Ivi*, p. 378.

Questa sostanza, che ritiene omologa a quella dei Vertebrati, subisce profonde modifiche al variare, da specie a specie, la maggiore o minore complessità dei corrispondenti apparati visivi, così come a medesime modificazioni incorre lo strato pigmentato, “ch’è molto semplice, presenta alcune modificazioni riguardo alla disposizione delle sue cellule, e riguardo alle qualità del pigmento che in alcune specie è giallognolo, e in altre rosso bruno o ferruginoso. Negli occhi rudimentali questo strato non esiste più”¹⁶². Todaro in definitiva può fornire una complessiva descrizione dell’apparato visivo scandito da quattro strati: a) strato delle fibre nervose (parte cerebrale); b) strato nucleare; c) strato dei bastoncelli; d) strato pigmentato, con la specifica che gli strati b e c sono entrambi propri della parte neuroepiteliale.

Le conseguenze che Todaro trae da questa disamina confermano quanto solamente abbozzato nella relazione del 1887, ovvero la ‘omodinamia’ dell’occhio delle salpe con quello dei vertebrati; in quella sede Todaro aveva già difeso tale conclusione contro due pronunciamenti, uno più lontano nel tempo, risalente al 1875, di Michael M. Ussow, e l’altro, allora coevo, di Charles S. Dolley, secondo i quali l’organo visivo delle Salpe andasse apparentato a quello degli artropodi¹⁶³; nel frattempo il dibattito è proseguito; da un canto Otto Bütschli si è espresso, appena l’anno precedente, a sostegno della affinità con i vertebrati; il ricercatore parte dalla premessa dell’esistenza di un occhio primitivo a guisa di collinetta¹⁶⁴, il quale si

162 Ivi, p. 379.

163 Michael M. Ussow, “Zoologisch-embryologische Untersuchungen”, *Archiv für Naturgeschichte*, 41 (1875), pp. 1-18, in part. p. 10: “Während die s. g. „Ocelli” der Ascidien den Augen der niederen Krebse und Würmer entsprechen, sind die zusammengesetzten Augen der Salpen den Sehorganen der Arthropoda homolog”; Charles S. Dolley, “On the Histology of Salpa”, *Proceedings of the Academy of Natural Science of Philadelphia*, 39 (1897), pp. 297-308 + 3 tavv., p. 307, in cui Dolley parla dell’organo visivo alla stregua di un ‘compound eye’.

164 Otto Bütschli, “Einige Bemerkungen über die Augen der Salpen”, *Zoologischer Anzeiger*, 15 (1892) [1893], pp. 349-353, p. 350: “Bekanntlich sitzen die Augen der Salpen dem Gehirnganglion direct dorsal oder mehr vorn auf, d. h. sie sind, wie die anatomische und ontogenetische Untersuchung ergibt, nur besonders entwickelte Theile dieses Gehirnganglions

presenta in forma non invertita; da questo si sviluppa una coppia di occhi invertiti che, assieme al primo, che funge da corpo centrale, vanno a formare i due bracci dell'occhio a forma di ferro di cavallo; dunque, muovendo dalla constatazione che nelle salpe l'occhio, "originariamente semplice e non invertito si differenzia in tre occhi" concorrerebbe ad evidenziare una sorta di affinità con i tre occhi dei vertebrati¹⁶⁵; a parere di Bütschli il confronto, anzi, illuminerebbe un dato finora rimasto inspiegabile dal punto di vista morfologico, ovvero la presenza di quella "curiosa fessura della coppa oculare" nei vertebrati, che riceverebbe ora una spiegazione se gli "occhi appaiati dei Vertebrati hanno attraversato uno stadio simile a quello delle salpe", per cui la forma originaria non era quella di una vescica oculare, ma appiattita¹⁶⁶; il che peraltro, conclude Bütschli, avrebbe senso, dal momento che la struttura della retina semisferica, convessa verso la luce, sono un *apax* nel regno animale¹⁶⁷.

La serie delle connessioni stabilite da Bütschli sono messe al vaglio da Maynard M. Metcalf e da Ernst Göppert; il primo in buona sostanza obietta circa la derivazione dell'organo visivo a ferro di cavallo dai tre occhi primitivi, i quali, secondo Metcalf sono reperibili solo negli individui della prole aggregata e non in quella soli-

selbst. Im einfachsten Fall findet sich ein einziges dorsales Auge, welches einen mäßig entwickelten hügelartigen Vorsprung darstellt".

- 165 *Ibidem*: "Die eigentümliche Thatsache nun, daß sich bei den Salpen ein ursprünglich einfaches, nicht invertiertes Auge in drei Augen differenziert, welche sich hinsichtlich ihrer Stellung und ihres Baues sehr ähnlich den drei Wirbelthieraugen verhalten, ist jedenfalls überraschend und besitzt wohl sicher eine tiefere morphologisch-phylogenetische Bedeutung".
- 166 Ivi, pp. 352-353: "Wenn jedoch die paarigen Augen der Wirbelthiere ein Stadium durchlaufen haben, welches sich jenem der Salpen ähnlich verhielt, so folgt hieraus, daß sie anfänglich nicht die Gestalt der Augenblase besaßen, in welcher sie jetzt ontogenetisch hervorwachsen, sondern etwa die einer abgeflachten Blase, deren eine Seitenwand zur Retina, die andere dagegen zur Pigmentepithelschicht ausgebildet war".
- 167 Ivi, p. 353: "Eine derartige Betrachtungsweise setzt natürlich voraus, daß der Entwicklungsgang des paarigen Wirbelthierauges, wie er sich jetzt vollzieht, kein ursprünglicher ist, was ja auch aus dem Grunde nicht unwahrscheinlich ist, weil wir halbkugelige, dem Licht, resp. der Linse zugewölbte Retinae sonst nirgends finden".

taria¹⁶⁸; ed inoltre, elemento fondamentale, a parere dell'osservatore statunitense, gli occhi della salpa deriverebbero da una porzione del sistema nervoso non corrispondete a quella dei vertebrati, ovvero da quella viscerale del sistema nervoso; per canto suo Göppert, che ha avuto modo di conoscere il lavoro di Bütschli solo poco prima di mandare il suo saggio in stampa, si limita a rilevare che a partire dalle sue ricerche non gli risulta possibile determinare una differenza fra il supposto occhio non invertito e quelli invertiti¹⁶⁹. Da queste critiche Todaro, ovviamente, prende le distanze; in chiusura del saggio infatti conferma appieno l'omologia, asserendo quanto segue:

Ma posso fin d'ora affermare che tali argomenti non reggono alla critica, e che i caratteri comuni di origine e di struttura fra gli occhi di tutti questi gruppi d'animali possono essere stabiliti con sicurezza. Tali caratteri lasciano supporre, in un comune progenitore, l'esistenza di un occhio, il quale doveva avere press a poco la forma e la struttura, più o meno modificate ma fondamentalmente le stesse, quali si trovano nell'occhio primitivo a ferro di cavallo della prole solitaria della massima parte delle Salpe. Dall'occhio di questo protocordato ciclope possono essere probabilmente discesi: da un canto gli occhi rudimentali e gli occhi secondari delle Salpe aggregate; e dall'altro l'occhio pineale e gli occhi laterali dei Vertebrati.¹⁷⁰

168 Maynard M. Metcalf, "On the Eyes, Subneural Gland, and Central Nervous System in Salpa", *Zoologischer Anzeiger*, 16 (1893 [1894]), pp. 6-10, in part. p. 10; ma qui il dissenso è totale dal momento che Bütschli origina l'occhio primitivo dalla parte dorsale del ganglio.

169 Ernst Göppert, "Untersuchungen über das Sehorgan der Salpen", *Morphologisches Jahrbuch*, 19 (1893), pp. 250-294 + 3 tavv., pp. 290-291.

170 Todaro, "Sull'organo visivo delle Salpe", cit., p. 381; Salensky, da un iniziale accordo con Todaro, finisce per accordarsi con Göppert e Metcalf, rigettando *in toto* l'omologia dell'organo visivo delle salpe a quello dei tunicati: Salenky, "Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Synascidien", cit., p. 569; sul tema si è poi espresso Wladimir Redikorzew, "Über das Sehorgan der Salpen", *Gegenbaurs Morphologisches Jahrbuch. Eine Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte*, 43 (1905), pp. 204-239 + 1 tavv., pp. 206 e 207; Redikorzew obietta a Todaro la derivazione dell'epifisi dall'occhio spaiato e propone la tesi per cui sia stata la coppia di organi visivi a regredire nell'epifisi, nel "während ein andres Paar, welches noch nicht zu funktionieren begonnen hat, sich herausbildet und sich zu den lateralen Vertetbratenaugen entwickelt": (p. 206); ciò nonostante,

Di queste ulteriori prove Todaro, come avvisato in apertura, avrebbe dato giusto spazio in una memoria apposita, che “a motivo delle numerose figure dichiarative che dovranno accompagnarla, tarderà a comparire”¹⁷¹.

Sul piano strettamente evenemenziale, nel 1894 si trova impegnato nella chiamata a Roma di Grassi; ne abbiamo una anticipazione dalla lettera inviata Dohrn datata 24 dicembre, nella quale si rivelano alcuni retroscena delicati, essendo coinvolti Antonio Della Valle e Kleinenberg:

Intanto comincio col dirvi che dei posti di Catania e di Messina che vacheranno in breve, sebbene interpellato da qualcuno, mi sono tenuto riservato. Quanto al posto di Roma, il Grassi, non appena saputa la morte di Gasco chiese il mio appoggio, che non gli ho negato avendo molto stima di lui e ritenendolo superiore a Della Valle che era portato in origine da alcuni per quel posto. Più tardi, cioè nell’ultima ora. Il nome del Della Valle fu sostituito dal nome del Kleinenberg; quindi in ultimo alla Facoltà si votò sui nomi del Grassi e del Kleinenberg. Il Grassi ottenne 12 voti, e Kleinenberg 4. Dopo di questa votazione il Kleinenberg, ch’è stato qui ma che io non ho veduto, si è fatto fare il Decreto di nomina per l’Università di Palermo, essendo stato chiamato al posto di Zoologia e Anat. Comparata da quella facoltà di scienze. E così pare che il Grassi verrà chiamato a Roma.¹⁷²

Radokorzew, differentemente da Metcalf e da Göppert, concorda con la sostanza di Todaro circa l’omologia degli organi visivi delle salpe con quelli dei vertebrati (p. 207); peraltro, questa ipotesi di Todaro è tuttora contemplata come possibile alternativa: cfr. Thurston S. Lacalli, Nicholas D. Holland, James E. West, “Landmarks in the Anterior Central Nervous System of Amphioxus Larvae”, *Philosophical Transactions: Biological Sciences*, 344 (1994), pp. 165-185, p. 182: “Others (e.g. Todaro [...]) considered the amphioxus eye a relict of a more complex eye or eyes in earlier chordates, which is widely accepted as a reasonable possibility, and implies the unpaired condition may have arisen there is some recent morphological support for it secondarily by fusion”.

171 Todaro, “Sull’organo visivo delle Salpe”, cit., p. 374.

172 ASZN, 1.A.I.1894.T., cc. 1r-2r; la doppia soluzione andò in porto; circa l’appoggio pressoché incondizionato a Grassi, si veda la lettera di Todaro al medesimo, datata 3 agosto 1895: “Caro Grassi, Non è possibile che il Baccelli, dopo aver promesso a me personalmente e senza reticenza alcuna d’Anatomia Comparata della R. Università di Roma, il Prof. G.B.

Nel frattempo, nell'anno successivo, il saggio sull'organo visivo, unitamente ai due dedicati alla segmentazione e allo sviluppo dei foglietti germinativi di *Seps chalcides*, gli valgono la vincita del premio per le scienze fisiche e naturali indetto per l'anno 1895 dall'Accademia dei XL; a conferirlo è la commissione composta da Stanislao Cannizzaro, Pietro Blaserna e dall'appena deceduto Salvatore Trinchese, "il quale primo ne fece la proposta"¹⁷³.

Quando nel 1897 Todaro pubblica una nuova nota, questa non contiene la promessa integrazione sull'organo visivo, ma sarà dedicata a ridefinire una parte, quella anteriore, del corpo delle Salpe. Va rilevato che questo ambito di investigazione può dirsi una sorta di estensione di quella dedicata all'organo visivo, giacché questo appartiene al medesimo distretto anatomico. Gli apparati, che sono qui partitamente riesaminati, gli consentiranno "di trovare altri fatti che gioveranno ad una più esatta valutazione degli organi contenuti nella parte anteriore del corpo dei tunicati e dei cordati ed alla soluzione di vari problemi concernenti la morfologia della testa dei vertebrati"¹⁷⁴. L'ufficio della ricerca concerne in prima battuta la genesi della cavità boccale primitiva, che si forma contestualmente alla cavità peribranchiale, la quale si collega all'intestino digestivo; della seconda Todaro avvisa che

nei vertebrati sembra essere andata totalmente perduta, nei cordati e nei tunicati costituisce un organo importante del corpo dell'adulto. Nell'*Amphioxus* e nella larva delle ascidie, essa si sviluppa per invaginazione ectodermica come nello stato originario; ma nelle salpe, come

Grassi, non è possibile dico che voglia venir meno alla parola data. Ma in ogni modo è bene sappia che noi tutti vegliamo; e quindi credo molto opportuno che l'onorevole Canzi risponda subito per mostrarsi informato della quistione e per fargli conoscere che, nell'interesse e nel decoro del Paese, non vi sia altra via che quella sola di chiamare voi alla mentovata Cattedra [...]"; *In onore di Battista Grassi*, cit., p. 194.

173 Cfr. la relazione del conferimento del premio in *Memorie di Matematica e di Fisica della Società Italiana delle Scienze*, s. III, 11 (1898), pp. XIV-XVI.

174 Francesco Todaro, "Sopra lo sviluppo della parte anteriore del corpo delle Salpe", *Atti della Reale Accademia dei Lincei. Rendiconti della Classe di scienze fisiche, matematiche e naturali*, s. V, 6 (1897), pp. 54-61, p. 54.

in altre specie di tunicati, il processo è divenuto così cenogenetico, che difficilmente, senza il lume della filogenesi, si potrebbe riconoscere la sua origine ectodermica.¹⁷⁵

Quanto alla cavità boccale in questione, Todaro rileva la sua esistenza effimera, transitoria per tutti e tre i gruppi animali in questione, per cui le si può assegnare il termine di “paleostoma”. Todaro rileva che nelle salpe il processo di formazione della bocca primitiva è palingenetico, il che equivale ad affermare che si approssima più di altri a quello originario. Non è il caso di seguire nel dettaglio la descrizione del processo; basterà qui tenere a mente lo snodo essenziale ovvero il momento in cui la cavità si oblitera verso l'esterno e si apre invece la comunicazione con l'intestino branchiale, con il quale, infine, si salda e parallelamente si apre un via comunicazione con l'archencefalo; si definisce dunque quella comunicazione del canale, che era stato “scoperta dal Kowalevsky nelle larve dell'ascidie dell'*Amphioxus* e ritrovata dopo dal Salensky anche nell'embrione delle salpe”¹⁷⁶. Per questo canale Todaro suggerisce la denominazione di *canalis paleoneuralis*, in luogo di quello proposto da Kupffer, ovvero *canalis neurentericus anterior*, attribuendogli “il significato di un'antica via di comunicazione del tubo nervoso o midollare, col paleostoma che [...] era un antico vestibulo dell'intestino e del tubo midollare”¹⁷⁷. Dopo di che si forma la bocca secondaria o neostoma, anch'essa per invaginazione dell'ectoderma; nelle more in cui si produce il neostoma, nella parte anteriore della salpa si differenziano gli altri organi; quelli di cui Todaro si incarica di seguire il processo sono i seguenti: la fossa ciliata, la glandola ipofisaria, il solco perifaringeo, il ganglio olfattivo, gli occhi (di nuovo) e il ganglio cerebrale.

Anche in questo caso, non si procederà ad una dettagliata ricognizione delle descrizioni partitamente fornite da Todaro, bastando qui portare l'attenzione sugli snodi fondamentali; primo di tutto la premessa secondo la quale “[t]utti gli organi nervosi della salpa, ganglio cerebrale, ganglio olfattivo occhi e nervi periferici, si sviluppano dalla massa cellulare che forma la regione della volta cerebrale. Dalla regione infundibolare

175 Ivi, p. 55.

176 Ivi, p. 57.

177 *Ibidem*.

[che si è originata dalla cavità cerebrale] non si formano elementi nervosi: questa va sempre più riducendosi nel tempo stesso in cui quella va sempre più crescendo e differenziandosi¹⁷⁸; ma questo ultimo non perde la sua importanza, poiché da esso derivano le due vescicole ipofisarie che daranno luogo “alla parte tubulare della glandula ipofisaria”¹⁷⁹. Le due vescicole pertanto si collegano alla fossa ciliata, derivante “dal fondo cieco della parete dorsale del paleostoma”, mediante un diverticolo, che si assomma a quello emesso dalla vescicola infundibulare; entrambi i diverticoli si aprono sulla vescicola ipofisaria, destra e sinistra; dunque nelle Salpe la glandula ipofisaria è un organo pari, contrariamente da quanto asserito da Metcalf, che la fa discendere solo dall'endoderma branchiale, mentre secondo Todaro essa proviene, mediante i due diverticoli summenzionati, sia dall'infundibulo cerebrale sia dall'ectoderma del paleostoma¹⁸⁰. In questo modo Todaro rimuove l'unicità delle Salpe, promuovendo l'omologia della glandula ipofisaria con quella degli altri raggruppamenti dei Tunicati.

Tornando alla dimensione biografica, durante questo periodo Todaro partecipa ad alcune celebrazioni; nel 1896 pronuncia, in occasione della adunanza solenne del 7 giugno 1896, un discorso intitolato *I lincei e le scienze sperimentali*¹⁸¹; l'anno successivo, il 1897, è l'anno in cui la Stazione zoologica napoletana celebra il venticinquesimo dalla sua fondazione. Todaro, da amico e da senatore, vi partecipa approfondendo tutte le sue energie; e Dohrn riconoscente gli rende i debiti onori, coinvolgendolo come oratore. Il testo della orazione verrà incluso nella *plaquette* dedicata all'evento, che uscirà sia in lingua italiana sia tedesca.¹⁸² Il discorso pronunciato fu inoltre

178 Ivi, p. 58.

179 *Ibidem*.

180 Ivi, p. 59; il riferimento è Maynard M. Metcalf, “The Eyes and Subneural Gland of Salpa”, in Brooks, *The Genus Salpa*, cit., p. 359.

181 Francesco Todaro, *I lincei le scienze sperimentali. Discorso del Socio Francesco Todaro pronunciato nella adunanza solenne del 7 giugno 1896. Onorato dalla presenza delle LL. MM. il Re e la Regina* (Roma: Tipografia della Reale Accademia dei Lincei, 1896).

182 Cfr. *XXV anniversario della fondazione della Stazione Zoologica di Napoli*, (Roma: Società editrice Dante Alighieri, 1897) e *Das jährige Jubiläum*, cit.; fu Dohrn a curare l'edizione tedesca, come si evince dalle parole di Todaro a Dohrn, con cui si felicita della eccellenza della tradu-

pubblicato nella *Vita italiana*¹⁸³, di cui Todaro il 19 aprile, scrivendo a Dohrn, dà un breve ragguaglio soggiungendo quanto segue:

Nel fascicolo del primo maggio della *Vita italiana* uscirà il mio discorso. A questo proposito il Direttore di quel giornale mi ha pregato di procurargli una fotografia della Stazione zoologica, la vostra fotografia e quella del prof. His e del prof. Waldayer, poiché vogliono in quel giornale, facendo la relazione scientifica, illustrarla con la fotografia della Stazione, con la vostra, la mia e quella dei professori His e Waldayer; se sarà possibile averle, altrimenti con la vostra e la mia solamente¹⁸⁴.

Lo stesso anno, precisamente l'8 settembre, Todaro interviene con un discorso pubblico, in occasione della inaugurazione del monumento dedicato a Marcello Malpighi a Crevalcore¹⁸⁵. L'anno si chiude sotto l'insegna delle questioni concorsuali, per le quali Todaro continua a consultarsi ancora con Dohrn, essendo rimasta inadempita la destinazione di Federico Raffaele e di Pio Mingazzini, suo allievo:

Vi ho promesso che nella prossima vacanza verrò a passare qualche giorno con voi [...]. Ma urge ora che io sappia subito cosa ne pensate voi perché ai posti vacanti se ne è aggiunto un altro quello dell'Università di Parma essendo ritirato il Joung [ma Jung] più vecchio. Dunque presentemente abbiano vacanti Palermo, Modena, Parma e Sassari. Per Catania è

zione del suo discorso: "Ho ricevuto l'opuscolo che ho letto con grande diletto. Bravo! La traduzione del mio discorso è veramente eccellente e si vede la mano maestra di chi l'ha fatta. Ve ne ringrazio sommamente": ASZN, I.A.I.1897.T., c. 1r; lettera del 29 giugno 1897.

- 183 "La stazione zoologica di Napoli", *La vita italiana. Rivista illustrata*, n. s., 3,1 (1896-97), pp. 882-890.
- 184 ASZN, I.A.I.1897.T., cc. 1r-v; il pezzo uscirà effettivamente a firma di Pio Mingazzini, *La Stazione zoologica di Napoli ed il XXV anniversario della sua fondazione*, ivi, pp. 924-931, ma senza nessuna delle tre fotografie richieste.
- 185 Il discorso è stato poi pubblicato: cfr. "Marcello Malpighi", *Vita italiana. Rivista illustrata*, n. s., 3,2 (1897) pp. 481-485; poi ristampato, in forma accresciuta, come "Marcello Malpighi nella biologia e nella medicina" in *Marcello Malpighi e l'opera sua. Scritti varii [...] raccolti dal dottor U. Pizzoli* (Milano [et alibi]: Casa editrice Francesco Vallardi, 1897), pp. 199-213.

stato nominato straordinario il Mingazzini, il quale sarebbe disposto di andare invece a Parma. Il Monticelli mi sollecita di raccomandare al Ministero la sua nomina per Modena avendo avuto un voto favorevole ed unanime della Facoltà di scienze naturali di quella università. A me parebbe che potremmo cercare di fare incaricare il Raffaele o per Parma o per Catania nel caso che il Mingazzini si determina di farsi traslocare da Catania a Parma. Rimarrà sempre Palermo, ove ho sentito dire che si vuol dividere la zoologia dall'Anatomia Comparata. In ogni modo sento che si vorrà il concorso da per tutto. Solamente quelli, che hanno il titolo di straordinario, potranno, dietro parere delle rispettive facoltà, venire traslocati. Quelli ai quali manca tale titolo potranno essere solamente incaricati, e com'è naturale questi corrono poi il rischio del concorso per essere titolari della cattedra.¹⁸⁶

Nel 1898 è eletto a preside della Facoltà di medicina e chirurgia, carica che manterrà a vita. Nel 1899 interviene per la celebrazione del primo centenario della morte di Lazzaro Spallanzani e pronuncia un discorso in cui, oltre a dare prova di una conoscenza non spregevole delle fonti primarie, coglie l'occasione per cogliere gli intimi legami che le ricerche spallanzaniane intrattengono con i più recenti sviluppi della biologia¹⁸⁷; traccia una via regia che da Spallanzani, nelle sue indagini sulla rigenerazione unite a quelle dello sviluppo, conduce alla *Entwicklungsmechanik der Organismen* di Wilhelm Roux; e nella fattispecie rileva che gli esperimenti sulla rigenerazione della testa delle lumache – gli unici fra i tanti condotti da Spallanzani sulla rigenerazione di parti di animali che furono contestati – hanno di recente ottenuto un riscontro probativo da Thomas Hunt Morgan¹⁸⁸.

Ma di queste quattro occasioni è la prima, quella lincea, che merita di essere compulsata a dovere, giacché, a prescindere dalle considerazioni storiche, Todaro interviene su un punto cruciale, ovvero la difesa della filogenesi, o per meglio, dire dell'idea che la biologia sia una disciplina storico-causale, a controbilanciare l'approccio squi-

186 Lettera del 12 dicembre: ASZN, I.A.I.1897.T, cc. lv-2v; Raffaele poi sarebbe andato a Palermo e Mingazzini a Catania.

187 Francesco Todaro, *Lazzaro Spallanzani. Estratto dal Supplemento al Policlinico, anno 1899* (Roma: Società Editrice Dante Alighieri, 1899).

188 Ivi, p. 9; il riferimento è a Thomas H. Morgan, "A Confirmation of Spallanzani's Discovery of an Earthworm Regenerating a Tail in Place of a Head", *Anatomischer Anzeiger*, 15 (1899), pp. 407-410.

sitamente meccanico-causale inaugurato da Wilhelm Roux; Todaro invita a non “smarrire il concetto che le fome attualmente viventi sono essenzialmente l’effetto delle cause che hanno operati lentamente e successivamente nel tempo”¹⁸⁹. Nell’esemplificare la necessità di integrare la dimensione storico-evolutiva con quella sincronico-meccanica, Todaro si diffonde in prima battuta sulla questione della struttura del fegato, che da tubulare nei mammiferi adulti si è trasformata in trabecolare (reticolare), “risultato della differenziazione della natura bipolare originaria delle cellule epatiche in una natura multipolare”¹⁹⁰; qui rileva che riferendo Roux “all’azione di ricambio materiale la causa dell’orientazione delle mentovate cellule”, nella sua prospettiva si può solamente “concludere [...] che gli elementi, i tessuti, gli organi sono talmente in correlazione fra loro che non può avvenire mutando negli uni senza apportare necessariamente mutamenti negli altri”¹⁹¹. Ma il motivo intimo di questa modificazione, insiste Todaro, va ricercata nella storia delle trasformazione dell’apparato, mediante una accorta applicazione del metodo induttivo, che si apra ad una vera e propria comparazione delle forme organiche, attraverso la quale non solo “arriviamo a sapere che la forma trabecolare dei Mammiferi adulti è derivata dalla forma tubulare”, ma riusciamo pertanto “a stabilire la parentela degli animali, vale adire, che nell’embrione sono registrati i documenti genealogici della serie degli antenati e che se noi vi sappiamo leggere, ve li tro-

189 Ivi, p. 7.

190 Wilhelm Roux, “Einleitung”, *Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen*, 1 (1895), pp. 1-42, p. 7: “Die Umwandlung des auch bei der Säugethierleber zuerst vorhandenen Schlauchtypus in den späteren Fachwerktypus ist die Folge der Umdifferenzirung der ursprünglichen bipolaren Natur der Leberzellen in eine multipolare Natur, oder: die multipolare Differenzirung der Leberzellen bedingt oder bewirkt die Umordnung dieser Zellen aus dem Schlauchtypus zum Fachwerktypus, wobei das Fachwerk sich zugleich behufs bester Ernährung eng an die schlauchförmigen Blutkapillaren anpasst. Alle diese festen »beständigen Wirkungsweisen« oder »komplexen Komponenten« organischer Gestaltungsvorgänge müssen nun weiterhin nach ihrer Örtlichkeit sowie nach der Zeit, Richtung, Größe ihres Antheiles an den speciellen Gestaltungen der Organismen und in der Art ihrer Wirkung ermittelt werden”.

191 Todaro, *Lazzaro Spallanzani*, cit., pp. 7-8.

viamo, benché più o meno modificati”¹⁹². Dunque, ancora una volta, Todaro si esprime a favore della capacità euristica della filogenesi, pur additando le difficoltà e i tranelli, laddove nota che i tratti modificati “più recenti, sono quelli che sono stampati più chiaramente; mentre è difficile decifrare gli antichi”¹⁹³. E qui torna la questione delle salpe e dei tunicati in generale, con una considerazione generale nella quale Todaro, dopo aver riaffermato la proposizione per cui i tunicati sono correlati ai cordati e ai vertebrati, sborza il profilo dello stipite comune, che, pur mancante nell’archivio dei fossili, può essere ricostruito combinando i caratteri comuni alle tre classi succitate:

La ricostruzione di organismi spariti, che noi possiamo fare collo studio della morfologia, mostra la funzione altissima di questa scienza: la verità di tali ricostruzioni ha avuto qualche volta la conferma nelle successive scoperte zoologiche e paleontologiche. Sui caratteri fondamentali che incontriamo negli embrioni delle Ascidie, dell’*Amphioxus* e dei Vertebrati, noi possiamo con sicurezza affermare che il comune progenitore dei Tunicati, dei Cordati e dei Vertebrati aveva la forma di pesce, possedeva un intestino diviso in parte anteriore prevalentemente respiratoria ed in parte posteriore digestiva; possedeva un corpo diviso in segmenti, una notocorda e un tubo nervoso dorsale, decorrenti dall’estremità anteriore all’estremità posteriore; un vaso longitudinale dorsale arterioso, ed un vaso venoso.¹⁹⁴

Inoltre Todaro si sofferma sulle ricerche circa le cause dell’eredità, per le quali esprime un’apertura di credito; con l’amplificazione degli ingrandimenti dei microscopi si è via via scoperto: il ruolo delle anse cromatiche, che risultano di pari numero sia nell’ovo femminile come nell’elemento maschile; si è determinato “che nella maturazione, il numero delle anse dell’uno e dell’altro elemento generatore, si riduce della metà; e che nella fertilizzazione l’ovo riacquista il primitivo numero di anse cromatiche, per l’aggiunta di quelle maschili”; si è trovato che “in una delle due sfere di segmentazione, le anse cromatiche si frammentano e i loro estremi si eliminano; mentre nell’altra esse si conservano esattamente come nell’ovo ferti-

192 *Ibidem.*

193 *Ibidem.*

194 Ivi, p. 8.

lizzato”; inoltre si è intravisto che il fenomeno si ripete più volte, per cui da una parte si formano delle sfere, in cui le anse si conservano, ed altre nelle quali si reitera la frammentazione e la perdita di sostanza, fino a che si arriva ad “una cellula la quale conserva il numero di anse cromatiche dell’ovo fertilizzato, mentre ne hanno un numero molto maggiore tutte le altre cellule che sono derivate da quelle sfere di segmentazione nelle quali, oltre la frammentazione, era avvenuta anche la diminuzione della sostanza cromatica”¹⁹⁵.

Come si vede Todaro negli anni ha continuato a seguire dappresso gli aspetti più intricati della cariocinesi tanto che nel 1900 affronta di nuovo la questione della segmentazione delle sfere in una soda nota intitolata per l’appunto *La moltiplicazione delle sfere di segmentazione dell’ovo nelle Salpe*; la relazione è presentata in occasione della quattordicesima riunione della Società Anatomica internazionale, tenutasi a Pavia per rendere omaggio a Camillo Golgi¹⁹⁶. Prima di entrare nel merito Todaro, riprendendo quanto già esposto nel discorso linceo, compie un’anamnesi degli ultimi anni di ricerche, da cui emergono alcuni punti fermi, ovvero che “lo sviluppo delle Salpe esce dall’ordinario, e però costituisce un argomento molto difficile; tantoché oso affermare che, nonostante in questi ultimi tempi abbia formato oggetto di numerose ricerche, non è peranco conosciuto ne’ suoi tratti fondamentali”¹⁹⁷. La diversità dello sviluppo delle salpe è tale da non rientrare nemmeno nel tipo delle ascidie, che le sono più prossime:

nelle Ascidie, come si conosce, i primi stadi hanno uno svolgimento regolare: al processo di segmentazione, che finisce con la

195 Per tutte le citazioni, ivi, p. 9.

196 In questo congresso si decise di dar vita all’Unione zoologica italiana, per cui cfr. Riccardo Milani, “L’evoluzione dell’Unione Zoologica Italiana nei cento anni della sua storia” *Italian Journal of Zoology*, 66 (1999), pp. 399-417; Todaro non fu tra i promotori, ma partecipò al Congresso napoletano del 1901 e a quello romano dell’anno successivo, in occasione del quale recitò la prolusione introduttiva.

197 Francesco Todaro, “La moltiplicazione delle sfere di segmentazione dell’ovo nelle Salpe. Con 3 figure“, in *Verhandlungen der Anatomischen Gesellschaft auf der vierzehnten Versammlung in Pavia, vom 18.-21. April 1900* (Jena: Verlag von Gustav Fischer, 1900), p. 194.

formazione della blastula, succede la gastrula, la quale, con la comparsa dell'abbozzo dei primi organi, si trasforma nella larva urodele. Salvo lievi modificazioni, tutta questa prima parte dello sviluppo delle Ascidiè corrisponde a quanto accade nell'Amphioxus, e si lascia comparare con ciò che avviene nei Vertebrati. Il processo speciale, il quale conduce alla formazione del corpo dell'Ascidia adulta, comincia dopo che tale larva si è fissata. Allora si atrofizza e sparisce la parte cordale di essa, e l'Ascidia si sviluppa dalla parte precordale, nella quale si trovano l'intestino cefalico, la cavità peribranchiale che si trasforma in cloaca, e la vescicola cerebrale o sensitiva.¹⁹⁸

Rispetto alle ascidie, continua Todaro, lo sviluppo delle salpe presenta alcune peculiarità tutte sue, ovvero "la formazione della gastrula e della larva urodele, sono interamente soppressi. Alla segmentazione dell'uovo succede direttamente la formazione dell'intestino cefalico, della cloaca e della vescicola sensitiva, il cui complesso costituisce il primo abbozzo embrionale, dal quale, come nella Ascidia, deriva il corpo della Salpa adulta"¹⁹⁹. Questo primo abbozzo è però complicato dalla massiccia presenza di cellule follicolari, per cui esso può dirsi costituito da un insieme di sfere di segmentazioni o blastomeri e di cellule follicolari; si tratta perciò di un uovo a tutti gli effetti, e non di un embrione, come lo hanno giudicato Brooks e Salensky; la ragione di questo equivoco è nata dal fatto "le cellule follicolari si dispongono successivamente in strati, i quali si piegano e ripiegano in vario modo, secondo la specie" e questi ripiegamenti sono stati scambiati dal secondo per i rudimenti degli organi e dal primo per "i modelli, che precedono la formazione dei foglietti germinativi, derivati dai blastomeri"²⁰⁰.

198 *Ibidem*.

199 *Ivi*, p. 195.

200 Brooks, *The Genus Salpa*, p. 27: "Stated in a word, the most remarkable peculiarity of the salpa embryo is this. It is blocked out in follicle cells which form layers and undergo foldings and other changes which result in an outline or model of all the general features in the organization of the embryo. While this process is going on the development of the blastomeres is retarded, so that they are carried into their final positions in the embryo while still in a very rudimentary condition".

Nel ripercorrere il *quid* della questione Todaro torna, come atteso, alla decennale disputa con Salensky, ripartendo dalla prima nota del 1880

in cui feci conoscere che, durante la segmentazione dell'uovo, le cellule del follicolo proliferano, e vengono ad intromettersi fra i blastomeri e a circondarli. Ne risulta così un corpo composto di due elementi diversi, dal quale si vede sorgere più tardi l'embrione. Nonostante che la massa principale di questo corpo fosse costituita di cellule follicolari, tuttavia sostenni che esse cadono in rovina e servono come materiale nutritivo ai blastomeri, dai quali soli provengono le cellule che formano i foglietti germinativi e gli organi della Salpa. Chiamai perciò lecitiche le cellule derivate dal follicolo.²⁰¹

Come è stato ampiamente analizzato in precedenza, Salensky, pur convenendo sui fatti, ne ha ribaltato l'interpretazione, asserendo che i blastomeri vanno in rovina e servono da materiale nutritivo, mentre le cellule follicolari, nel loro ripiegarsi, vanno a formare i foglietti germinativi; rispetto a queste due opposte alternative, chi si è successivamente misurato con la questione, ovvero il citato Brooks, Maynard M. Metcalf, Alexis Korotneff e Karl Heider, hanno convenuto sulle posizioni di Todaro, quanto alla interpretazione delle cellule lecitiche, mentre si discostano sul processo che interessa i blastomeri.²⁰²

201 Todaro, "La moltiplicazione delle sfere", p. 195; cfr. da ultimo Vladimir V. Salensky, "Ueber die Thätigkeit der Kalymnocyten (Testazellen) bei der Entwicklung einiger Synascidien", in *Festschrift zum siebenzigsten Geburtstag Rudolf Leuckarts* (Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1892), pp. 110-120; con calminociti sono ribattezzate le cellule follicolari.

202 Ma questa convergenza, si lamenta Todaro, è avvenuta a spese del riconoscimento della paternità; come giustamente annota, il solo Karl Heider sembra aver letto e compreso la sua posizione, come si evince da Karl Heider, "Über die Bedeutung der Follikelzellen in der Embryonal – Entwicklung der Salpen", *Sitzung-Berichte der Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin – Jahrgang 1893*, pp. 232-242, p. 238: ed anche in "Beiträge zur Embryologie von Salpa fusiformis Cuv.", *Abhandlungen herausgegeben von der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft*, 18 (1895), pp. 367-455 + 6 tavv.; Alexis Korotneff, "Embryologie der Salpa democratica (mucronata)", *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*, 59 (1895), pp. 29-45 + 1 tavv., chem dopo averlo citato in apertura, non ne fa più menzione; quanto a Maynard M. Metcalf vedi "The Follicle Cells in Salpa", *Zoologischer Anzeiger*, 20 (1897), pp. 210-217, che cita Todaro in merito alla frammentazione

Come si è visto, Todaro si riferiva ai blastomeri come a piccoli elementi nucleati, riuniti in cumuli sferici e disseminati nella massa che è formata dalle cellule follicolari o lecitiche; Salensky, lo si è visto, ha obiettato circa la non esistenza di queste cellule nucleate, interpretandole piuttosto come protoplasma granuloso, in cui compaiono pezzi di blastomeri in disfacimento; di qui la diversità di opinioni, poiché per Korotneff il materiale in esame è visto come semplice 'massa vitellina',²⁰³ mentre per Brooks e Metcalf è costituito dai nuclei delle cellule follicolari digerite dai blastomeri, seguiti in questo da Heider.²⁰⁴ A questa serie di opinioni Todaro ribatte che la natura di questi corpi sono da risguardarsi come "elementi di moltiplicazione, ossia piccole cellule derivate dalla moltiplicazione del blastomero".²⁰⁵ Per ribadire la sua tesi, Todaro riferisce delle nuove indagini, compiute su varie specie di *Salpa*, rilevando, per correttezza, che la lettura riferisce di

dei blastomeri in piccole cellule nucleate, ma in effetti non gli riconosce la tesi, che egli sottoscrive, assieme a Brooks, Heider e Korotneff, della funzione nutritiva delle cellule follicolari, in opposizione a quanto sostenuto da Salensky; un caso a parte è costituito da Brooks, il quale dopo aver sbrigativamente liquidato la memoria del 1875, sembra aver deciso di non leggere più alcuna riga di Todaro, come emerge dal citato *The Genus Salpa*.

- 203 Korotneff, "Embryologie der *Salpa* democratica (mucronata)", cit., pp. 33-34; Id., "Zur Embryologie von *Salpa* cordiformis-zonaria und muscolosa-punctata", *Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel*, 12 (1897), pp. 331-352 + 3 tavv., p. 342 dove conferma che si tratti di tuorlo, dunque di massa vitellina.
- 204 Brooks, *The Genus Salpa*, cit., p. 65; ribadita anche a p. 275; Metcalf, "The Follicle Cells in *Salpa*", cit., p. 212: "This statement [di Brooks] I have fully confirmed, as described a few pages beyond. The amitotic division of the migrating follicle cells confer the belief that they are on the road to degeneration, and in the centre of the embryo there are found of masses of such disintegrating cells"; Heider, "Beiträge zur Embryologie von *Salpa* fusiformis Cuv.", cit., pp. 389-390.
- 205 Todaro, "La moltiplicazione delle sfere", p. 197; va rilevato che a cinquanta anni di distanza, negli studi complessivi dedicati alla blastogenesi, la versione di Todaro è apparsa nel complesso più plausibile di quella di Salensky: cfr. in tal senso Paul Brien, "Contribution à l'étude de l'embryogénèse et de la blastogénèse des Salpes", *Recueil de l'Institut zoologique Torley-Rousseau*, 2 (1928), pp. 5-117 + 9 tavv.; Anneliese Stier, "Beiträge zur Embryonalentwicklung der *Salpa* pinnata", *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere*, 33 (1938), pp. 582-632.

quelle condotte sulla sola *Cycosalpa pinnata*; riprende il discorso da quanto ha stabilito in *Studi ulteriori*, memoria nella quale ha provato che “il follicolo ovarico” risulta diviso in una cavità ovarica ed in una embrionale, “separate da una cresta, la cresta proligerica, al di sopra della quale comunicano per uno stretto”; dopo la fecondazione comincia la divisione cariocinetica o mitotica dell’uovo nella cavità ovarica: in una prima fase si originano sei blastomeri, quattro micromeri superiori e due inferiori, fino alla formazione di 9-12 blastomeri [fig. 1]; dopo di che si passa ad una divisione amitotica, ovvero per strozzatura; nel momento in cui i blastomeri transitano nella divisione amitotica, aumenta l’attività fagocitaria, che avviene a spese delle cellule provenienti dalla cresta proligerica e delle cellule lecitiche o follicolari, che si disfanno per divenire materiale di nutrizione; durante la divisione amitotica i blastomeri si comportano nel seguente modo: “nel nucleo, grande e vescicoso, accade la separazione netta del reticolo di linina dalla cromatina, la quale rimane sparsa in questo reticolo sotto forma di granuli di forma e grandezza diversa”²⁰⁶.

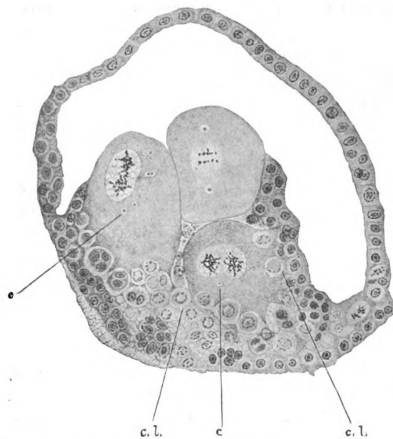


Fig. 1. Sezione longitudinale di un follicolo di *Cycosalpa pinnata* che conteneva nove blastomeri, uno de' quali era in divisione cariocinetica. *c.l.* cellule lecitiche, *c.* centrosomi.

Fig.1. Sezione longitudinale di un follicolo di *Cycosalpa pinnata* che conteneva nove blastomeri, uno de' quali era in divisione cariocinetica. *c.l.* cellule lecitiche, *c.* centrosomi.

Nel protoplasma perinucleare Todaro ha scorto dei piccoli corpuscoli sferici, che egli interpreta come centrosomi, adottando qui la terminologia di Boveri, circondati da un alone chiaro;²⁰⁷ dopo di che inizia il secondo stadio, dove ogni blastomero, ora a forma conica, risulta completamente rivestito dalle cellule follicolari e si struttura su tre zone concentriche attorno al nucleo [Fig. 2]: quella perinucleare, occupata dai centrosomi, quella digestiva e quella raggiata; nello stadio successivo “i centrosomi attirano la cromatina del nucleo” e formano i nuclei-figli, attorno ai quali “si dispone concentricamente il protoplasma, per formare le piccole cellule, derivate dalla divisione amitotica del blastomero” [Fig. 3]²⁰⁸; queste nidiate di cellule inizialmente restano in connessione con il nucleo primitivo mediante ponti protoplasmatici; esse occupano il suo posto e quando questo sparisce, si disfanno anche i ponti e le cellule, immerse in quelle lecitiche o follicolari, si ingrossano, per fagocitosi, a spese di quest'ultime, e si moltiplicano per amitosi.

207 Ovvero i precedentemente denominati corpuscoli polari: cfr. Theodor Boveri, *Zellen-Studien*, Heft. 2. *Die Befruchtung und Theilung des Eies von Ascaris magalocephala* (Jena: Verlag von Gustav Fischer, 1888), in part. cap. VII. *Archplasma und Centrosomen in den beiden primären Furchungskugeln*, pp. 161-167; *Zell-Studien*, Heft. 4. *Ueber die Natur der Centrosomen* (s.l., s.t., 1900); sulla ricezione in Italia cfr. e.gr. Giuseppe Mazzarelli, *Monografia delle Aplysiidae del golfo di Napoli* (Napoli: Tipografia della Reale accademia delle scienze fis. e mat., 1893); Cesare Crety, “Contribuzione alla conoscenza dell’ovo ovarico” *Ricerche fatte nel laboratorio di anatomia normale della R. Università di Roma ed in altri laboratori biologici*, 4, 1894-95 pp. 261-279 + 1 tav.; Andrea Giardina, “Primi stadi embrionali della *Mantis religiosa*”, *Monitore zoologico italiano*, 8 (1897), pp. 275-280; Federico Raffaele, “Osservazioni intorno al sincizio perilecitico delle uova dei Teleostei” *Bollettino della Società di naturalisti in Napoli*, s. I, 12, 1898, pp. 33-69 + 1 tav.; Pietro Bertacchini, “Istogenesi dei Nemaspermi di Triton cristatus”, *Internationale Monatsschrift für Anatomie und Physiologie*, 15, 1898, pp. 161-175, 177-198 + 2 tavv.

208 Todaro, “La moltiplicazione delle sfere”, p. 200.

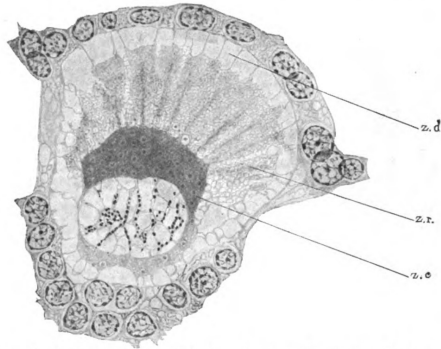


Fig. 2. Un blastomero di *Cyclosalpa pinnata* con la divisione del corpo in tre zone. z.c. zona dei centrosomi, z.r. zona raggiata, z.d. zona digestiva.

Fig. 2. Un blastomero di *Cyclosalpa pinnata* con la divisione del corpo in tre zone.
z.c. zona dei centrosomi, z.r. zona raggiata, z.d. zona digestiva

A questo punto Todaro si chiede, visto l'importante ruolo che risulta conferito ai centrosomi da lui scoperti, se questi siano derivati dai micromeri prodotti durante la divisione mitotica o se siano materiale di cromatina espulso durante la divisione amitotica; Todaro propende per la prima ipotesi, avendo talvolta scorto nell'anello chiaro suindicato "due di questi corpuscoli, uno accanto all'altro, come se derivassero dalla divisione di un precedente centrosoma"²⁰⁹. Da queste nuove acquisizioni Todaro conferma dunque che le cellule follicolari o lecitiche servono da nutrizione e che "il corpo composto di blastomeri e di cellule lecitiche, ritenuto come embrione, non è tale; invece, esso è un organo speciale per la nutrizione e moltiplicazione dei blastomeri, i quali, alla fine di questo lungo processo, si differenziano nelle cellule dei foglietti germinativi, o se vogliamo degli abbozzi dei primi organi del corpo della Salpa"²¹⁰.

209 Ivi, p. 202.

210 *Ibidem*.

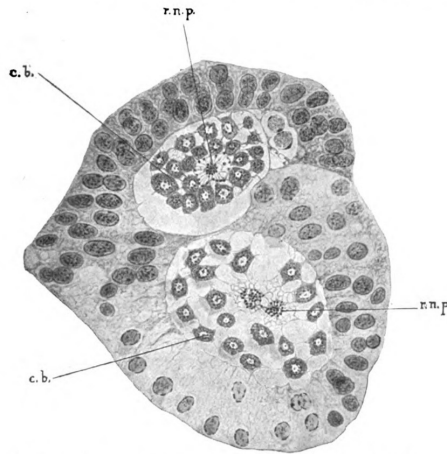


Fig. 3. Sezione rappresentante due cumuli o nidiate di cellule blastomeriche della *Cyclosalpa pinnata*. *r.n.p.* resto del nucleo del primitivo blastomero, *c.b.* cellule blastomeriche.

Le tre figure sono state disegnate colle lenti di Koristka. Ob. ap. imm. omog. 2 mm. Altezza del tubo 160 mm. Oculare comp. 4 nella fig. 1; oc. comp. 12 nella fig. 2; oc. comp. 8 nella fig. 3.

Fig. 3. Sezione rappresentante due cumuli o nidiate di cellule blastomeriche della *Cyclosalpa pinnata*. *r.n.p.* resto del nucleo del primitivo blastomero, *c.b.* cellule blastomeriche.

Le tre figure sono state disegnate colle lenti di Koristka. Ob. ap. imm. omog. 2 mm. Altezza del tubo 160 mm. Oculare comp. 4 nella fig. 1; oc. comp. 12 nella fig. 2; oc. comp. 8 nella fig. 3.

L'anno successivo riprende il filo della ricerca delle omologie: nella nota del 1897 Todaro si era congedato dal lettore, ripromettendosi di affrontare “più tardi sopra le omologie dei vari organi descritti in questa comunicazione”²¹¹ e di chiarire fino a quale punto la sua opinione coincidesse con quella di Kupffer in merito al paleostoma. Ma per l'ennesima volta Todaro non darà seguito alcuno, dirottando la sua attenzione su altra questione, ovvero l'organo renale. Su questo tema interviene due volte: la prima in coincidenza della sua partecipazione alla ‘Seconda assemblea ordinaria’, unita al convegno dell'Unione zoologica italiana, che si

²¹¹ Todaro, “Sopra lo sviluppo della parte anteriore”, cit., p. 61.

tenne a Napoli, dal 10 al 13 aprile 1901 [Fig. 4]; la comunicazione di Todaro, che apre la prima sessione di lavoro, è assieme alle altre, sinteticamente esposta nel *Monitore zoologico italiano*²¹²; per il suo carattere interlocutorio e per l'estrema sintesi, con cui è stata riportata, sarà opportuno spostare l'attenzione sulla seconda nota, pubblicata l'anno successivo, nella quale sono ripresi e di gran lunga approfondite le osservazioni solo imbastite nella comunicazione al convegno²¹³. Più precisamente, l'anno intercorso è stato foriero di un nuovo confronto, sollecitato da Wilhelm Dalgrün, nativo di Hannover, il quale nel 1901 ha pubblicato su *Archiv für mikroskopische Anatomie* l'esito delle ricerche, che ha condotto sotto la guida di Seeliger, preso l'università di Rostock²¹⁴.

212 Francesco Todaro, "L'organo renale delle Salpe", *Monitore zoologico italiano*, 12 (1901), pp. 174-176.

213 In particolare Todaro si era limitato ad indagare l'apparato renale in una sola specie, la *Helicosalpa virgula* e per di più solo in esemplari adulti, come specificava ad Antonio Della Valle, al quale nella discussione successiva all'intervento, chiedendo questi lumi circa la prima origine dello sviluppo, Todaro così gli risponde: "Nella *Helicosalpa virgula*, nella quale ora ha trovato quest'organo, ha potuto studiarlo soltanto nell'adulto e nei giovani individui della catena, che avevano già sviluppati i muscoli e le zone ciliate del nastro branchiale, ma non ha potuto studiare ancora l'organo fin dal suo inizio che avviene molto tempo prima, cioè contemporaneamente ai primi accenni delle fibre muscolari, quando ancora non si sono formate le zone ciliate della branchia": *ivi*, p. 176.

214 È lo stesso Dalgrün a riferire della sede delle sue ricerche: Wilhelm Dalgrün, "Untersuchungen über den Bau der Excretionsorgane der Tunicaten", *Archiv für mikroskopische Anatomie*, 58 (1901), pp. 608-640 + 2 tavv.; qui a p. 637; anticipato con una nota, con medesimo titolo, in *Zoologischer Anzeiger*, 24 (1901), pp. 149-151, anch'essa presente a Todaro.



Fig. 4 - Foto di gruppo scattata in occasione del Congresso napoletano, a bordo del vaporino 'Johannes Müller' della Stazione Zoologica di Anton Dohrn; Todaro è in prima fila, quarto da sinistra

Il saggio è piuttosto corposo e analizza il sistema escretore lungo tutti i raggruppamenti dei Tunicati; alle salpe è dedicato uno spazio nel complesso ridotto, basato su ricerche condotte solo su individui adulti di *Salpa democratica-mucronata* e di *Salpa runcinata-fusiiformis*, a conclusione delle quali Dalgrün ritiene che il rene risulti stranamente nella forma più semplificata, ovvero simile alle vescicole delle Molgulide, benché la caratteristica di organismi natanti lasciasse presagire la presenza di un organo renale ben più sviluppato²¹⁵; nell'istituire questa comparazione con le Molgulidi, Dalgrün si appoggia a quanto era stato stabilito circa il loro apparato renale da Kupffer; ma Todaro giustamente rileva che questa comparazione è impropria poiché in Dalgrün l'apparato renale assolve ad una fun-

215 *Ibidem*: "Das Excretionsorgan der Salpen ist demnach auf sehr niedriger Stufe stehen geblieben. Einzelne Zellen versehen den Dienst wie bei den Botrylliden, obwohl die Annahme, dass gerade bei diesen freischwimmenden Thieren, entsprechend ihrer hohen Organisation, ein gut ausgebildetes Nierenorgan vorhanden sein müsste, a priori gewiss berechtigt erschien".

zione di accumulo, mentre le vescicole delle Molgulide nel quadro offerto da Kupffer, svolgono una funzione segregatrice²¹⁶.

Todaro giustamente rivendica quanto da lui già evidenziato nella comunicazione del 1901, ovvero che le concrezioni uriche non ristagnano all'interno delle vescicole renali, ma “si disgregano in finissime granulazioni, le quali, insieme all'acqua dell'emolinfa delle lacune vascolari, vengono a formare l'urina che si elimina per la via dell'esofago”²¹⁷; anche in questo caso, ci si può dispensare da una ricognizione ravvicinata delle evidenze che Todaro ha raccolto; basterà qui fornire gli snodi principali, ovvero la caratterizzazione complessiva dei diversi organi renali, che risultano essere “organi cavi, i quali contengono l'urina, che viene segregata dalle pareti loro e quindi versata nella cloaca, o direttamente, o indirettamente per la via dello stomaco e dell'esofago. La parete di questi organi è composta di una membrana propria (tunica esterna) e di un epitelio”²¹⁸; quest'ultimo è istologicamente composto da due stratificazioni diverse, una pavimentosa e una cilindrica; mentre alla prima è consegnato l'ufficio di segregare, alla seconda è demandata la funzione “di eliminare dall'organismo i prodotti del ricambio materiale”²¹⁹; la quale funzione si compie all'interno delle cellule dell'epitelio cilindrico, ovverossia tramite il loro corpo protoplasmatico che, accumulandosi nelle cellule il *detritus* urico, si concentra nella loro estremità libera e dà luogo ad “un sottile strato di protoplasma, il quale forma una specie di vescicola che, scoppiando, dà luogo alla fuoriuscita del muco contenente le granulazioni uriche”²²⁰. La nota si conclude sintetizzando i risultati conseguiti, ovvero che “nelle Salpidi si ha la prova diretta dell'eliminazione dei principi specifici

216 Karl W. Von Kupffer, “Zur Entwicklung der einfachen Ascidien”, *Archiv für mikroskopische Anatomie*, 8 (1872), pp. 358-396 + 1 tavv., pp. 377-378, dove Kupffer a sua volta si appoggia alle conclusioni di Krohn che parla della vescicola come un organo simile al rene, ma con una funzione segregatoria, “ein nierenartiges Secretionsorgan”.

217 Francesco Todaro, “Sopra gli organi escretori delle Salpidi”, *Atti della reale accademia dei Lincei. Rendiconti della Classe di scienze fisiche, matematiche e naturali*, s. V, 11 (1902), pp. 405-417, p. 406.

218 Ivi, pp. 412-413.

219 Ivi, p. 413.

220 Ivi, p. 415.

dell'urina per mezzo delle cellule dell'epitelio cilindrico degli organi renali, e si acquista la conoscenza del meccanismo, col quale il corpo protoplasmatico di queste cellule compie tale funzione"²²¹; ne esce dunque un quadro, che ribalta totalmente quanto affermato da Dalgrün, in linea con quanto già rilevato nelle precedenti ricerche, nelle quali Todaro ha inteso da un canto ribadire il carattere tutt'altro che primitivo delle Salpe in relazione alla loro anatomia complessiva, e dall'altro promuovere per ciascuno degli organi considerati la loro omologia con i corrispondenti gruppi dei Tunicati²²².

Anche in questo caso la nota è indicata come interlocutoria di un approfondimento a venire, che però non avrà seguito alcuno.²²³ Nel 1902 gli è affidato il pronunciamento del discorso inaugurale per il III Congresso zoologico, che si tiene a Roma nel novembre; l'occasione si presta per una rievocazione della scienza italiana, dai Lincei, Borelli e Malpighi, per poi arrivare al recente dibattito sulla teoria segmentale del capo dei vertebrati e sulla metameria; Todaro parte dalla scoperta di Balfour del 1876 della cavità cefalica, con cui egli ha impostato embriologicamente l'assunto di Gegenbaur della originaria composizione del cranio in nove segmenti; ma questa teoria andrebbe accordata con l'osservazione che indurrebbe per converso a ritenere che la metameria è attiva solo per il lato dorsale, mentre è passiva per il lato ventrale (detta brachiomeria); ne discende perciò che questa opposizione deve aver investito anche l'anatomia della testa, per cui

221 Ivi, p, 417.

222 Anche questa coppia di lavori fu recensita: Thomas H. Montgomery, "On the Morphology of the Excretory Organs of Metazoa: A Critical Review", *Proceedings of the American Philosophical Society*, 47 (1908), pp. 547-635, p. 561: "Todaro [...] described them for the Salpidae as hollow vesicles in the number of three pairs, to which waste products are carried by the blood corpuscles"; poi da Harold Sellers Colton, "The 'Pyloric Gland' of the Acyidian Botryllus – An Organ of Excretion?", *Biological Bulletin*, 19 (1910), pp. 35-54, p. 46: "In Salpa, Todaro [...] described three pairs of diverticula from the alimentary canal that had the power of taking up carmin. The first pair was in the pharynx, the second pair in the oesophagus and the third pair the pyloric gland".

223 Ivi, p, 406: "Pubblicherò quanto prima le mie ricerche; per ora mi limito a comunicare all'Accademia soltanto i risultati principali".

la branchiomeria, e rispettivamente la formazione degli archi, concorrono certamente a farci conoscere la composizione della testa, ma non spiegano la sua originaria derivazione; essendo stati acquisiti per adattamento secondario. Lo stesso dicasi dei nervi segmentali che divengono tali per la loro distribuzione negli organi segmentali del mesoderma. Il midollo spinale, come tutto il sistema nervoso centrale, non presenta mai carattere metamero in alcun momento della sua esistenza, come taluni hanno sostenuto.²²⁴

Ciò nonostante, nota Todaro, risalendo al tempo più prossimo, la teoria messa in campo da Balfour ha ricevuto un temporaneo appoggio nelle ricerche di Arthur Milnes Marshall e di Jan Willem van Wijhe²²⁵. La teoria segmentale è stata però nel frattempo revocata in dubbio dalle indagini di Dohrn, il quale “ha dimostrato che dei nove segmenti mesodermici che si trovano nello stadio descritto da Van Wijhe i cinque anteriori risultano formati da un numero variabile dei segmenti primitivi dello stadio anteriore; quindi soltanto i quattro seguenti posteriori della testa sono omodinami a segmenti mesodermici del tronco”²²⁶. Le obiezioni di Dohrn, annota Todaro, sono state

224 Francesco Todaro, “Sopra il movimento scientifico della zoologia”, *Nuova Antologia. Rivista di lettere scienze ed arti*, s. IV, 102 (1902), pp. 531-536, p. 535.

225 Arthur M. Marshall, “On the Head Cavities and associated Nerves of Elasmobranchs”, *Quarterly Journal of the Microscopical Science*, 21 (1881), pp. 72-97 + 2 tavv.; “The Segmental Value of the Cranial Nerves”, *Journal of Anatomy and Physiology*, 16 (1882), pp. 305-354 + 1 tav.; molti gli interventi di Jan W. van Wijhe, fra cui *Over het Visceraalskelet en de Zenuwen van den Kop der Ganoiden* (Leiden: S.C. van Doesburgh, 1880); “Ueber die Mesodermsegmente und die Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes”, *Verhandlungen der koninklijke Akademie van Wetenschappen*, 22 (1883), pp. 1-50 (numerazione autonoma) + 5 tavv.; “Ueber die Mesodermsegmente des Rumpfes und die Entwicklung des Exkretionssysteme bei Selachiern”, *Archiv für mikroskopische Anatomie*, 32 (1889), pp. 461-516 + 3 tavv.; “Die Kopfregion der Cranioten beim Amphioxus, nebst Bemerkungen über die Wirbeltheorie des Schädels”, *Anatomischer Anzeiger*, 4 (1889), pp. 558-566; “Ueber Amphioxus”, *ivi*, 8 (1893), pp. 152-172.

226 Todaro, “Sopra il movimento scientifico”, cit., p. 535; fra i tanti contributi di Dohrn, il consuntivo “Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. XV. Neue Grundlagen zur Beurtheilung der Metamerie des Kopfes”,

accolte da Gegenbaur, sebbene alla sua originaria teoria sia venuto ultimamente in soccorso un ampio saggio di Maximilian Fürbringer²²⁷. Ma d'altro canto, l'esemplificazione è servita per ribattere sui temi a lui più cari:

D'altronde ho esposte le due teorie che si riferiscono alla composizione della testa nell'intento di notare che questo problema ha dato origine ad una nuova scienza, la Morfologia, che forma la gloria del secolo ora decorso e costituisce il ramo più importante della zoologia scientifica o almeno quello che ha dato più frutti. Difatti i caratteri morfologici, come ho già detto sopra, sono gli elementi tassonomici essenziali in una classificazione naturale; potendosi per essi, non solo trovare le parentele fra gli esseri viventi, ma giungere alla ricostruzione di forme originarie scomparse. [...] I caratteri morfologici degli organi e le cause fisico-chimiche che ne determinano il variare, donde la continua trasformazione della specie, devono soprattutto interessare le nostre ricerche, con le quali miriamo a scoprire la costituzione, o il meccanismo morfologico ed il determinismo biologico degli organismi, vale a dire, il come ed il perché della forma che presentano gli esseri viventi. Con la morfologia, applicando il processo induttivo fondato sopra l'osservazione dei fenomeni vitali, veniamo a stabilire i principî o le teorie: con la verificaione dell'esperienza, mercè la Embriologia sperimentale, o la Meccanica dello sviluppo degli organismi, ne scopriamo le cause fisico-chimiche che ci danno la certezza obbiettiva.²²⁸

Certo colpisce la posizione di Todaro, che sembra non conoscere titubanze o pentimenti; ma basterebbe discostarsi di poco dal laboratorio, che lui continua a dirigere, per incontrare chi in quello stesso torno di tempo sta agitando più di un ripensamento, ovvero il più giovane, ma ormai non più tanto, collega Grassi, il quale nel 1906, in occasione di una solenne adunanza lincea si accomiatava così

Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel, 9 (1890), pp. 330-434 + 2 tavv.

227 Max Fürbringer, "Ueber die spino-occipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen und ihre vergleichende Morphologie", in *Festschrift zum siebenzigsten Geburtstage von Carl Gegenbaur am 21. August 1896*, dritter Band (Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1897), pp. 349-788 + 8 tavv.

228 Todaro, "Sopra il movimento scientifico", cit., p. 536.

da quella prospettiva, di cui Todaro continuava a difendere quanto meno il valore euristico:

Gloria eterna tributerà l'uomo ai giganti Huxley, Gegenbaur, Haeckel che osarono dar scalata al cielo: l'onore dell'uomo voleva che si tentasse questa impresa; purtroppo – io debbo dire ciò che mi sembra vero, senza lasciarmi sopraffare dalle imponenti scoperte di cui essi furono autori o promotori – con tanti sforzi non riuscirono che a mettere insieme geniali romanzi più o meno storici!²²⁹

Non è dato sapere quale sia stata la reazione di Todaro a siffatte uscite; sappiamo però che nel 1907 Todaro torna a pubblicare una brevissima nota dedicata ad un organo di senso; questo tema sarà l'ultimo della sua diuturna investigazione; andrebbe rilevato che Todaro nelle more non ha abbandonato il progetto di attendere alla sua monografia sulle Salpe; ne abbiamo una testimonianza nella lettera inviata a Dohrn, il primo dell'anno in questione:

229 Giovan Battista Grassi, “La vita. Ciò che sembra ad un biologo”, *Rendiconti della Solenne Adunanza. Atti della R. Accademia dei Lincei*, 2 (1906), pp. 219-39, p. 227; d'altro canto il ripiegamento in Grassi rimontava già da qualche anno addietro: si veda a ritroso *Critica della filosofia zoologica. Discorso per l'inaugurazione dell'anno scolastico 1897-1898 nell'Università di Roma* (Roma: Tipografia Fratelli Pallotta, 1898), e “Metodi e fini della morfologia. Prelezione al corso di Anatomia comparata nella R. Università di Roma”, *Supplemento al Policlinico*, 2 (1896), pp. 796-803, 817-822: p. 803: “La navicella si inoltrò fiduciosa nel mare; i marinai erano giovani e forti, hanno navigato senza requie per molti anni: parecchie volte hanno creduto di esser prossimi ad una nuova America: ma, scindendo i sogni dalla realtà, si deve riconoscere che hanno scoperto soltanto molte isole interessanti, mentre la nave non è arrivata alla meta”, che pure ha nei confronti di Todaro parole di elogio: “Per contrario ebbi ripetutamente occasione di assicurarmi che a Roma è possibile, non dirò fare, perché già fatta, ma concorrere a mantenere in fiore la scuola morfologica fondata dal professore di anatomia. All'insegnamento dell'anatomia umana e dell'embriologia, quei grandi Italiani, che nel 1870 vennero a Roma, chiamarono un siciliano, che, avendo sortito da natura un'attività fenomenale, benché giovanissimo, era già penetrato nei segreti della scienza morfologica che in Italia giaceva, si può ben dire, lettera morta” (ivi, p. 797); d'altro canto, come si è visto, a Todaro Grassi doveva una antica riconoscenza, sia in occasione della chiamata a Catania sia di quella a Roma.

Io sto bene e lavoro. Ho portato quasi a fine la prima parte della mia monografia, che tratta della sistematica della Salpidae. Attendo le figure fatte nello stato vivente da Mercuriani [*sic* per Mercuriano] per tenerne conto nella descrizione delle specie. Se me le farete spedire subito potrò verso la fine di questo mese mandarvi completa questa parte che si potrà stampare, mentre io completerò la II^a parte – Morfologica, e la III^a parte – sviluppo. Per completare queste due parti ho bisogno di fare alcune ricerche che devo fare nelle Salpe allo stato vivente. Per cui verrò a Napoli per alcuni giorni non appena mi avvertirà Salvatore che vi sarà un discreto numero.²³⁰

La lettera fornisce alcuni dettagli inediti che meritano di essere rimarcati, ovvero il concorso di Comingio Mercuriano per la realizzazione delle tavole e l'indicazione del pressoché completamento della prima parte dedicata alla sistematica²³¹; benché non sia possibile ricostruire la forma definitiva che avrebbe preso questa sezione, abbiamo però qualche indizio dalla comunicazione del 1893, dedicata all'organo visivo, nel corso della quale Todaro in nota fornisce un saggio della sua classificazione, che risulta costruita su tre rami distinti, ovvero *Salpa brochenterata*, *Salpa ortoenterata* e *Salpa carioenterata*, basata sulla forma dell'intestino, ovvero a cappio per la prima, rettilineo per la seconda e spiraliforme o nucleiforme per la terza²³².

Ma giacché a seguito di questa lettera il progetto è destinato di nuovo ad eclissarsi, e definitivamente, converrà tornare alla breve nota comunicata nel 1907, che esordisce così: “Negli individui aggregati delle *Salpidae* si trova un organo di senso, che per l'origine, la forma e la struttura rassomiglia ad uno degli organi di senso descritti da F. E. Schulze, nei comuni pesci ossei e nelle larve dei batraci, come organi terminali dei nervi laterali corrispondenti ai bottoni nervosi, che F. Leidig aveva descritto prima nei canali laterali dei

230 ASZN, 1.A.I.1907.T., c. 1r.

231 Non sappiamo se queste tavole furono poi realizzate; in caso positivo furono certamente inviate a Todaro (e perciò disperse), poiché non risultano conservate presso l'Archivio della Stazione Zoologica di Napoli, come mi hanno confermato Christiane Groeben ed Andrea Travaglini, che qui ringrazio.

232 Todaro, “Sull'organo visivo delle Salpe”, cit., nota 1, pp. 375-376.

pesci”²³³. A differenza degli organi in questione, che sono solo pari, questo nelle Salpe è impari ed è, nelle tre specie in cui è stata condotta la ricerca, ovvero in *Helicosalpa virgola*, in *Salpa punctata* ed in *Salpa maxima*, così caratterizzato:

l’organo in parola è molto lungo, traversa tutto lo spessore del mantello di cellulosa e sporge dalla superficie di questo con la sua estremità libera, ingrossata a clava, su la quale l’epitelio diviene spesso e forma la cupula sensitiva. Questa cupula è circondata da un lungo tubo ialino, a parete sottilissima, aperto esternamente ed oscillante nell’acqua in cui nuotano gli animali, come il tubo ialino degli organi laterali dei pesci e dei batraci. Dentro a questo tubo, che nelle *Salpidae* è evidentemente un prolungamento del mantello di cellulosa, si veggono lunghi peli rigidi, i quali con la loro base conica s’impiantano sullo strato epiteliale della cupula sensitiva, e per il loro alto potere rifrangente si mostrano splendenti.²³⁴

Nel 1910, nel corso della quarta riunione della SIPS, tenutasi a Napoli, Todaro torna sull’organo in questione; della comunicazione gli atti forniscono un brevissimo consunto, nel quale però si coglie bene la traiettorie che queste ricerche hanno assecondato, ovvero quella di rendere omologo l’organo con quello che nei vertebrati parrebbe svolgere la funzione dell’equilibrio e dell’orientamento; l’accostamento nasce per via anatomica, giacché come nota Todaro questo apparecchio è fornito dei medesimi “peli cuticulari lunghi, molleggianti e circondati da un’endolinfa chiusa completamente in un tubo ialino”²³⁵. Questa volta il prefissato compito di proseguire le ricerche avrebbe avuto un seguito, e peraltro assai consistente; la Biblioteca dell’ex Istituto di Storia della medicina dell’Università di Roma “La Sapienza” ha conservato in una cartella, contenente

233 Francesco Todaro, “Sopra un particolare organo di senso delle Salpidae”, *Atti della Reale Accademia dei Lincei. Classe di scienze fisiche, matematiche e naturali*, s. IV, 16 (1907), pp. 575-576, p. 575.

234 Ivi, p. 576.

235 Francesco Todaro, “Sopra un nuovo organo di senso nelle «Salpidae», in *Atti della Società italiana per il progresso delle scienze pubblicati per cura dei soci Reina, Pirotta, Folgheraiter, Tieni. Quarta riunione, Napoli – dicembre 1910* (Roma: Società Italiana per il Progresso delle Scienze, 1911), pp. 669-670, p. 669.

alcune carte inedite di Francesco Todaro, i documenti di questa sua ultima fatica, che non è giunta alla stampa. Lo studio doveva apparire nel volume diciannovesimo delle *Ricerche* nel 1916²³⁶; a prescindere dall'esito patito, le ricerche in corso erano senz'altro segno della passione, con cui Todaro, ormai settantasettenne, si dedicava alla vita in laboratorio; non a caso, allo scoccare fatidico del pensionamento, nel 1914, il Ministero accolse l'istanza per proseguire lo stato di ordinario, adducendo a prova, oltre i progressi meriti scientifici, il suo perdurante entusiasmo²³⁷.

Il lavoro era previsto in due sezioni; la parte generale, volta a collocare l'organo in questione nel quadro della sua possibile filogenesi; la parte speciale, nella quale Todaro svolgeva l'organogenesi e l'istogenesi del medesimo; della prima parte Todaro era in realtà venuto a capo, poiché lo stato della documentazione conservata coincide con quello di una bozza di stampa, minuziosamente corretta ed estesamente annotata a margine; della parte speciale è sopravvissuta una bozza dattiloscritta, comunque in via di ultimazione; mancano purtroppo le tavole previste, che avrebbero senz'altro fornito un corredo illustrativo adeguato.

Da questo lavoro incompiuto emerge che nel frattempo Todaro ha riconosciuto nell'organo, da lui inizialmente ritenuto come nuovo, lo stesso apparato descritto nel 1876 dal biologo russo Michael M. Ussow del 1876, poi da Arthur Bolles Lee del 1891 ed, infine, dall'argentino Miguel Fernández nel 1908, il quale però mostra di sconoscere del tutto i due precedenti²³⁸. Quanto alle ac-

236 Di questo *dossier* ho procurato l'edizione: cfr. "A Chapter in the Debate on Chordate Phylogeny: Unpublished Papers by Francesco Todaro on a Sense Organ in The Tunicates", *Nuncius*, 37 (2022), pp. 421-478.

237 Le carte dell'istanza sono conservate in ACS, Ministero Pubblica Istruzione, Direzione Generale Istruzione Superiore. Fascicoli Personale Insegnante, II versamento, 1a serie, busta 143.

238 Михайло Михайлович Усов, "Прибавления к Познанию Организации Оболочников", *Известия Императорского Общества Любителей Естествознания, Антропологии и Этнографии*, 18 (1876), pp. 1-62 (numerazione autonoma) + 9 tavv.; Arthur Bolles Lee, "On a Little-known Sense-organ in Salpa", *Quarterly Journal of Microscopical Science*, 33 (1891), pp. 89-97 + 1 tav.; Miguel Fernández, "Über zwei Organe junger Kettensalpen", *Zoologischer Anzeiger*, 32 (1908), pp. 321-328.

quisizioni, nella parte generale si delinea, nella sua compiutezza, il tentativo, cui si accennava, di ricomporre la sequenza filogenetica dell'organo di senso; Todaro si muove con disinvoltura in questo *mare magnum*, attraversando una letteratura ormai disseminata nei principali laboratori del nuovo e vecchio continente; ne ripercorre l'insorgenza nei molluschi, nei celenterati, per fissare lo stadio della salpe e dei tunicati inteso a cerniera dello sviluppo successivo nei vertebrati; se mai giunto a stampa, certo sarebbe caduto in un panorama profondamente mutato, in cui le iniziali perplessità di Grassi sono divenute moneta corrente: solo quattro anni dopo l'eventuale uscita, ovvero nel 1920, Marco Fedele, biologo napoletano, assiduo frequentatore della Stazione zoologica, destinato a divenire uno specialista dei Tunicati, pubblica un saggio dedicato allo stesso organo di senso²³⁹; ma ormai non più indagato come Todaro, "in cui egli trova, seguendo le sue vecchie idee sui rapporti filogenetici con i Vertebrati, similitudini con organi di senso dei Pesci ossei e larve di Batraci"²⁴⁰:

239 Marco Fedele, "Nuovo organo di senso nei Salpidae", *Monitore zoologico italiano*, 31 (1920), pp. 10-21 + 1 tavola; su di lui cfr. Maria B. D'Ambrosio, in *Diz. biogr. ital.*, s.v.

240 Ivi, p. 12; va rilevato che, a prescindere dalla distanza qui segnalata rispetto all'approccio filogenetico, Fedele con il tempo si è espresso in toni assai più lusinghieri su Todaro: cfr. "Le asimmetrie neuro-sensoriali e i limiti e significato della 'enantiomorfia' nelle salpe aggregate", *Archivio zoologico italiano*, 24 (1937), pp. 443-526; ad ogni buon conto la proposta di Todaro di considerare l'organo in questione come collegabile alla linea laterale dei vertebrati risulta fra quelle contemplabili a distanza di tempo: cfr. Mary Whitear, "Some remarks on the ascidian affinities of Vertebrates", *Annals and Magazine of Natural History*, s. XII, 113 (1957), pp. 338-348, p. 344: "Todaro suggested that the organ he described in Salpa resembled the lateral line organs of aquatic vertebrates, and indeed the only essential difference between such sense organs in uro-chordates and the acoustico-lateralis organs in vertebrates is that in the former the bristle-bearing cells are sensory nerve cells whereas in the latter they are epithelial sensory cells. In the vertebrates external sensory nerve cells are found only in the olfactory epithelium, whereas in urochordates they are widespread, and probably subserve both mechanical and chemical stimuli, in the "invertebrate" way".



BIBLIOGRAFIA

Fonti manoscritte

- ASZN = Archivio Storico della Stazione Zoologica Anton Dohrn di Napoli
ACS = Archivio Centrale dello Stato, Roma

Fonti a stampa

- XXV anniversario della fondazione della Stazione Zoologica di Napoli*, (Roma: Società editrice Dante Alighieri, 1897)
- Agassiz, Alexander, "Haeckel's Gastraea Theory", *American Naturalist. An Illustrated Magazine of Natural History*, 10 (1876), pp. 73-75
- Agassiz, Alexander, Whitman Charles O., "The Development of osseous fishes. II. The pre-embryonic stages of development", *Memoirs of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College*, 14 (1889), pp. 1-40 (numerazione separata)
- Agassiz, Louis, "First Monograph. I. Essay on Classification. II. North American Testudinata, III. Embryology of the Turtle", in Id., *Contributions to Natural History of the United States of America*, vol. II (Boston-London: Little, Brown and Company-Trübner & Co., 1857)
- Albini, Giuseppe, *Trattato delle funzioni riproduttive e d'embriologia* (Napoli: Stabilimento tipografico Vitale, 1868)
- Andres, Angelo, Giesbrecht Wilhelm, Mayer, Paul, "Neuerungen in der Schneidetechnik", *Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel*, 4 (1883), pp. 429-436
- Annuario della Istruzione pubblica del Regno d'Italia pel 1865-1866* (Firenze: Tipografo del Regno d'Italia G. Faziola e C., 1866)

- Annuario della R. Università degli studi di Roma per l'anno scolastico 1872-1873* (Roma: Stabilimento G. Civelli, 1873)
- Annuario della R. Università degli studi di Roma per l'anno scolastico 1880-1881* (Roma: Stabilimento Civelli, 1881)
- Apstein, Carl, *Die Thaliacea der Plankton-Expedition. B. Vertheilung der Salpen* (Kiel und Leipzig: Verlag von Lipsius & Tischer, 1894)
- “Die Salpen der deutschen südpolar-Expedition 1901-1903”, in Erich von Drygalski (hrsg. von), *Deutsche südpolar-Expedition 1901-1903 im Auftrage des Reichsamtes des Inners*, IX Band. Zoologie. I. Band. Heft 1 (Berlin: Druck und Verlag von Georg Reimer, 1905)
- Atti del V° congresso generale della Associazione medica italiana tenuto in Roma dal 15 al 22 ottobre 1871* (Roma: Stabilimento tipografico di G. Via, 1872)
- Babuchin, Alexandr I., “Das Geruchorgan”, in *Handbuch der Lehre von den Geweben des Menschen und der Tiere*, hrsg. von Salomon Stricker, Leipzig, Verlag von Wilhelm Engelmann, 1871, pp. 964-976
- Baer, Karl E. von, “Entwickelt sich die Larve der einfachen Ascidien in der ersten Zeit nach dem Typus der Wibelthiere?” *Mémoires de l'académie impériale des sciences de Saint-Petersbourg*, s. VII, 19 (1873), pp. 1-36
- Balfour, Francis M., “A Preliminary Account of the Development of the Elasmobranch Fishes”, *Quarterly Journal of Microscopical Science*, 14 (1874), pp. 324-364
- “On the Structure and Development of the Vertebrate Ovary”, *Quarterly Journal of Microscopical Science*, 18 (1878), pp. 383-438
- *A Treatise on Comparative Embryology*, 2 voll. (London: MacMillan and Co, 1880-81)
- Ballowitz, Emil, *Die Entwicklungsgeschichte der Keuzotter (Pelias berus Merr.). Teil I. Die Entwicklung vom Auftreten der ersten Furche bis zum Schlusse des Amnios* (Jena: Verlag von Gustav Fischer, 1903)
- Bambeke, Charles Van, “Recherches sur l'embryologie des Batraciens. I. Œuf mûr non fécondé. II. Œuf fécondé”, *Bulletin de l'Académie Royale des sciences, des lettres et des beaux-arts de Belgique*, s. II, 41 (1876), pp. 97-135
- Barrois, Jules H., *Recherches sur l'embryologie des Bryozoaires* (Lille: Imprimerie et Librairie de Six-Horemans, 1876)
- “Mémoire sur les membranes embryonnaire des salpes”, *Journal de l'anatomie et de la physiologie normales et pathologiques de l'homme et des animaux*, 17 (1881), pp. 455-498

- Bartholomew, James R., *The Formation of Science in Japan. Building a Research Tradition* (New Haven and London: Yale University Press, 1989)
- Batelli, Andrea, “Beiträge zur Kenntniss des Baues der Reptilienhaut”, *Archiv für mikroskopische Anatomie*, 17 (1880), pp. 346-361
- “Istologia della pelle ne’ pesci teleostei”, *Rivista scientifico-industriale*, 12 (1880), pp. 372-388
- Bateson, William, “The Ancestry of the Chordata”, *Quarterly Journal of Microscopical Science*, 26 (1886), pp. 535-571
- Baudelot, Émile, *Recherches sur le système nerveux des poissons* (Paris: G. Masson, 1883)
- Bedot, Maurice “Hermann Fol. Sa vie et ses travaux”, *Revue suisse de zoologie et annales du Musée d’histoire naturelle de Genève*, 2 (1894), pp. 1-21
- Beeson, Roberta J., *Bridging the Gap: The problem of vertebrate Ancestry, 1859-1875*. PhD thesis (Oregon: Oregon State University, 1978)
- Bellonci, Giuseppe, “Intorno alla cariocinesi nella segmentazione dell’ovo di Axolotl”, *Atti della R. Accademia dei Lincei. Memorie della Classe di scienze fisiche, matematiche e naturali*, s. II, 19 (1884), pp. 3-7
- Beneden, Édouard Van, *Recherches sur la composition et la signification de l’œuf: basées sur l’étude de son mode de formation, et des premiers phénomènes embryonnaires (mammifères, oiseaux, crustacés, vers)* (Bruxelles: F. Hayez, 1870)
- “La maturation de l’œuf, la fécondation, et le premières phases du développement embryonnaire des mammifères d’après des recherches faites chez le lapin”, *Bulletins de l’Académie Royale des Sciences, des Lettres et des Beaux-Arts de Belgique*, 40 (1875), pp. 686-736
- “Contributions à l’histoire de la vésicule germinative et du premier noyau embryonnaire”, *Bulletins de l’Académie Royale des Sciences, des Lettres et des Beaux-Arts de Belgique*, 41 (1876), pp. 38-85
- “Recherches sur l’embryologie des mammifères: la formation des feuillets chez le lapin”, *Archives de Biologie*, 1 (1880), pp. 137-224
- *Recherches su la maturation de l’œuf, la fécondation et la division cellulaire* (Gand [et alibi]: Librairie Clemm, 1883)
- “Untersuchungen über die Blätterbildung, den Chordakanal und den Gatsrulation bei den Säugetieren”, *Anatomischer Anzeiger*, 3 (1888), pp. 709-714
- Beneden, Édouard Van, Julin, Charles, “Observations sue la maturation, la fécondation et la segmentation de l’œuf chez les Cheiroptères”, *Archives de biologie*, 1 (1880), pp. 551-571

- “Recherches sur la structure de l’ovaire, l’ovulation, la fécondation et les premières phases du développement chez les Cheiroptères (communication préliminaire)”, *Bulletins de l’Académie Royale des Sciences, des Lettres et des Beaux-Arts de Belgique*, 49 (1880), pp. 628-655
- “Recherches sur la morphologie des Tuniciers”, *Archives de biologie*, 6 (1887), pp. 237-426
- Benson, Keith R., “Problems of Individual Development: Descriptive Embryological Morphology in America at the Turn of the Century”, *Journal of the History of Biology*, 14 (1981), pp. 115-128
- “American Morphology in the Late Nineteenth Century. The Biology Department at John Hopkins University”, *Journal of the History of Biology*, 18 (1985), pp. 163-205
- Bertè, Francesco, “Contribuzione all’anatomia ed alla fisiologia delle antenne degli Afanitteri”, *Atti della R. Accademia dei Lincei. Memorie della Classe di scienze fisiche, matematiche e naturali*, s. II, 1 (1877-78), pp. 24-29
- “Sopra le nuove anastomosi. Anomali fra il nervo trocleare, il sopraorbitale ed il simpatico cavernoso”, *Atti della R. Accademia dei Lincei. Transunti*, 2 (1878), pp. 71-75
- Bertacchini, Pietro, “Istogenesi dei Nemasperi di Triton cristatus”, *Internationale Monatsschrift für Anatomie und Physiologie*, 15, 1898, pp. 161-175, 177-198
- Bignotti, Gaetano, “Alessandro Coggi”, *Atti della società dei naturalisti e matematici di Modena*, s. V, 4 (1917-18), pp. 95-104
- Bischoff, Theodor L.W., *Entwicklungsgeschichte des Kanichen-Eies* (Braunschweig: Druck und Verlag von Friedrich Vieweg und Sohn, 1842)
- *Entwicklungsgeschichte des Hunde-Eies* (Braunschweig: Druck und Verlag von Friedrich Vieweg und Sohn, 1845)
- *Entwicklungsgeschichte des Meerschweinchens* (Braunschweig: Druck und Verlag von Friedrich Vieweg und Sohn, 1852)
- *Entwicklungsgeschichte des Rehes* (Giessen: J. Ricker’sche Buchhandlung, 1854)
- *Historisch-kritische Bemerkungen zu den neuesten Mittheilungen über die erste Entwicklung der Säugethiereier* (München: Literarisch-artistische Anstalt (Th. Rieder), 1877)
- Bizzozero, Giulio, “Ueber die schlauchförmigen Drüsen des Megendarmkanals und die Beziehungen ihres Epithels zu dem Oberflächenepithel der Schleimhaut”, *Archiv für mikroskopische Anatomie*, 42 (1893), pp. 82-152

- Blainville, Henri M. Ducrotay, *De l'organisation des animaux ou principes d'anatomie comparée* (Paris: chez F.G. Levrault, 1822), tome premier.
- Blanchard, Émile, "Recherches anatomiques et physiologiques sur le système tégumentaire des reptiles (sauriens et ophidiens)", *Annales des Sciences naturelles. Zoologie*, s. IV, 15 (1861), pp. 375-381
- Blanchard, Raphaël, "Structure de la peau des lézards", *Bulletin de la société zoologique de France*, 5 (1880), pp. 1-36
- Boll, Franz Ch. "Die Lorenzini'schen Ampullen der Selachier", *Archiv für mikroskopische Anatomie*, 4 (1868), pp. 375-391.
- "Le vescicole di Savi della Torpedine", *Atti della R. Accademia dei Lincei*, s. II, 2, (1874-1875), pp. 385-392
- "Die Savi'schen Bläschen von Torpedo", *Archiv für Anatomie, Physiologie und wissenschaftliche Medicin*, 1875, pp. 456-468
- Bolles Lee, Arthur, "On a Little-known Sense-organ in Salpa", *Quarterly Journal of Microscopical Science*, 33 (1891), pp. 89-97
- Born, Gustav, "Biologische Untersuchungen. II. Weitere Beiträge zur Bastardierung zwischen den einheimischen Anuren", *Archiv für mikroskopische Anatomie*, 27 (1886), pp. 192-271
- Boveri, Theodor, *Zellen-Studien*, Heft, 2. *Die Befruchtung und Theilung des Eies von Ascaris magalocephala* (Jena: Verlag von Gustav Fischer, 1888)
- "Über di Entstehung des Gegensatzes zwischen den Geschlechtszellen und die somatischen Zellen bei Ascaris megalcephala", *Sitzungsberichte der Gesellschaft für Morphologie und Physiologie in München*, 8 (1892), pp. 114-125
- *Zell-Studien*, Heft. 4. *Ueber die Natur der Centrosomen* (Jena: Verlag von Gustav Fischer, 1900)
- Bowler, Peter J., *Life's Splendid Drama: Evolutionary Biology and the Reconstruction of Life's Ancestry, 1860-1940* (Chicago: University of Chicago Press, 1996)
- Braun, M., "Lacerta Lilifordi und Lacerta muralis", *Arbeiten aus dem zoologisch-zootomischen Institut in Würzburg*, 4 (1877-1878), pp. 1-64
- Brien, Paul, "Contribution à l'étude de l'embryogénèse et de la blastogénèse des Salpes", *Recueil de l'Institut zoologique Torley-Rousseau*, 2 (1928), pp. 5-117
- Brigaglia, Aldo, "Aspetti della diffusione del darwinismo in Sicilia: istituzioni, tradizione e mondo accademico a confronto", in Giovanni Liotta (a cura di) e con la collaborazione di Alfonso Agrò e Santina Burgio *I naturalisti e la cultura scientifica siciliana nell'800*, (Palermo: S.t.ass., 1987), pp. 67-92

- “Appunti sullo sviluppo delle scienze in Sicilia sul finire del secolo XIX”, in Nicola De Domenico, Alessandra Garilli e Pietro Nastasi (a cura), *Scritti offerti a Francesco Renda per suo settantesimo compleanno*, (Palermo: Grafiche Renna, 1994), vol. I, pp. 211-256
- Brooks, William K. “The Development of Salpa”, *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College, in Cambridge*, 3 (1871-76), pp. 291-348
- “The origin of the eggs of Salpa”, *Studies from the Biological Laboratory of the John Hopkins University*, 2 (1883), pp. 301-313
- *The Genus Salpa* (Baltimore: The Johns Hopkins Press, 1893)
- [Heinrich G.] Broon's *Klassen und Ordnungen des Thier-Reichs, wissenschaftlich dargestellt in Wort und Bild. Sechster Band. III. Abtheilung, Reptilien. III. Schlangen und Entwicklungsgeschichte der Reptilien* (Leipzig: C.F. Winter'sche Verlagshandlung, 1890)
- Bütschli, Otto, “Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zelltheilung und die Conjugation der Infusorien”, *Abhandlungen herausgegeben von der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft*, 10 (1876), pp. 213-452
- “Einige Bemerkungen über die Augen der Salpen”, *Zoologischer Anzeiger*, 15 (1892) [1893], pp. 349-353
- Bugnon, Édouard, *Recherches sur les organes sensitifs qui se trouvent dans l'épiderme du protée et de l'axolotl* (Lausanne: Imprimerie Ed. Allenspach Fils, 1873)
- Buess, Heinrich, “The Contribution of Geneva Physician to the Physiology of Development in the 19th Century”, *Bullettin of the History of Medicine*, 21 (1947), pp. 871-897
- Caianiello, Silvia, “Succession of functions, from Darwin to Dohrn”, *History and Philosophy of the Life Sciences*, 36 (2015), pp. 335-345
- Caianiello, Silvia, Groeben, Christiane (a cura di), *Anton Dohrn e il darwinismo a Napoli. Antologia di scritti* (Napoli: Denaro libri, 2009)
- Calberla Ernst, “Der Befruchtungsvorgang beim Ei von Petromyzon Planeri”, *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*, 30 (1878), pp. 437-486
- Canadelli, Elena, “Tito Vignoli ed Ernst Haeckel: dal carteggio di un direttore dimenticato”, *Atti della società italiana di scienze naturali e del Museo civico di storia naturale di Milano*, 147, 2006, pp. 239-266
- Cartier, Oskar, “Studien über den feineren Bau der Haut bei den Reptilien. I. Abtheilung. Die Epidermis der Geckotiden”, *Verhandlungen der physikal.- medicin. Gesellschaft in Würzburg*, n.s., 3 (1872), pp. 281-294
- “Studien über den feineren Bau der Haut bei den Reptilien. II Abtheilung. Ueber die Wachsthumserscheinungen der Oberhaut von Schlangen und

- Eidechsen bei der Häutung”, *Verhandlungen der physikal.-medizin. Gesellschaft in Würzburg*, n.s., 5 (1874), pp. 192-211
- Castaldi, Luigi, “Programma di un morfologo dell’uomo”, *Scritti biologici*, 1 (1926), pp. 3-24
- Chamisso, Adalbert von, *De animalibus quibusdam e classe vermium Linnaeana in circumnavigatione terrae... annis 1815, 1816, 1817, 1818 peracta observatis... Fasciculus primus De salpa* (Berolini: apud Ferd. Dümmlerum, 1819)
- Chatin, Joannes, *Les organes des sens dans la série animale...* (A Paris: Chez Librairie J.-B. Baillière et fils, 1880)
- Churchill, Frederik B., “Hertwig, Weismann, and the Meaning of Reduction circa 1900”, *Isis*, 61 (1970), pp. 428-457
- *August Weismann: Development, Heredity, and Evolution* (Cambridge, Mass.: Harvard University Press, 2015).
- Claus, Carl, *Die Typenlehre und E. Haeckel sog. Gastraea-Theorie* (Wien: Verlag der G.J. Manz’schen Buchhandlung, 1874)
- Coggi, Alessandro, “Sur le développement des ampoules de Lorenzini”, *Archives italiennes de biologie*, 16 (1891), pp. 253-261
- “Le vescicole di Savi e gli organi della linea laterale nelle torpedini”, *Rendiconti della Reale Accademia dei Lincei*, s. IV, 7 (1891), pp. 197-205
- “Sullo sviluppo delle ampolle del Lorenzini”, *Rendiconti della Reale Accademia dei Lincei*, s. IV, 7 (1891), pp. 222-229
- “Su lo sviluppo e la morfologia delle ampolle di Lorenzini e loro nervi”, *Archivio zoologico*, 2 (1906), pp. 309-383
- Coste, Jean-Jacques M.C.V., “Origine de la monstruosité double chez les poissons osseux”, *Comptes rendus hebdomadaires des séances de l’Académie des sciences*, 40 (1855), pp. 868-872
- Crety, Cesare, “Contribuzione alla conoscenza dell’ovo ovarico” *Ricerche fatte nel laboratorio di anatomia normale della R. Università di Roma ed in altri laboratori biologici*, 4, 1894-95 pp. 261-279
- Dalgrün, Wilhelm, “Untersuchungen über den Bau der Excretionsorgane der Tuicaten”, *Zoologischer Anzeiger*, 24 (1901), pp. 149-151
- “Untersuchungen über den Bau der Excretionsorgane der Tuicaten”, *Archiv für mikroskopische Anatomie*, 58 (1901), pp. 608-640
- Das 25 jährige Jubiläum der Zoologischen Station zu Neapel am 14. April 1897* (s.n.l., s.n.t., s.n.a.)
- Davidoff, Michael, “Vertebrata”, in *Zoologischer Jahrbuch für 1893. Herausgegeben von der Zoologischen Station zu Neapel* (Berlin: Verlag von R. Friedländer & Sohn, 1894), pp. 1-221

- De Bont, Rafael, "Evolutionary morphology in Belgium: the fortune of the "Van Beneden School"", *Journal of the History of Biology*, 41 (2008), pp. 81-118
- Delage, Yves. Hérouard, Edgard (par), *Les procordés*, in *Traité de zoologie concrète* tome VIII (Paris: Librairie C. Reinwald, 1898)
- Della Valle, Antonio *Contribuzioni alla storia naturale delle ascidie composte del Golfo di Napoli. Con la descrizione di alcune specie e varietà nuove e di altre poco note (Studii fatti nella Stazione Zoologica di Napoli)* (Napoli: Tipografia dei Comuni, 1877)
- "Sui Coriceidi parassiti e sull'anatomia del genere *Lichomolgus*, Thor.", *Atti della R. Accademia dei Lincei. Memorie della Classe di scienze fisiche, matematiche e naturali*, s. III, 5 (1879-80), pp. 107-124
- "Nuove contribuzioni alla Storia naturale delle Ascidie composte del Golfo di Napoli", *Atti della R. Accademia dei Lincei. Memorie della Classe di scienze fisiche, matematiche e naturali*, s. III, 10 (1880-81), pp. 431-498
- "Osservazioni su alcune ascidie del golfo di Napoli", *Atti della Reale Accademia delle scienze fisiche e matematiche di Napoli*, s. II, 13 (1908), pp. 1-89
- Delle Chiaje, Stefano, "Anatomiche disamine sulle torpedini", *Atti del Real Istituto d'Incoraggiamento alle scienze naturali*, 6 (1840), pp. 291-308
- Di Bartolo, Maurizio, "Le lettere di Enrico Morselli a Ernst Haeckel: per un'introduzione", in Gian Franco Frigo, Olaf Breidbach (a cura di), *Scienza e filosofia nel positivismo italiano e tedesco* (Padova: Il Poligrafo, 2005), pp. 265-277
- Di Gregorio, Mario, *From here to eternity. Ernst Haeckel and the scientific faith* (Göttingen: Vandenhoeck & Ruprecht, 2005)
- Dinsmore, Charles E. (ed. by), *A history of regeneration research. Milestones in the evolution of a science* (Cambridge [et alibi]: Cambridge University Press, 1991)
- Dohrn, Anton, *Der Ursprung der Wirbelthiere und das Princip des Funktionswechsels* (Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1875)
- "Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. II Die Entstehung und Bedeutung der Hypophysis den Teleostiern", *Mittheilungen au der Zoologischen Station zu Neapel*, 3 (1882), pp. 264-275;
- "Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. III. Die Entstehung und Bedeutung der Hypophysis bei Petromyzon Planeri", *Mittheilungen au der Zoologischen Station zu Neapel*, 4 (1883), pp. 172-189
- "Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. IX. Die Bedeutung der unpaaren Flosse für die Beurtheilung der genealogischen Stellung

- der Tunicaten und des Amphioxus, und die Reste der Beckenflosse bei *Petromyzon*”, *Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel*, 6 (1886), pp. 399-432
- “Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. XV. Neue Grundlagen zur Beurtheilung der Metamerie des Kopfes“, *Mittheilungen aus der zoologischen Station zu Neapel*, 9 (1890), pp. 330-434
- Dolley, Charles S., “On the Histology of Salpa”, *Proceedings of the Academy of Natural Science of Philadelphia*, 39 (1897), pp. 297-308
- Driesch, Hans, “Entwicklungsmechanik Studien.I. Der Werth der beiden ersten Furchungszellen in der Echinodermen-entwicklung. Experimentelle Erzeugung von Theil- und Doppelbindung. II, Über die Beziehungen des Lichtes zur ersten Etappe der thierischen Formbildung”, *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*, 53 (1892), pp. 160-184
- Dröschner, Ariane, *Die Zellbiologie in Italien im 19. Jahrhundert* (Halle: Deutsche Akademie der Naturforscher Leopoldina, 1996)
- “Images of cell trees, cell lines, and cell fates: the legacy of Ernst Haeckel and August Weismann in stem cell research”, *History and Philosophy of the Life Sciences*, 36 (2014), pp. 157-186
- Eberth, Johann C., “Zur Entwicklung der Gewebe im Schwanz der Froschlarven”, *Archiv für mikroskopische Anatomie*, 2 (1866), pp. 490-503
- Eisig, Hugo, “Die Segmentalorgane der Capitelliden”, *Mittheilungen aus der zoologischen Station zu Neapel*, 1 (1878-79), pp. 93-118
- Emery, Carlo, *Fierasfer* (Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1880)
- Engelmann, Theodor W., “Ueber Entwicklung und Fortpflanzung von Infusorien”, *Morphologisches Jahrbuch. Eine Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte*, 1 (1876), pp. 573-635
- Exner-Ewarten, Sigismund R. von, “Untersuchungen über die Riechschleimhaut des Frosches”, *Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse*, 63,2 (1871), pp. 44-62
- Fahrenholz, Curt, “Über die Verbreitung von Zahnbildungen und Sinnesorganen im Vorderdarm der Selachier und ihre phylogenetische Beurteilung”, *Jenaische Zeitschrift für Wissenschaft*, n.s., 46 (1914-15), pp. 389-444
- Fedele, Marco, “Nuovo organo di senso nei Salpidae”, *Monitore zoologico italiano*, 31 (1920), pp. 10-21
- “Le asimmetrie neuro-sensoriali e i limiti e significato della ‘enantiomorfia’ nelle salpe aggregate”, *Archivio zoologico italiano*, 24 (1937), pp. 443-526

- Federici, N., "Sull'apparecchio genito-urinario del *Gongylus ocellatus* Forsk.", *Bollettino della società dei naturalisti in Napoli*, ser. I, 8 (1895), pp. 179-192
- Fernández, Miguel, "Über zwei Organe junger Kettensalpen", *Zoologischer Anzeiger*, 32 (1908), pp. 321-328
- Ficalbi, Eugenio, "Osservazioni sulla istologia della pelle dei rettili cheloniani", *Atti della R. Accademia dei fisiocritici di Siena*, s. IV, 1 (1889), pp. 39-88
- Fick, Rudolf, "Über die Reifung und Befruchtung des Axelotleies", *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*, 56 (1893), pp. 529-614
- Filippi, Filippo de, *L'uomo e le scimmie. Lezione pubblica detta in Torino la sera dell'11 Gennaio 1864* (Milano: G. Daelli e comp. Editori, 1864)
- Flemming, Walther, "Eine Einbettungsmethode", *Archiv für mikroskopische Anatomie*, 9 (1873), pp. 123-125
— *Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung* (Leipzig: Verlag von F.C.W. Vogel, 1882)
- Foettinger, Alexandre, "Recherches sur la structure de l'épiderme des Cyclostomes, et quelques mots sur les cellules olfactives de ces animaux", *Bulletins de l'Académie Royale des sciences, des lettres et des beaux-arts de Belgique*, s. II 45 (1876), pp. 599-679
- Fol, Hermann, "Études sur les Appendiculaires du détroit de Messine", *Mémoires de la Société de Physique et d'Histoire Naturelle de Genève*, 21 (1872), pp. 445-499
— "Note sur l'endostyle et sa signification physiologique", *Archives de zoologie expérimentale et générale*, 3 (1874), pp. LIII-LV
— "Ueber die Schleindrüse oder den Endostyl der Tunicaten", *Morphologisches Jahrbuch. Eine Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte*, 1 (1876), pp. 221-242
— "Recherches sur la fécondation et le commencement de l'hénogénie chez divers animaux", *Mémoires de la Société de Physique et d'Histoire naturelle de Genève*, 26 (1879), pp. 89-250 + 6 tavv.
— *Recherches sur la fécondation et le commencement de l'hénogénie chez divers animaux*, Genève-Bale-Lyon, Henri Georg, Librairie-Éditeur, 1879)
- Forssell, Gösta, "Beiträge zur Kenntnis der Anatomie der Lorenzini'schen Ampullen bei *Acanthias vulgaris*", *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*, 65 (1898-99), pp. 725-741
- Forsskål, Peter, *Descriptiones animalium, avium, amphibiorum, piscium, insectorum, vermium* [...] (Hauniae: ex officina Mölderi, aulae Typographi, 1775).

- Fraisse, Paul, *Die Regeneration von Geweben und Organen bei den Wirbelthieren, besonders Amphibien und Reptilien* (Cassel und Berlin; Verlag von Theodor Fisher, 1885)
- Frey, Albert (hrsg. von), *Die Micellartheorie von Carl Nägeli: Auszüge aus den grundlegenden Originalarbeiten Nägelis, Zusammenfassung und kurze Geschichte der Micellartheorie* (Leipzig; Akademische Verlagsgesellschaft m.b.H., 1928)
- Fritsch, Gustav, “Über Bau und Bedeutung der Kanalsysteme unter der Haut der Selachier», *Sitzungsberichte der königlich Preussischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin*, 1888,1, pp. 273-306
- *Die elektrischen Fische. Nach neuen Untersuchungen anatomisch-zoologisch dargestellt. Zweite Abtheilung: Die Torpedineen* (Leipzig: Verlag von Veit & Comp., 1890)
- Fürbringer, Max, “Zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Excretionsorgane der Vertebraten”, *Morphologisches Jahrbuch. Eine Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte*, 4 (1878) pp. 1-110
- “Ueber die Homologie der sog. Segmentalorgane der Anneliden und Vertebraten”, *Morphologisches Jahrbuch. Eine Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte*, 4 (1878), pp. 663-678
- “Ueber die spino-occipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen und ihre vergleichende Morphologie”, in *Festschrift zum siebenzigsten Geburtstage von Carl Gegenbaur am 21. August 1896*, dritter Band (Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1897), pp. 349-788
- Fusari, Romeo, Panasci, Angelo, “Sulle terminazioni nervose nella mucosa e nelle ghiandole della lingua dei mammiferi”, *Atti della R. Accademia delle scienze di Torino*, 24 (1890), pp. 835-858
- Gasco, Francesco, “Nell’Axolotl lo sviluppo normale dell’uovo ed il sesso sono del tutto indipendenti dal numero di nemaspermi insinuatisi nella sfera vitellina”, in *Atti dell’XI Congresso medico internazionale. Roma. 29 marzo – 5 aprile 1894. Volume II. Anatomia, Fisiologia, Patologia generale e Anatomia patologica* (Roma: Tipografia della Camera dei deputati, 1894), p. 81
- Gedoelst, Louis “Étude sur la constitution de la fibre nerveuse », in Jean-Baptiste Carnoy (publié par) *La cellule. Recueil de cytologie et d’istologie générale*, Tome III, fasc. 1^{er} (Louvain-Gand-Lierre: Aug. Peeters-H. Engelcke-Typ. de Joseph van In & C^o, 1886)
- Gegenbaur, Carl, *Untersuchungen über Pteropoden und Heteropoden* (Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1855)

- *Grundzüge der vergleichenden Anatomie*, (Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1870)
- *Grundriss der vergleichenden Anatomie* (Leipzig, Verlag von Wilhelm Engelmann, 1874)
- *Lehrbuch der Anatomie des Menschen. Dritte verbesserte Auflage* (Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1888)
- Geoffroy St. Hilaire, Étienne, “Mémoire sur l’anatomie comparée des organes électrique de la raie torpille, du gymnote engourdissant, et du silure trembleur”, *Annales du muséum national d’histoire naturelle*, 1 (1802), pp. 392-407
- Ghilarducci, Francesco, “Influenza dei disturbi della circolazione spinale sulla genesi della mielite acuta sperimentale da streptococco”, *Atti della R. Accademia dei Lincei, Rendiconti della Classe di scienze fisiche, matematiche e naturali*, s. V, 13 (1904, 2), pp. 202-207
- Ghiselin, Micahel T., “Charles Darwin, Fritz Müller, Anton Dohrn, and the origin of evolutionary physiological anatomy”, *Memorie della Società Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano*, 27 (1996), pp. 49-58
- “The Origin of Vertebrates and the Principle of Succession of Functions. Genealogical sketches by Anton Dohrn. 1875. An English translation from the German, introduction and bibliography”, *History and Philosophy of the Life Sciences*, 16 (1994), pp. 5-98
- Giacomini, Ercole, “Andrea Batelli”, *Monitore zoologico italiano*, 28 (1917), pp. 53-56
- Giuliani, Michele, “Sulla struttura del midollo spinale e sulla riproduzione della coda della *Lacerta viridis*”, *Atti della R. Accademia dei Lincei. Memorie della Classe di scienze fisiche, matematiche e naturali*, s. II, 1 (1877-78), pp. 1129-1142
- Giardina, Andrea, “Primi stadî embrionali della *Mantis religiosa*”, *Monitore zoologico italiano*, 8 (1897), pp. 275-280
- Giesbrecht, Wilhelm, “Methode zur Anfertigung von Serien-Präparaten”, *Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel*, 3 (1882), pp. 182-186
- Glaubrecht, Matthias, Dohle, Wolfgang, “Discovering the alternation of generation in salps (Tunicata, Thaliacea): Adalbert von Chamisso’s dissertation “De Salpa” 1819 – its material, origin and reception in the early nineteenth century”, *Zoosystematics and Evolution*, 88 (2012), pp. 317-363
- Göppert, Ernst, “Untersuchungen über das Sehorgan der Salpen”, *Morphologisches Jahrbuch*, 19 (1893), pp. 250-294

- Golgi, Camillo, "Sulla struttura delle fibre nervose midollate periferiche e centrali", *Archivio per le scienze mediche*, 4 (1881), pp. 221-246
- Gould, Stephen J., *Ontogeny and Phylogeny* (Cambridge Mass.-London: The Belknap Press of Harvard University Press, 1977)
- Grandry Michel, "Recherches sur les corpuscules de Pacini, e Recherches sur la terminaison des nerfs cutanés chez l'homme", *Journal de l'anatomie et de la physiologie normales et pathologiques*, 6 (1869), pp. 390-395, 395-398
- Grassi, Giovan Battista, *I Chetognati. Anatomia e sistematica con aggiunte embriologiche* (Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1883)
- "Lo sviluppo della colonna vertebrale nei pesci ossei", *Atti della R. Accademia dei Lincei. Memorie della Classe di scienze fisiche, matematiche e naturali*, s. IV, 15 (1883), pp. 311-372
- "Intorno allo sviluppo delle api nell'uovo. Relazione preliminare", *Atti della società italiana di scienze naturali*, 26 (1883), pp. 355-370
- *I progressi della Teoria dell'evoluzione. Discorso letto per l'inaugurazione dell'anno scolastico 1885-1886* (Catania: Tipografia Fratelli Galati, 1886)
- "Metodi e fini della morfologia. Prelezione al corso di Anatomia comparata nella R. Università di Roma", *Supplemento al Policlinico*, 2 (1896), pp. 796-803, 817-822
- *Critica della filosofia zoologica. Discorso per l'inaugurazione dell'anno scolastico 1897-1898 nell'Università di Roma* (Roma: Tipografia Fratelli Pallotta, 1898)
- "La vita. Ciò che sembra ad un biologo", *Rendiconti della Solenne Adunanza Atti della R. Accademia dei Lincei*, 2 (1906), pp. 219-39
- "I progressi della biologia e delle sue applicazioni pratiche conseguiti in Italia nell'Ultimo cinquantennio", in *Cinquanta anni di storia italiana*, (Milano: Ulrico Hoepli, 1911), vol. III, pp. 1-402
- Gröbben Carl, "Doliolum und sein Generationswechsels nebst Bemerkungen über den Generationswechsel der Acalephen, Cestoden und Trematoden", *Arbeiten aus den zoologischen Institute der Universität Wien und der zoologischen Station in Triest*, 4 (1882), pp. 1-98
- Groeben, Christiane (hrsg. von), *Emil du Bois-Reymond (1818-1896), Anton Dohrn (1840-1909), Briefwechsel*, in Zusammenarbeit mit Klaus Hierholzer: Mit einer historischen Einführung von Ernst Florey (Berlin [et alibi]: Springer Verlag, 1985)
- Grönroos, Hjalmar, "Zur Entwicklungsgeschichte des Erdsalamanders (*Salamandra maculosa* Laur.). I. Fortpflanzung, Ovaralei, Furchung, Blastula", *Anatomische Hefte*, 6 (1896), pp. 154-247

- Haase, Anton, "Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Haftlappen bei dem Geckotiden", *Archiv für Naturgeschichte*, 66 (1900), pp. 321-346
- Haeckel, Ernst, *Anthropologie oder Entwicklungsgeschichte des Menschen* (Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1874)
- "Gaestreae-Theorie, die phylogenetische Classification des Thierreichs und die Homologie der Keimblätter", *Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft*, 8 (1874), pp. 1-55
- "Ziele und Wege der heutigen Entwicklungsgeschichte", *Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft*, 10 (Supplement) (1875), pp. 1-99
- Hamoir, Gabriel, *La découverte de la méiose et du centrosome par Édouard Van Beneden* (Bruxelles: Académie royale de Belgique, 1994)
- Id., *La révolution évolutionniste en Belgique: du fixiste Pierre-Joseph Van Beneden à son fils darwiniste Edouard* (Liège: Editions de l'Université de Liège, 2002)
- Hatschek, Berthold, *Studien über Entwicklung des Amphioxus* (Wien: Alfred Hölder, K.K. Hof- und Universitäts-Buchändler, 1881)
- Heape, Walter, "The Development of the Mole (Talpa Europea). The Formation of the Germinal Layers and the Early Development of the Medullary Groove and Notochord", *Quarterly Journal of Microscopical Science*, 23 (1883), pp. 412-452
- Heider, Karl, "Über die Bedeutung der Follikelzellen in der Embryonal-Entwicklung der Salpen", *Sitzung-Berichte der Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin – Jahrgang 1893*, pp. 232-242
- "Mittheilungen über Embryonalentwicklung der Salpen", in *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft* (Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1894), pp. 38-48
- "Beiträge zur Embryologie von Salpa fusiformis Cuv.", *Abhandlungen herausgegeben von der Senckebergischen Naturforschenden Gesellschaft*, 18 (1895), pp. 367-455
- Henneguy, Louis F., "Nouvelles recherches sur la division cellulaire indirecte", *Journal de l'anatomie et de la physiologie normale et pathologiques de l'homme et des animaux*, 27 (1891), pp. 397-423
- Hensen, Viktor, "Beobachtungen über die Befruchtung und Entwicklung des Kaninchens und Meerschweinchens", *Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte*, 1 (1876), pp. 213-273, 353-423
- Hermann, Friedrich, "Studien über den feineren Bau des Geschmacksorganes", *Sitzungsberichte der mathematisch-physikalischen Classe der k. b. Akademie der Wissenschaft zu München*, 18 (1888), pp. 277-318

- Hertwig, Oskar “Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung des Cellulose-Mantels der Tunicaten”, *Jenaische Zeitschrift für Medicin und Wissenschaft*, 7 (1871), pp. 46-73
- “Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies“, *Morphologisches Jahrbuch. Eine Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte*, 1 (1876), pp. 347-434
- “Ueber den Werth der ersten Furchungszellen für die Organbildung des Embryo. Experimentelle Studien am Frosch- und Tritonei“, *Archiv für mikroskopische Anatomie*, 42 (1893), pp. 662-807
- hrsg. von, *Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere*, I, 1.1 (Jena: Verlag von Gustav Fischer, 1906)
- Hertwig, Oskar, Hertwig, Richard, “Über den Befruchtungs- und Teilungsvorgang des tierischen Eies unter dem Einfluss äusserer Agentien”, *Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft*, 20 (1887), pp. 120-241, 477-510
- Hertwig, Richard, “Beiträge zur Kenntniss des Baues der Ascidien. Eine akademische Preisschrift”, *Jenaische Zeitschrift für Medicin und Wissenschaft*, 7 (1873), pp. 74-102
- Hoffmann, Christiaan K., *Zur Ontogenie der Knochenfische*. Veröffentlicht durch die Königliche Akademie der Wissenschaften zu Amsterdam, (Amsterdam: Johannes Müller, 1882
- “Weitere Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien”, *Morphologisches Jahrbuch. Eine Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte*, 11 (1886), pp. 176-219
- Holland Linda Z., Miller, Richard L., “Mechanism of Internal Fertilization in *Pegea socia* (Tunicata Thaliacea), a Salp With a Solid Oviduct”, *Journal of Morphology*, 219 (1994), pp. 257-267
- Hopkinson, John, *A Bibliography of the Tunicata 1469-1910* (London: Printed for the Ray Society, 1913
- Hopwood, Nick, “The cult of amphioxus in German Darwinism; or, Our gelatinous ancestors in Naples’ blue and balmy bay”, *History and Philosophy of Life Sciences*, 36 (2015), pp. 371-39
- Hubrecht, Ambrosius A.W., “The Relations of the Nemertea to the Vertebrata”, *Quarterly Journal of Microscopical Science*, 27 (1887), pp. 605-644
- Huxley, Thomas H., “On the Anatomy and the affinities of the family of the Medusae”, *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 139 (1849), pp. 413-434

- “Observations upon the Anatomy and Physiology of *Salpa* and *Pyrosoma*”, *Philosophical Transactions of the Royal Society*, 141 (1851), pp. 567-593
- *Prove di fatto intorno al posto che tiene l'uomo nella natura* (Milano; Treves, 1869)
- “On the Classification of the Animal Kingdom”, *Quarterly Journal of Microscopical Science*, 15 (1875), pp. 52-56
- *A Manual of the Anatomy of Invertebrated Animals* (London: J & A. Churchill, 1877)
- Jacobson, Ludwig L., “Extrait d'un mémoire sur un organe particulière des sens dans les raies et les squales”, *Nouveau Bulletin des sciences par la société philomatique de Paris*, 5,3 (1812), pp. 332-337
- Jhering, Hermann von, “Ueber „Generationswechsel“ bei Säugethieren”, *Archiv für Anatomie und Physiologie*, 1 (1886), pp. 443-450
- Joliet, Lucien, “Observations sur la blastogénèse et sur la génération alternante chez les Salpes et les Pyrosomes”, *Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des sciences*, 96 (1882), pp. 1676-1679
- *Études anatomiques et embryogéniques sur le Pyrosma giganteum suivies de recherches sur la faune de Bryozoaires de Roascoff et de Menton* (Paris: typographie A. Hennuyer, 1888)
- Jucci, Carlo (a cura di), “In onore di Battista Grassi nel centenario della sua nascita”, in *Symposia genetica*, vol. IV (Pavia, Tipografia del libro – Soc. A.R.L., 1956)
- Julin, Charles, “Étude sur l'hypophyse des Ascidies et sur les organes qui l'avoisinent”, *Revue internationale des sciences biologiques*, 7 (1881), pp. 344-353
- Junker, Thomas, “Carl Nägeli und der Anti-Darwinismus: von der Vervollkommnungstheorie zur Makroevolution”, in Menso Folkerts, Stefan Kirschner, Andreas Kühne (hrsg. von), *Pratum floridum: Festschrift für Brigitte Hoppe* (Augsburg: E. Rauner, 2002), pp. 205-219
- Kastschenko, Nikolaj, “Zur Frage über die Herkunft der Dotterkerne im Selachierei”, *Anatomischer Anzeiger*, 3 (1888), pp. 253-257
- “Zur Entwicklungsgeschichte des Selachierembryo”, *Anatomischer Anzeiger*, 3 (1888), pp. 445-467
- “Über den Reifungsprocess des Selachiereies”, *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*, 50 (1890), pp. 428-442
- Kerbert, Carl, “Ueber die Haut der Reptilien und anderer Wirbelthiere”, *Archiv für mikroskopische Anatomie*, 13 (1877), pp. 205-262

- Key, Axel, *Om smaknervernas ändningssätt i grodtingan jemte anmärkingar öfver nervernas likartade ändringsätt i öfriga högre sinnesorganerna* (Lund: Berling, 1861)
- Key, Axel, Retzius, Gustav, *Studien in der Anatomie des Nervensystems und des Bindegewebes*, 2 voll. (Stockholm: Druck von P.A. Norstedt & Soner, 1875-1876)
- Kleinenberg, Nikolaus, *Die Furchung des Eies von Hydra viridis: ein Beitrag zur Kenntnis der Plasmabewegungen. Inaugural-Dissertation, Medicinischen Facultät zu Jena* (Jena: A. Neuenhahn, 1871)
- *Hydra. Eine anatomisch-entwicklungsgeschichtliche Untersuchung* (Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1872)
- *Sullo sviluppo del Lumbricus trapezoides* (Napoli: Libreria Detken & Rocholl, 1878)
- “The development of the Earthworm, *Lumbricus trapezoides*” *Quarterly Journal of Microscopical Science*, n.s., 19 (1879), pp. 206-245 + 3 tavv.
- *Una stazione e scuola zoologica in Messina* (Messina: Tip. D’Amico, 1880)
- *Sull’origine del sistema nervoso centrale degli Anellidi*”, *Atti della R. Accademia dei Lincei. Memorie della Classe di scienze fisiche, matematiche e naturali*, s. III, 10 (1880-81), pp. 421-430
- “Über die Entstehung der Eier bei Eudendrium”, *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*, 35 (1881), pp. 326-332
- “Die Entstehung des Annelids aus der Larve von Lopadorhynchus. Nebst Bemerkungen über die Entwicklung anderer Polychaeten”, *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*, 44 (1886), pp. 1-227
- “Sullo sviluppo del sistema nervoso periferico nei Molluschi”, *Monitore zoologico italiano*, 5 (1894), p. 75
- Kölliker, Albert von, *Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höhere Thiere. Zweite ganz umgearbeitete Auflage* (Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1879)
- “Die Entwicklung der Keimblätter des Kaninchens”, in *Festschrift zur Feier des 300 Jährigen Bestehens der Julius-Maximilians: Universität zu Würzburg* (Leipzig: Verlag von F. C. W. Vogel, 1882), pp. 1-51
- *Zelle und Gewebe Neue Beiträge zur Histologie des Thierkörpers* (Bonn: Verlag von Emil Strauss, 1885)
- Korotneff, Alexis, “Embryologie der *Salpa democratica* (mucronata)”, *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*, 59 (1895), pp. 29-45

- “Zur Embryologie von *Salpa cordiformis-zonaria* und *musculosa-punctata*”, *Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel*, 12 (1897), pp. 331-352
- Korschelt, Eugen, Heider, Karl, *Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere*, Specieller Theil. III Heft (Jena: Verlag von Gustav Fischer, 1893).
- Kowalevsky, Aleksandr O. “Entwicklungsgeschichte der einfachen Ascidien”, *Mémoires de l'Académie Impériale des sciences de St.-Petersbourg*, s. VII^e, 10 (1866), n° 15, pp. 1-19 (numerazione autonoma)
- “Entwicklungsgeschichte des *Amphioxus lanceolatus*”, *Mémoires de l'Académie Impériale des sciences de St.-Petersbourg*, s. VII^e, 11 (1867), n° 4, pp. 1-14 (numerazione autonoma)
- “Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Tunicaten”, *Nachrichten von der K. Gesellschaft der Wissenschaften und der Georg-Augusts-Universität aus dem Jahre 1868*, pp. 401-415
- “Weitere Studien und die Entwicklung der einfachen Ascidien”, *Archiv für mikroskopische Anatomie*, 7 (1871), pp. 101-130
- “Embryologische Studien an Würmern und Artropoden”, *Mémoires de l'Académie Impériale des Sciences de St.-Péterbourg*, s. VII^e, 15 (1871), pp. 1-70
- “Über die Knospung der Ascidien”, *Archiv für mikroskopische Anatomie*, 10 (1874), pp. 441-470
- “Über die Entwicklungsgeschichte der *Pyrosoma*”, *Archiv für mikroskopische Anatomie*, 11 (1875), pp. 597-635
- Krauss, Friedrich, “Der Zusammenhang zwischen Epidermis und Cutis bei Sauriern und Krokodilen”, *Archiv für mikroskopische Anatomie» und Entwicklungsgeschichte*, 67 (1906), pp. 319-363
- Krohn, August, “Observations sur la génération et le développement des Biphores (*Salpa*)”, *Annales des sciences naturelles*, s. III, 6 (1846), pp. 110-131
- *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Pteropoden und Heteropoden* (Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1860)
- Kuhnt, Julius H., “Die periferische markhaltige Nervefaser”, *Archiv für mikroskopische Anatomie*, 13 (1877), pp. 427-464
- Kupffer, Carl W. von, “Die Stammverwandschaft zwischen Ascidien und Wirbelthieren”, *Archiv für mikroskopische Anatomie*, 5 (1869), pp. 459-463
- “Die Stammverwandschaft zwischen Ascidien und Wirbelthieren. Nach Untersuchungen über die Entwicklung der *Ascidia canina* (Zool. dan.)”, *Archiv für mikroskopische Anatomie*, 6 (1870), pp. 115-172

- “Zur Entwicklung der einfachen Ascidien”, *Archiv für mikroskopische Anatomie*, 8 (1872), pp. 358-396
- Lacalli, Thurston S., Holland, Nicholas D., West James E., “Landmarks in the Anterior Central Nervous System of *Amphioxus* Larvae”, *Philosophical Transactions: Biological Sciences*, 344 (1994), pp. 165-185
- Lacaze-Duthiers, Henri, “Les ascidies simples des côtes de France”, *Archives de zoologie expérimentale et générale*, 3 (1874), pp. 119-174, 257-330, 531-656
- Lahille, Fernando “Contributions à l'étude anatomique des Salpes”, *Société d'histoire naturelle de Toulouse. Bulletin*, 22 (1888), pp. XLIII-XLV
- *Contributions à l'étude anatomique et taxonomique des Tuniciers* (Toulouse: Imprimerie Laragrd et Sebillé, 1890)
- Landucci, Giovanni, *Darwinismo a Firenze, Tra scienza e ideologia (1860-1900)* (Firenze: Leo S. Olschki, 1977).
- Langerhans, Paul, “Ueber die Haut der Larve von *Salamandra maculosa*”, *Archiv für mikroskopische Anatomie*, 9 (1873), pp. 745-752
- Lenhossék, Michael von, *Beiträge zur Histologie des Nervensystems und der Sinnesorgane* (Wiesbaden: Verlag von J.F. Bergmann, 1894)
- Leuckart, Rudolph, *Zoologische Untersuchungen. Drittes Heft. Heteropoden, Zeiterschnecken, Hectocotylyferen* (Giessen: J. Ricker'sche Buchhandlung, 1854)
- Leydig, Franz, von, *Ueber Organe eines sechsten Sinnes. Zugleich als Beitrag zur Kenntniss des feineren Baues der Haut bei Amphibien und Reptilien* (Dresden, Druck von E. Blochmarin & Sohm, 1868)
- “Ueber Organe eines sechsten Sinnes. Zugleich als Beitrag zur Kenntniss des feineren Baues der Haut bei Amphibien und Reptilien”, *Novorum Actorum academiae Caesareae Leopoldino-Carolinae Germanicae naturae curiosorum*, 14 (1868), pp. 1-108
- “Zur Kenntniss der Sinnesorgane der Schlangen”, *Archiv für mikroskopische Anatomie*, 8 (1872), pp. 317-357
- “Ueber die äusseren Bedeckungen der Reptilien und Amphibiem, Erster Artikel: Die Haut einheimischer Ophidier”, *Archiv für mikroskopische Anatomie*, 9 (1873), pp. 753-794
- “Ueber die allgemeine Bedeckungen der Amphibien”, *Archiv für mikroskopische Anatomie*, 12 (1876), pp. 119-24
- Lieberkühn, Nathaniel, *Über Die Keimblätter Der Säugthiere* (Marburg: Universitäts-Buchdruckerei (R. Friedrich), 1879)
- “Ueber die Chorda bei Säugetieren”, *Archiv für Anatomie und Physiologie*, 1 (1882), pp. 399-438

- Lovén, Christian, "Beiträge zur Kenntniss vom Bau der Gescmackswärzchen der Zunge," *Archiv für mikroskopische Anatomie*, 4 (1868) pp. 96-110.
- Maienschein, Jane, "'It's a Long Way From Amphioxus': Anton Dohrn and Late Nineteenth Century Debate About Vertebrate Origin", *History and Philosophy of Life Sciences*, 16 (1994), pp. 465-478.
- Majolo Molinari, Olga, *La stampa periodica romana dell'Ottocento* (Roma: Istituto di Studi Romani Editore 1963), vol. II
- Malbranc, Max, "Von der Seitenlinie und ihren Sinnesorganen bei Amphibien", *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*, 26 (1876), pp. 24-86
- Malatesta, Alberto, *Ministri, deputati, senatori dal 1848 al 1922* (Roma; E.B.B.I. 1941), vol. III
- Manoscritti di Filippo Pacini della Biblioteca Nazionale Centrale di Firenze* (Roma: Presso i principali librai, 1889)
- Marshall, Arthur M. "On the Head Cavities and associated Nerves of Elasmobranchs", *Quarterly Journal of the Microscopical Science*, 21 (1881), pp. 72-97
- "The Segmental Value of the Cranial Nerves", *Journal of Anatomy and Physiology*, 16 (1882), pp. 305-354
- Maurer, Friedrich, *Die Epidermis und ihre Abkömmlinge* (Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1895)
- Mauthner, Ludwig, "Beiträge zur näheren Kenntniss der morphologischen Elemente der Nervensystems", *Sitzungsberichte der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften. Mathematisch-naturwissenschaftliche Classe*, 39 (1860), pp. 583-589
- Paul Mayer, "Sopra certi organi di senso nelle antenne dei Ditteri", *Atti della R. Accademia dei Lincei. Memorie della Classe di scienze fisiche, matematiche e naturali*, s. III, 3 (1878-79), pp. 211-229
- "Über die in der Zoologischen Station zu Neapel gebräuchlichen Methoden zur mikroskopischen Untersuchung", *Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel*, 2 (1881), pp. 1-2
- "Einfache Methode zum Aufkleben mikroskopischer Schnitte", *Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel*, 4 (1883), pp. 521-522
- Mazzarelli, Giuseppe, *Monografia delle Aplysiidae del golfo di Napoli* (Napoli: Tipografia della Reale accademia delle scienze fis. e mat., 1893)
- McDonnell, Robert, "On the System of the "Lateral Line" in Fishes", *The Transactions of the Royal Irish Academy*, 24 (1871), pp. 161-187
- Merkel, Friedrich S., "Tastzellen und Tastkörperchen bei den Hausthieren und beim Menschen", *Archiv für mikroskopische Anatomie*, 11 (1875), pp. 636-652

- *Über die Endigungen der sensiblen Nerven in der Haut der Wirbelthiere* (Rostock: Verlag der Stiller'schen Hof und Universitäts-Buchhandlung, 1880)
- Metcalf, Herbert E., "The Ampullae of Lorenzini in *Acanthias vulgaris*", *Transactions of the American Microscopical Society*, 34, 1915, pp. 131-148
- Metcalf, Maynard M., "The Eyes and Subneural Gland of *Salpa*", in Brooks, *The Genus Salpa*,
- "On the Eyes, Subneural Gland, and Central Nervous System in *Salpa*", *Zoologischer Anzeiger*, 16 (1893 [1894]), pp. 6-10
- "The Follicle Cells in *Salpa*", *Zoologischer Anzeiger*, 20 (1897), pp. 210-217
- Metschnikoff, Elias, "Spongiologische Studien", *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*, 32 (1879), pp. 349-387
- Meyer, Paul, *Études sur le labyrinthe membraneux et plus spécialement sur le limaçon chez les reptile et les oiseaux* (Strasbourg-Paris: Ch. J. Trübner, Libraire-Éditeur-J. B. Baillière et fils, 1876)
- Milani, Riccardo, "L'evoluzione dell'Unione Zoologica Italiana nei cento anni della sua storia" *Italian Journal of Zoology*, 66 (1999), pp. 399-417
- Milne-Edwards, Henri, *Observations sur les ascides composées des côtes de la Manche* (Paris: Chez Fortin-Masson et C.ie, 1841)
- Minganti, Antonio "I cromosmi nei Tunicati", *Italian Journal of Zoology*, 23 (1956), pp. 299-231
- Mingazzini, Giovanni, "Francesco Todaro", *Il Policlinico. Periodico di medicina, chirurgia e igiene*, 25 (1918), pp. 1074-1705
- Monro, Alexander *The Structure and Physiology of Fishes Explained and Compared with Those of Man and Other Animals...* (Edinburgh: printed for Charles Elliot, 1785);
- Morgan, Thomas H., "A Confirmation of Spallanzani's Discovery of an Earthworm Regenerating a Tail in Place of a Head", *Anatomischer Anzeiger*, 15 (1899), pp. 407-410
- Monroy, Alberto, Groeben, Christiane, "The "New" Embryology at the Zoological Station and at the Marine Biological Laboratory", *Biological Bulletin*, 168 (suppl.) (1985), p. 35-43
- Montgomery, Thomas H., "On the Morphology of the Excretory Organs of Metazoa: A Critical Review", *Proceedings of the American Philosophical Society*, 47 (1908), pp. 547-635
- Moreau, Émile, *Histoire naturelle des poissons de la France*, tome premier (Paris: G. Masson Éditeur, 1881)

- Moscheo, Rosario, "Nikolaus Kleinenberg e il suo progetto di una Stazione zoologica", *Atti della Accademia Peloritana dei Pericolanti. Classe di lettere, filosofia e belle arti*, 73 (1997), pp. 93-112
- Müller, Heinrich, "Zur Demonstration der Nerven im elektrischen Organ", *Verhandlungen der physikalisch-medicinischen Gesellschaft in Würzburg*, 2 (1852), pp. 21-24
- Heinrich Müller, "Ueber die anatomische Verschiedenheit der zwei Formen (Generationen) bei den Salpen", *Verhandlungen der physikalisch-medicinischen Gesellschaft in Würzburg*, 3 (1852), pp. 57-64
- Müller, Irmgard, "Der "Hydriot" Nikolai Kleinenberg oder: Spekulation und Beobachtung", *Medizinhistorisches Journal*, 8 (1973), pp. 131-153
- "Die Wandlung embryologischer Forchung von der deskriptiven zur experimentellen Phase unter dem Einfluß der Zoologischen Station in Neapel", *Medizinhistorisches Journal*, 10 (1975), pp. 191-218
- Nägeli, Karl W. von, *Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre* (München und Leipzig: Druck und Verlag von R. Oldenbourg, 1884)
- Nagel, Wilhelm, *Die Entwicklung der Extremitäten der Säugethiere...* (Marburg: Universitäts-Buchdruckerei (R. Friedrich), 1878)
- "Das menschliche Ei", *Archiv für mikroskopische Anatomie*, 31 (1888), pp. 342-423
- Nash, Richard, "William Keith Brooks and the naturalist's defense of Darwinism in the late-nineteenth century", *History and Philosophy of the Life Sciences*, 37 (2015), pp. 158-179
- Nübler-Jung, Katharina, Arendt, Detlev "Is ventral in insects dorsal in vertebrates? A History of embryological arguments favouring axis inversion in chordate ancestors", *Roux's Archive of Developmental Biology*, 203 (1994), pp. 357-366
- "Dorsal or ventral: similarities in fate maps and gastrulation patterns in annelids, arthropods and chordates", *Mechanism of Development*, 61 (1997), pp. 7-21
- Nyhart, Lynn K., *Biology Takes Form. Animal Morphology and the German Universities, 1800-1900* (Chicago and London: The University of Chicago Press, 1995)
- Oellacher, Josef, "Beiträge zur Geschichte des Keimbläschens im Wirbelthiereie", *Archiv für mikroskopische Anatomie*, 8 (1872), pp. 1-27
- Oppel, Albert, "Die Befruchtung des Reptilieneies," *Anatomischer Anzeiger*, 6 (1891), pp. 535-544
- "Die Befruchtung des Reptilieneies", *Archiv für mikroskopische Anatomie*, 39 (1892), pp. 215-290

- Oppenheimer, Jane M., "The Non-Specificity of the Germ-Layers", *The Quarterly Review of Biology*, 15 (1940), pp. 1-27
- Osawa, Gakutaro, "Beitrag zur feineren Structur des Integumentes der *Hatteria punctata*", *Archiv für mikroskopische Anatomie* 47 (1896), pp. 570-583
- Ottaviani, Alessandro, "«La «morfologia sottile» in Italia: Darwinismo e metodo sperimentale nelle ricerche anatomiche ed embriologiche di Francesco Todaro e Giovan Battista Grassi", *Giornale critico della filosofia italiana*, s. VI, 76 (1997), pp. 365-396
- *Dalla filogenia all'enigma: il problema del vivente in cinque prolusioni accademiche in Sicilia fra Otto e Novecento* (Palermo: Facoltà di Scienze, 2002)
- "A Chapter in the Debate on Chordate Phylogeny: Unpublished Papers by Francesco Todaro on a Sense Organ in The Tunicates", *Nuncius*, 37 (2022), pp. 421-478
- Otto, Hans, "Die Beschappung der Brevilinguier und Ascalaboten", *Jenaische Zeitschrift für Wissenschaft*, 44 (1909), pp. 193-251
- Parker, George H., *Animal Colour Changes and their Neurohumours. A Survey of Investigations 1910-1943* (Cambridge; At the University Press, 1948)
- Pazzini, Adalberto, *La storia della facoltà Medica* (Roma, Istituto di Storia della Medicina della Università di Roma 1961), vol. I
- Perrier, Édouard, *Traité de zoologie*, fascicule V, (Paris: Masson et C.ie éditeurs, 1899)
- Pflüger, Eduard F.W., *Ueber die Eierstöcke der Säugethiere und des Menschen* (Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1863)
- Poli, Camillo, "Zur Entwicklung der Gehörblase bei den Wirbelthiere", *Archiv für mikroskopische Anatomie*, 48 (1897), pp. 644-696
- Raffaële, Federico, "Osservazioni intorno al sincizio perilecítico delle uova dei Teleostei" *Bollettino della Società di naturalisti in Napoli*, s. I, 12, 1898, pp. 33- 69
- Ranvier, Louis, *Leçons sur l'histologie du système nerveux*, 2 Tomes (Paris: Librairie F. Savy, 1878)
- Rauber, Antonius "Die erste Entwicklung des Kaninchens", *Sitzungsberichte der Naturforschenden Gesellschaft zu Leipzig*, 2 (1875), pp. 103-109
- Redikorzew, Wladimir, "Über das Sehorgan der Salpen", *Gegenbaurs Morphologisches Jahrbuch. Eine Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte*, 43 (1905), pp. 204-239

- Reichert, Karl B., *Das Entwicklungsleben im Wirbelthier-Reich* (Berlin: Verlag von August Hirschwald, 1840)
- Relazione e notizie intorno alla R. Università di Roma. Scuole e Istituti scientifici annessi. Pubblicazioni del personale insegnante* (Roma: Stabilimento Crivelli, 1873)
- Remak, Robert, *Observationes anatomicae et microscopicae de systematis nervosi structura* (Berolini; sumtibus et formis Reimerianis, 1838)
- “Ueber den Bau der Nervenfasern und Ganglienkugeln”, *Amtlicher Bericht über die neunundzwanzigste Versammlung der Gesellschaft deutscher Naturforscher und Aerzte zu Wiesbaden*, 1852, pp.182-183
- *Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbelthiere* (Berlin: Verlag von G. Reimer, 1855)
- Retzius, Anders A., “Om de förmenta elektriska organerna hos de icke elektriska Rockorna”, *Öfversigt af kong. vatenskaps-akademiens förhandlingar*, 1845, pp. 177-181.
- Retzius, Gustav, “Zur Kenntniss der Lorenzinischen Ampullen der Sela-chier”, *Biologisches Untersuchungen*, 8 (1898), pp. 75-92
- Richards, Robert J. *The tragic sense of life: Ernst Haeckel and the struggle over evolutionary thought* (Chicago: The University of Chicago Press, 2008)
- Romiti, Guglielmo, *Sunto delle lezioni di anatomia generale umana fatte nella R. Università di Siena nell'anno 1878-79* (Siena: Tip. dell'Ancora di G. Bargellini, 1879)
- Roux, Wilhelm, “Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryo. 3. Über die Bestimmung der Hauptrichtungen des Froschembryos im Ei und über die erste Teilung des Froscheies”, *Breslauer ärztlicher Zeitschrift*, 7 (1885), pp. 64-68, 73-77, 87-88, 100-101, 112-116, 125-128
- “Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryo. Über die künstliche Hervorbringung halber Embryonen durch Zerstörung einer der beiden ersten Furchungskugeln, sowie über die Nachentwicklung (Postgeneration) der fehlenden Körperhälfte”, *Virchows Archiv*, 114 (1888), pp. 113-153
- “Einleitung”, *Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen*, 1 (1895), pp. 1-42
- Rovati, Clementina, Violani Carlo (a cura di), *Leopoldo Maggi (1840-1905): una lezione per immagine* (Cava Manara: Greppi, 2005)
- Rückert, Johann, “Weitere Beiträge zur Keimblattbildung bei Selachiern”, *Anatomischer Anzeiger*, 4 (1889), pp. 353-374
- “Zur Befruchtung des Selachiereies”, *Anatomischer Anzeiger*, 6 (1891), pp. 308-322

- “Zur Entwicklungsgeschichte des Ovalialeies bei Selachiern”, *Anatomischer Anzeiger*, 7 (1892), pp. 107-158
- “Über physiologische Polyspermie bei meroblastischen Wirbeltiereiern”, *Anatomischer Anzeiger*, 7 (1892), pp. 320-333
- “Die Chromatinreduktion bei der Reifung des Sexualzellen”, in Friedrich Merkel, Robert Bonnet (hrsg. von), *Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte*, vol. III (Wiesbaden: Verlag von J.F. Bergmann, 1894), pp. 517-583
- Rusconi, Mauro, *Développement de la grenouille commune depuis le moment de sa naissance jusque à son état parfait* (Milan: Chez Paolo Emilio Giusti, 1826)
- Sala, Luigi, “Experimentelle Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung der Eier bei *Ascaris megaloccephala*”, *Archiv für mikroskopische Anatomie*, 44 (1895), pp. 422-98
- Salensky, Vladimir V., “Ueber die embryonale Entwicklungsgeschichte der Salpen”, *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*, 27 (1876), pp. 179-236
- “Ueber die Knospung der Salpen“, *Morphologisches Jahrbuch. Eine Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte*, 3 (1877), pp. 549-612
- Ueber die Entwicklung der Hoden und über den Generationswechsel der Salpen”, *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*, 30 (1878), pp. 275-293
- “Neue Untersuchungen über die embryonale Entwicklung der Salpen”, *Zoologischer Anzeiger*, 4 (1881), pp. 597-603, 613-619
- “Neue Untersuchungen über die embryonale Entwicklung der Salpen”, *Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel*, 4 (1883), pp. 90-171, 327-402
- “Ueber die Thätigkeit der Kalymnocyten (Testazellen) bei der Entwicklung einiger Synascidien“, in *Festschrift zum siebenzigsten Geburtstag Rudolf Leuckarts* (Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1892), pp. 110-120
- “Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Synascidien”, *Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel*, 11, 1895, pp. 367-630
- Samassa, Paul, “Studien über den Einfluss des Dotters auf die Gastrulation und die Bildung der primären Keimblätter der Wirbelthiere. I. Selachier”, *Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen*, 2 (1896), pp. 127-168
- Sarasin, Karl F., “Reifung und Furchung des Reptilieneies“, *Arbeiten aus dem zoologisch-zootomischen Institut in Würzburg*, 6 (1883), pp. 159-

- 216 [= *Reifung und Furchung des Reptilien-Eies...* (Wiesbaden: C.W. Kreidel's Verlag, 1883)]
- Sarton, George, "The Discovery of the Mammalian Egg and the Foundation of Modern Embryology", *Isis*, 16 (1931), pp. 315-377
- Savi, Paolo, in *Atti della terza riunione degli scienziati italiani tenuta in Firenze nel settembre del 1841*, (Firenze: coi tipi della Galileiana, 1841), pp. 328-329
- "Études anatomiques sur le système nerveux et sur l'organe électrique de la torpille", in Carlo Matteucci, *Traité des phénomènes électrophysiologiques des animaux...* (Paris: chez Fortin, Masson et c.ie, 1844), pp. 273-348
- Schäfer, Edward A., "Description of a Mammalian Ovum in an early condition of Development, *Proceedings of the Royal Society of London*, 25 (1876), pp. 399-403
- "A Contribution to the History of Development of the Guinea-Pig", *Journal of Anatomy and Physiology*, 11 (1877), pp. 332-347
- "On the structure of the immature ovarian ovum in the common fowl and in the rabbit. To which is appended some observations upon the mode of formation of the discus proligerus in the rabbit, and of the ovarian glands or 'egg-tubes' in the dog", *Proceedings of the Royal Society of London*, 30 (1880), pp. 237-250
- Schiefferdecker, Paul, "Beiträge zur Kenntniss des Baus der Nervenfasern", *Archiv für mikroskopische Anatomie*, 30 (1887), pp. 435-494
- Schiff, Maurizio, *Lezioni di fisiologia sperimentale sul sistema nervoso encefalico* (Firenze: Cammelli, 1865).
- Schmidt, Wilhelm J., "Das Integument von Voeltzkowia mira Bttgr. Ein Beitrag zur Morphologie und Histologie der Eidechsenhaut", *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*, 94 (1910), pp. 605-720
- "Studien am Integument der Reptilien. I. Die Haut der Geckoniden", *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*, 101 (1912), pp. 139-258
- Schmitt, Stephane, *Histoire d'une question anatomique: la répétition des parties* (Paris: Publications scientifiques du Muséum, 2017),
- Schneider, Anton, "Über die Auflösung der Eier und Spermatozoen in den Geschlechtsorganen", *Zoologischer Anzeiger*, 3 (1880), pp. 10-21
- "Über Befruchtung" *Zoologischer Anzeiger*, 3 (1880), pp. 252-257
- "Über Befruchtung der thierischen Eier", *Zoologischer Anzeiger*, 3 (1880), 426-427
- Schultze, Max, *Untersuchungen über den Bau der Nasenschleimhaut, namentlich die Stuktur und Endigungsweise der Geruchsnerve bei dem*

- Menschen und den Wirbelthieren* (Halle: Druck und Verlag von H.W. Schmidt, 1862)
- Schultze, Oskar“, Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung des Amphibieneies“, *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*, 45 (1887), pp. 177-226
- Schulze, Franz E., “Epithel- und Drüsen-Zellen“, *Archiv für mikroskopische Anatomie*, 3 (1868), pp. 137-202
- “Ueber cuticulare Bildungen und Verhornung von Epithelzellen bei den Wirbelthieren“, *Archiv für mikroskopische Anatomie*, 5 (1869), pp. 295-319
- “Ueber die Sinnesorgane der Seitenlinie bei Fischen und Amphibien“, *Archiv für mikroskopische Anatomie*, 6 (1870) pp. 62-88
- “Die Geschmacksorgane der Froschlarven“, *Archiv für mikroskopische Anatomie*, 6 (1870), pp. 407-419
- Gustav Schwalbe, “Ueber die Geschmacksorgane der Säugethiere und des Menschen“, *Archiv für mikroskopische Anatomie*, 4 (1868), pp. 154-187.
- Seeliger, Oswald, “Die Knospung der Salpen“, *Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft*, 19 (1886), pp. 573-677 + 10 tavv.
- “Die Entstehung des Generationswechsels der Salpen“, *Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft*, 22 (1888), pp. 399-414
- Selenka, Emil, *Zoologische Studien. I Befruchtung des Eies von Toxopneustes variegatus. Ein Beitrag zur Lehre von der Befruchtung und Eifurchung* (Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1878)
- Sellers Colton, Harold, “The “Pyloric Gland” of the Acyidian Botryllus – An Organ of Excretion?”, *Biological Bulletin*, 19 (1910), pp. 35-54,
- Semper, Carl, “Ueber die Entstehung der geschichteten Cellulose-Epidermis der Ascidien“, *Verhandlungen der physikal.-medicin. Gesellschaft in Würzburg*, n.s., 8 (1874), pp. 63-86
- “Die Stammesverwandschaft der Wirbelthiere und Wirbellosen“, *Arbeiten aus dem zoologisch-zootomischen Institut in Würzburg*, 2 (1875), pp. 25-73
- “Das Urogenitalsystem der Plagiostomen und seine Bedeutung für das übrigen Wirbelthiere“, *Arbeiten aus dem zoologisch-zootomischen Institut in Würzburg*, 2 (1875), pp. 195-508
- “Die Verwandtschaftsbeziehungen der geglierten Thiere. III. Strobilation und Segmentation,” *Arbeiten aus dem zoologisch-zootomischen Institut in Würzburg*, 3 (1876-77), pp. 115-404
- “Sind die Segmentalorgane der Anneliden homolog mit denen der Wirbelthiere? Eine Erwiderung an Herrn Dr. Fürbringer“, *Morphologisches*

- Jahrbuch. Eine Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte*, 4 (1878), pp. 322-327
- Severin, Friedrich, *Untersuchungen über das Mundepithel bei Säugethiere-
ren, mit Bezug auf Verhornung, Regeneration und Art der Nervenendi-
gung* (Kiel: Druck von Schmidt & Klaunig, 1885)
- Silvestri, Orazio, “Una rivoluzione nel campo della filosofia zoologica
[1866]”, in Corrado Dollo, Giuseppe Giarrizzo, Vito Librando (a cura
di), *Lezioni inaugurali. Anni accademici 1861/62 – 1879/80. Università
degli studi di Catania*, (Catania: nella sede dell'Università, 1989), pp.
57-68
- Sobotta, Johannes, “Die Reifung und Befruchtung des Wirbeltiereies”, in
Friedrich Merkel und Robert Bonnet (hrsg. von), *Ergebnisse der Ana-
tomie und Entwicklungsgeschichte*, vol. V (Wiesbaden: Verlag von J.F.
Bergmann, 1895), pp. 507-561
- Spagnolini, Alessandro *Catalogo degli Acalefi del Golfo di Napoli. Parte
prima. Sifonofori* (Milano: coi tipi di Giuseppe Bernardoni, 1870)
- Spano, Nicola *L'Università di Roma* (Roma: Casa editrice «Mediterra-
nea», 1935)
- Stahnisch, Frank W., Bulloch, Andrew G.M., “Mihály (Michael von) Len-
hossék (1863-1937)”, *Journal of Neurology*, 258 (2011), pp. 1901-1903
- Stier, Anneliese, “Beiträge zur Embryonalentwicklung der Salpa pinnata”,
Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere, 33 (1938), pp. 582-
632
- Strasburger, Eduard, Strasburger, *Ueber Zellbildung und Zelltheilung*
(Jena: Hermann Dabis, 1875)
- “Ueber den Theilungsvorgang der Zellkerne und das Verhältniss der
Kerntheilung zur Zelltheilung”, *Archiv für mikroskopische Anatomie*,
21 (1882), pp. 476-590
- Tafani, Alessandro, “I primi momenti dello sviluppo dei mammiferi. Studi
di morfologia normale e patologica eseguiti sulle uova dei topi”, *Archiv-
vio di anatomia normale e patologica*, 5 (1889), pp. 1-59
- Tamamscheff, J., “Ueber Nervenrohr, Axencylinder und Albuminstoffe”,
Centralblatt für die medicinischen Wissenschaft, 10 (1872), pp. 593-597
- Todaro, Francesco, “Novelle ricerche sopra la struttura muscolare delle
orecchiette del cuore umano e sopra la valvola d'Eustachio”, *Lo Speri-
mentale*, s. IV, 17 (1865), pp. 217-242
- *Il rinnovamento continuo del corpo umano* (Messina, Dalla Tipografia
Ribera, 1869)
- *Contribuzione alla anatomia e alla fisiologia de' tubi di senso de' pla-
giostomi*. (Messina: presso Ignazio D'Amico e figli, 1870)

- “Sulla struttura dei plessi nervosi – Prolusione al corso di anatomia descrittiva nella R. Università di Roma”, *Gazzetta clinica dello spedale civico di Palermo*, 3 (1872), pp. 529-545 + 2 tavv
- “Die Geschmackorgane der Rochen”, *Centralblatt für die medicinischen Wissenschaften*, 10 (1872), pp. 227-229
- “Prefazione”, *Ricerche fatte nel laboratorio di anatomia normale della R. Università di Roma nell’anno 1872*, 1 (1873), pp.
- “Gli organi del gusto e la mucosa bucco-branchiale dei selaci”, *Ricerche fatte nel laboratorio di anatomia normale della R. Università di Roma nell’anno 1872*, Roma, 1 (1873),
- “Gli organi del gusto e la mucosa bucco-branchiale dei Selaci”, *Centralblatt für die medicinischen Wissenschaft*, 11 (1873), pp. 629-633
- “Les organes du gout et la muqueuse bucco-branchiales des sélaciens”, *Archives de zoologie expérimentale et générale*, 18 (1873), pp. 535-558
- “Sullo sviluppo e sull’anatomia delle salpe”, *Atti della R. Accademia dei Lincei*, s. II, 1 (1873-74), pp. XIV-XVI
- “Sopra lo sviluppo e l’anatomia delle Salpe”, *Atti della R. Accademia dei Lincei*, s. II, 2 (1874-75), pp. 720-792
- “Sopra la presenza degli organi di gusto nella lingua dei Sauriani”, *Atti della Reale Accademia dei Lincei. Transunti e Bullettino bibliografico*, s. II, 3 (1875), pp. 51-52
- “Sopra gli organi del gusto della testuggine greca”, *Atti della Reale Accademia dei Lincei. Transunti e Bullettino bibliografico*, s. II, 3 (1875), pp. 122-123
- “Struttura della valvola di Eustachio nel cuore umano”, *Atti dell’Accademia medica di Roma*, 1 (1875-1876) pp. 212-215
- “Sopra la struttura intima della pelle dei rettili”, *Atti della R. Accademia dei Lincei. Transunti*, s. III, 1 (1876-77), pp. 236-237
- “Sulla struttura muscolare dei ventricoli del cuore umano”, *Atti della R. Accademia dei Lincei. Transunti*, ser. III, 3 (1876-77), pp. 30-31
- “L’arteria mediastinica superiore, ramo anomalo dell’arteria tiroidea inferiore”, *Atti dell’Accademia medica di Roma*, 3 (1877), pp. 32-35 [= *Ricerche fatte nel laboratorio di anatomia normale della R. Università di Roma*, 2 (1878), pp. 151-152]
- “Sulla struttura intima della pelle de’ rettili”, *Ricerche fatte nel laboratorio di anatomia normale della R. Università di Roma*, 2 (1878), pp. 81-135 [= *Atti della R. Accademia dei Lincei. Memorie della classe di scienze fisiche, matematiche e naturali*, s. III, 2 (1878), pp. 1073-1128]
- Francesco Todaro, “Sugli organi del gusto della *Lacerta viridis*” in *Atti del duodecimo congresso degli scienziati italiani tenuto in Palermo nel*

- Settembre del MDCCCLXXV* (Roma: Tipografia dell'opinione, 1879), pp. 118-119
- “Sugli organi del gusto degli Eteropodi”, *Atti della R. Accademia dei Lincei. Transunti*, s. III, 3 (1879), pp. 251-254
 - *Importanza e meccanica della respirazione. Lettura popolare fatta nel Teatro Anatomico della Sapienza addì 11 luglio 1880* (Roma: Tipografia dell'Opinione, 1880)
 - “Sui primi fenomeni dello sviluppo delle salpe, comunicazione preliminare”, *Atti della R. Accademia dei Lincei. Transunti*, s. II, 4 (1880), pp. 86-89
 - *Intorno al movimento degli studi embriologici. Introduzione al corso di embriologia comparata inaugurato il 23 gennaio 1881 nell'Istituto anatomico e fisiologico dell'Università romana* (Torino: Loescher, 1881)
 - “Sui primi fenomeni dello sviluppo delle salpe. 2° comunicazione preliminare”, *Atti della R. Accademia dei Lincei. Transunti*, s. III, 6 (1882), pp. 309-315
 - *Sur les premiers phénomènes du développement des Salpes*, *Archives italiennes de biologie*, 2 (1882), pp. 1-9
 - “Sui primi fenomeni nello sviluppo delle salpe” [3ª comunicazione preliminare], *Atti della R. Accademia dei Lincei. Transunti*, s. III, 7 (1883), pp. 294-297
 - *Sur les premiers phénomènes du développement des Salpes. Troisième communication préliminaire*, *Archives italiennes de biologie*, 3, 1883, pp. 361-365
 - *Brevi considerazioni sull'insegnamento d'anatomia* (Roma; Tipografia Fratelli Bencini 1884)
 - “Sopra una nuova forma di salpa (S. dolicosoma)”, *Atti della R. Accademia dei Lincei. Transunti*, s. III, 8 (1884), pp. 41-43
 - “Sopra i canali e le fessure branchiali delle salpe”, *Atti della R. Accademia dei Lincei. Transunti*, s. III, 8 (1884), pp. 348-350
 - “Studi ulteriori sullo sviluppo delle Salpe”, *Atti della R. Accademia dei Lincei. Memorie della classe di scienze fisiche, matematiche e naturali*, s. IV, 1 (1885), pp. 641-680
 - “Sur l'origine phylogénétique des yeux des vertébrés et sur la signification des épiphyses et des hypophyses de leur cerveau; de la fosse ciliés et de la glande de Hancock des tunuciers”, *Archives italiennes de biologie*, 9 (1887), pp. 55-57
 - “Sull'origine degli occhi dei vertebrati, sul significato dell'epifisi e ipofisi del loro cervello, della fossa ciliata, e della glandola di Hancock dei Tunicati” in *Atti del dodicesimo congresso della Associazione medica*

- italiana tenuto in Pavia nel Settembre 1887*, 2 voll. (Pavia: premiata tipografia Fratelli Fusi, 1888), I, pp. 274-276
- “Sull’omologia della branchia delle Salpe con quella degli altri Tuniciati, Nota I”, *Atti della Reale Accademia dei Lincei. Rendiconti*, s. IV, 4 (1888), pp. 437-444
- “De l’homologie de la branchie des Salpes avec celle des autres Tuniciers”, *Archives italiennes de biologie*, 6 (1889), pp. 369-379
- “Sulla gemellarità e mostruosità doppia nei mammiferi”, *Atti della Reale Accademia dei Lincei. Rendiconti*, s. IV, 5 (1889), pp. 241-247
- *Le prime fasi dello sviluppo dei mammiferi. Lettura fatta nel R. Istituto anatomico di Roma* (Milano [et alibi]: Francesco Vallardi, s.n.a. [ma 1890])
- “Sulla struttura, la maturazione e la fecondazione dell’ovo della Seps chalcides. Nota preliminare, *Atti della R. Accademia dei Lincei. Rendiconti*, s. IV, 7,2 (1891), pp. 445-449
- “Sopra lo sviluppo della Seps Chalcides. Parte prima. Maturazione e fecondazione”, *Ricerche fatte nel laboratorio di anatomia normale della R. Università di Roma ed altri laboratori biologici*, 3 (1893), pp. 87-103 [= *Atti della R. Accademia dei Lincei. Memorie della classe di scienze fisiche, matematiche e naturali*, s. IV, 7 (1891), pp. 233-247]
- “Sull’organo visivo delle Salpe”, *Atti della Reale Accademia dei Lincei. Rendiconti della Classe di scienze fisiche, matematiche e naturali*, s. IV, 2 (1893), pp. 374-381
- “Osservazioni e riflessioni sopra la segmentazione dell’ovo e la formazione dei foglietti germinativi della Seps chalcides”, in *Atti dell’XI Congresso medico internazionale. Roma. 29 marzo – 5 aprile 1894. Volume II. Anatomia, Fisiologia, Patologia generale e Anatomia patologica* (Roma: Tipografia della Camera dei deputati, 1894), pp. 38-48
- “Observations et réflexions sur la segmentation de l’œuf et sur la formations des feuilletts germinatifs du Seps chalcides”, *Archives italiennes de biologie*, 22 (1895), pp. I-VII
- “Beobachtungen und Betrachtungen über die Furchung des Eies und die Bildung der Keimblätter bei Seps chalcides”, *Untersuchungen zur Naturlehre des Menschen und der Thiere*, 15 (1895), pp. 520-534
- *I lincei le scienze sperimentali. Discorso del Socio Francesco Todaro pronunziato nella adunanza solenne del 7 giugno 1896. Onorato dalla presenza delle LL. MM. il Re e la Regina* (Roma: Tipografia della Reale Accademia dei Lincei, 1896)
- “La stazione zoologica di Napoli”, *La vita italiana. Rivista illustrata*, n. s., 3,1 (1896-97), pp. 882-890

- “Marcello Malpighi”, *Vita italiana. Rivista illustrata*, n. s., 3,2 (1897) pp. 481-485
- “Marcello Malpighi nella biologia e nella medicina” in *Marcello Malpighi e l'opera sua. Scritti varii [...] raccolti dal dottor U. Pizzoli* (Milano [et alibi]: Casa editrice Francesco Vallardi, 1897), pp. 199-213
- “Sopra lo sviluppo della parte anteriore del corpo delle Salpe”, *Atti della Reale Accademia dei Lincei. Rendiconti della Classe di scienze fisiche, matematiche e naturali*, s. V, 6 (1897), pp. 54-61
- *Lazzaro Spallanzani. Estratto dal Supplemento al Policlinico, anno 1899* (Roma: Società Editrice Dante Alighieri, 1899)
- “La moltiplicazione delle sfere di segmentazione dell'ovo nelle Salpe. Con 3 figure”, in *Verhandlungen der Anatomischen Gesellschaft auf der vierzehnten Versammlung in Pavia, vom 18.-21. April 1900* (Jena: Verlag von Gustav Fischer, 1900)
- “L'organo renale delle Salpe”, *Monitore zoologico italiano*, 12 (1901), pp. 174-176
- “Sopra gli organi escretori delle Salpidi”, *Atti della reale accademia dei Lincei. Rendiconti della Classe di scienze fisiche, matematiche e naturali*, s. V, 11 (1902), pp. 405-417
- “Sopra il movimento scientifico della zoologia”, *Nuova Antologia. Rivista di lettere scienze ed arti*, s. IV, 102 (1902), pp. 531-536
- *Discorso Inaugurale pronunciato dal Senatore Francesco Todaro addì 9 ottobre 1907 al concorso ginnastico di Messina (con note storiche)* (Roma: Cooperativa Tipografica Manuzio, 1907)
- “Sopra un particolare organo di senso delle Salpidae”, *Atti della Reale Accademia dei Lincei. Classe di scienze fisiche, matematiche e naturali*, s. IV, 16 (1907), pp. 575-576
- “Antonio Dohrn. Commemorazione”, *Ricerche fatte nel laboratorio di anatomia normale della R. Università di Roma ed in altri laboratori biologici*, 15 (1910-1911), pp. 7-17
- “Sopra un nuovo organo di senso nelle «Salpidae, in *Atti della Società italiana per il progresso delle scienze pubblicati per cura dei soci Reina, Pirotta, Folgheraiter, Tieri. Quarta riunione, Napoli – dicembre 1910* (Roma: Società Italiana per il Progresso delle Scienze, 1911), pp. 669-670
- “Una pagina della rivoluzione del 1860”, *Nuova antologia di lettere, scienze ed arti*, s. V, 155 (1911), pp. 177-204
- Trégouboff, Grégoire, “Histoire de la station zoologique de Villefranche-sur-mer” *Bulletin du comité des travaux historiques et scientifiques, section sciences*, 4 (1982), pp. 1-133

- Traustedt, Magar P.A., *Spolia atlantica. Bidrag til Kundskab om Salperne* (Kjøbenhavn: Bianco Lunos Kgl. Hof Bogtrykkeri, 1885)
- Treviranus, Gottfried R., “Über die Nerven des fünften Paares als Sinnesnerven”, *Vermischte Schriften anatomischen und physiologischen Inhalts*, 3 (1820), pp. 135-146
- Trinchese, Salvatore, “I primi momenti dell’evoluzione nei Molluschi”, *Atti della R. Accademia dei Lincei. Memorie della classe di scienze fisiche, matematiche e naturali*, s. III, 7 (1880), pp. 3-54
- “Nuove osservazioni sulle vescicole direttrici”, in *Atti dell’XI Congresso medico internazionale. Roma. 29 marzo – 5 aprile 1894. Volume II. Anatomia, Fisiologia, Patologia generale e Anatomia patologica* (Roma: Tipografia della Camera dei deputati, 1894), pp. 15-16
- Tuckermann, Frederik, “The Tongue and Gustatory Organs of Mephitis mephitica”, *Quarterly Journal of Microscopical Science*, 27 (1888), pp. 149-167
- “Uittrekels uit brieven van de Heeren Kuhl en van Hasselt an de Heeren C.J. Temminck, Th. van Swinderen en W. de Haan”, *Algemeene Konst- en Letter-Bode voor het Jaar 1822*, 1° tomo, 1822, pp. 115-117
- Ussow, Michael, “Zoologisch-embryologische Untersuchungen”, *Archiv für Naturgeschichte*, 41 (1875), pp. 1-18
- “Прибавления к Познанию Организации Оболочников”, *Известия Императорского Общества Любителей Естествознания, Антропологии и Этнографии*, 18 (1876), pp. 1-62 (numerazione autonoma)
- Versari, Riccardo, “Commemorazione [di Francesco Todaro]”, *Ricerche di Morfologia*, I (1920), pp. 3-15
- Vogt, Carl, “Recherches sur les animaux inférieurs de la Méditerranée. Second mémoire. Sur les Tuniciers nageants de la mer de Nice”, *Mémoires de l’Institut nationale genevois*, 2 (1854), pp. 1-102 (numerazione autonoma)
- Vucinich, Alexander, *Science in Russian Culture, 1861-1917* (Stanford, California: Stanford University Press, 1970)
- Wagner, Nikolaus “Recherches sur la circulation du sang chez les tuniciers”, *Melanges biologiques tirés du Bulletin de l’Académie impériale des sciences de St.-Petersbourg*, 6 (1866-68), pp. 10-18
- Waldeyer, Wilhelm, *Eierstock und Ei* (Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1870)
- Weil, Carl, “Beiträge zur Kenntniss der Befruchtung und Entwicklung des Kanincheneies”, *Medizinische Jahrbücher*, I Heft (1873), pp. 18-29

- Weindling, Paul, *Darwinism and social Darwinism in Imperial Germany; the contribution of the cell biologist Oskar Hertwig (1849-1922)* (Stuttgart: G. Fischer, 1991)
- Weismann, August, *Ueber die Dauer des Lebens. Ein Vortrag* (Jena: Verlag von Gustav Fischer, 1882)
- *Die Continuität des Keimplasma's als Grundlage einer Theorie der Vererbung* (Jena: Verlag von Gustav Fischer, 1885)
- “Ueber die Zahl der Richtungkörper und über ihre Bedeutung für die Vererbung”, in Id., *Aufsätze über Vererbung und verwandte biologische Fragen* (Jena: Verlag von Gustav Fischer, 1892), pp. 397-464
- Wenckebach, Karel F., “Der Gastrulationsprozess bei *Lacerta agilis*”, *Anatomischer Anzeiger*, 6 (1891), pp. 57-61 e 72-77
- Whitear, Mary, “Some remarks on the ascidian affinities of Vertebrates”, *Annals and Magazine of Natural History*, s. XII, 113 (1957), pp. 338-348
- Whitman, Charles O., “Methods of Microscopical Research in the Zoological Station in Naples”, *The American Naturalist*, 16 (1882), pp. 697-706
- Wiedersheim, Robert, “Zur Anatomie und Physiologie des *Phyllodoctylis europaeus* mit besonderer Berücksichtigung des *Aquarductus vestibuli* der Ascalaboten im Allgemeinen. Zugleich als zweiter Beitrag zur Inselfauna des Mittelmeeres”, *Morphologisches Jahrbuch. Eine Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte*, 1 (1876), pp. 498-534
- Wijhe, Jan W. van, *Over het Visceraalskelet en de Zenuwen van den Kop der Ganoiden* (Leiden: S.C. van Doesburgh, 1880)
- “Ueber die Mesodermsegmente und die Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes”, *Verhandelingen der koninklijke Akademie van Wetenschappen*, 22 (1883), pp. 1-50 (numerazione autonoma)
- “Ueber die Mesodermsegmente des Rumpfes und die Entwicklung des Exkretionssyteme bei Selachiern”, *Archiv für mikroskopische Anatomie*, 32 (1889), pp. 461-516
- “Die Kopfregion der Cranioten beim *Amphioxus*, nebst Bemerkungen über die Wirbeltheorie des Schädels”, *Anatomischer Anzeiger*, 4 (1889), pp. 558-566
- “Ueber *Amphioxus*”, *Anatomischer Anzeiger*, 8 (1893), pp. 152-172
- Will, Ludwig, “Zur Entwicklungsgeschichte des Gecko”, *Biologisches Centralblatt*, 10 (1890-91), pp. 592-600
- Winterstein, Hans (hrsg. von), *Handbuch der vergleichenden Physiologie*, III.1, (Jena: Verlag von Gustav Fischer, 1914)
- Wourms, John P., “The Rise of Fisch Embryology in the Nineteenth Century”, *American Zoologist*, 37 (1997), pp. 269-310

- Ziegler, Heinrich E., "Ueber das Verhalten der Kerne im Dotter der mero-blastischen Wirbelthiere", *Berichte der Naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg I.B.*, 8 (1894), pp. 192-209
- Zincone, Antonio, "Osservazioni anatomiche su di alcune appendici tattili dei pesci", *Rendiconto dell'Accademia delle scienze fisiche e matematiche*, 15 (1876), pp. 182-193
- Zissler, Dieter, "Die Entdeckungsgeschichte des Generationswechsels der Tiere", *Mitteilungen des Badischen Landervereins für Naturkunde und Naturschutz*, n. s., 4 (2001), pp. 951-966
- Zoja, Raffaello, *Stato attuale degli studi sulla fecondazione* (Pavia: Prem. Stab. Tip. Succ. Bizzoni, 1897)



INDICE DEI NOMI

- Agassiz, Alexander, 65n, 180n
Agassiz, Louis, 197n
Agrò, Alfonso, 14n
Albini, Giuseppe, 128n
Alippi Cappelletti, Maria, 59n, 61n
Andres, Angelo, 103n
Apstein, Carl, 202n
Arendt, Detlev, 97n
- Babuchin, Aleksandr I., 21-22
Baer, Karl E., von, 80-81, 96 e n, 107,
159 e n,
Balfour, Francis M., 85n, 105n, 162,
165, 171 e n, 230
Ballowitz, Emil, 197 e n
Baraldi, Gustavo, 35
Barrois, Jules H., 121-123, 130-131,
135-136
Bartholomew, James R., 60n
Bateson, William, 154 e n
Batelli, Andrea, 59 e n
Baudelot, Émile, 52n
Bedot, Maurice, 83n
Beeson, Roberta J., 66n
Bellini, Ranieri, 12n-13n
Bellonci, Giuseppe, 144-145
Benson, Keith R., 101n
Bertacchini, Pietro, 224n
Bertè, Francesco, 26n
Bibron, Gabriel, 35
Bignotti, Gaetano, 56n
Bischoff, Theodor, L. W., 159-162
Bizzozero, Giulio, 58n
Blanchard, Émile, 35, 38-39
Blanchard, Raphaël, 58 e n
- Blaserna, Pietro, 177, 212
Bogdanoff, Anatoli P., 72n
Bois-Reymond, Emil, du, 98 e n
Boll, Franz. Ch. 17-19, 45, 50n, 52-53,
78 e n
Bolles Lee, Arthur, 236 e n
Bonnet, Robert, 196n
Borelli, Giovanni Alfonso, 239
Born, Gustav, 194 e n
Boveri, Theodor, 185 e n, 224 e n
Bowler, Peter J., 66n
Braun, M., 40 e n, 42-43, 47
Breidbach, Olaf, 64n
Brien, Paul, 222n
Brigaglia, Aldo, 14n
Brioschi, Francesco, 27
Brooks, William K., 101-102, 107-108,
110, 113, 123, 137, 147 e n, 154n,
173 e n, 208n, 220-223
Broon, Heinrich G., 57n
Buess, Heinrich, 83n
Bütschli, Otto, 144n, 208-209
Bugnion, Édouard, 45-46, 47
Bulloch, Andrew, G. M., 56n
Burgio, Santina, 14n
- Cacopardo, Salvatore 12n-13n
Caianiello, Silvia, 97n, 146n
Calberla, Ernst, 144n
Canadelli, Elena, 66n
Cannizzaro, Stanislao, 212
Capanna, Ernesto, 62n
Cartier, Oskar, 37-41, 43-44, 47-48, 60
Castaldi, Luigi, 15n
Chamisso, Adalbert, von, 66 e n, 79-80,

- 198
 Chatin, Joannes, 54 e n
 Churchill, Frederik B., 59n, 183n-184n
 Cianciafara, Giuseppe, 124, 128
 Claus, Carl, 65n
 Coggi, Alessandro, 56 e n
 Colasanti, Giuseppe, 25n-26n
 Colton, Harold S., 230n
 Conforti, Maria, 33n
 Corradi, Giuseppe, 33
 Correnti, Cesare, 21, 25n
 Coste, Jacques M. V., 170 e n
 Crespi, Mario, 34n
 Crety, Cesare, 224n
 Cuvier, Georges, 35, 79, 96n, 126n, 198
- Dalgrün, Wilhelm, 227-228
 D'Ambrosio, Maria B., 137n, 237n
 Darwin, Charles R., 184
 Davidoff, Michael, 196 e n
 De Bont, Rafael, 157n
 De Domenico, Nicola, 14n
 De Filippi, Filippo, 14 e n, 35
 Delage, Yves, 105n
 Della Valle, Antonio, 99 e n, 114 e n, 215, 227n
 Delle Chiaje, Stefano, 16 e n
 De Sanctis, Leone, 116, 136
 Di Bartolo, Maurizio, 66n
 Di Gregorio, Mario, 64n
 Döllinger, Ignaz, von, 25 e n
 Dohle, Wolfgang, 66n
 Dohrn, Anton, 9 e n., 24, 58, 67 e n, 95-100, 103, 113-117, 124-131, 136, 143, 152-153, 185, 187, 198, 204-206, 214-215, 231, 233
 Dolley, Charles S., 218 e n
 Dollo, Corrado, 13n
 Driesch, Hans, 189 e n
 Dröschner, Ariane, 144n, 185n
 Ducrotay de Blainville, Henri, 16 e n
 Dumeril, André, 35
 Durante, Francesco, 34n
- Ebert, Johann C., 40n
 Eisig, Hugo, 58, 68n, 130
- Emery, Carlo, 58 e n, 104-105, 127-128, 136
 Eschricht, Daniel F., 92
 Eternod, August C. F., 187n
 Exner-Ewarten, Sigismund, R., von, 21
- Fahrenheit, Curt, 57 e n
 Fedele, Marco, 237 e n
 Federici, N., 196n
 Fernández, Miguel, 236 e n
 Ferrando, Giovanni, 100
 Ficalbi, Eugenio, 59-60
 Fick, Rudolph, 194-195
 Flemming, Walther, 91 e n, 144-145, 150-151, 175n
 Flores D'Arcais, Francesco, 118
 Fœttinger, Alexandre, 46n, 55 e n
 Fol, Hermann, 83-84, 144, 156-157, 169 e n, 199, 201-202
 Folkerts, Menso, 184n
 Forsskål, Peter, 203 e n
 Forssell, Gösta, 54n
 Fraissie, Paul, 59 e n
 Frey, Albert, 184n
 Frigo, Gian Franco, 64n
 Fritsch, Gustav, 52-53
 Fürbringer, Max, 68n, 232 e n
 Fusari, Romeo, 54n
- Galassi, Raimondo, 26n
 Garilli, Alessandra, 14n
 Gasco, Francesco, 137, 194 e n
 Gedoelst, Loius, 51 e n
 Gegenbaur, Carl, 20 e n, 24, 62, 85, 96, 100, 155, 230
 Geoffroy Saint-Hilaire, Étienne, 16 e n, 96 e n
 Ghilarducci, Francesco, 26n
 Ghiselin, Michahel T., 96n-97n
 Giacomini, Ercole, 59n
 Giard, Alfred, 121
 Giardina, Andrea, 224n
 Giarrizzo, Giuseppe, 13n
 Giesebrecht, Wilhelm, 103n
 Giuliani, Michele, 26n, 34
 Glaubrecht, Matthias, 66n

- Göppert, Ernst, 209-211
 Golgi, Camillo, 51 e n, 219
 Gould, Stephen J., 64n
 Grandry, Michel, 20 e n
 Grassi, Giovan Battista, 7-8, 64n, 99-101, 212, 232-233
 Gröbben, Carl, 177n
 Groeben, Christiane, 9, 99n, 112n, 146n, 190n, 234n
 Grönroos, Hjalmar, 196n
- Haase, Anton, 60 e n
 Haeckel, Ernst, 8, 24, 64-65, 96, 103 n, 160-161
 Hamoir, Gabriel, 157n
 Hatschek, Berthold, 188 e n
 Heape, Walter, 161 e n, 164-165, 167
 Heider, Karl, 106n, 204n, 221-222
 Hennequy, Louis-F., 1951e n
 Hensen, Viktor, 163 e n, 179
 Hermann, Friedrich, 52n
 Hérouard, Edgar, 105n
 Hertwig, Oskar, 75-77, 144 e n, 151 e n, 157 e n, 173, 187 e n, 189 e n, 196n, 199
 Hertwig, Richard, 83 e n, 103n, 173
 Herzen, Alexander, 15
 His, Wilhelm, 187n
 Hoffmann, Christian K., 180n, 205n
 Holland, Linda Z., 159n
 Holland, Nicolas D., 211n
 Hopkinson, John, 67n
 Hopwood, Nick, 68n
 Hubrecht, Ambrosius A. W., 154 e n
 Huxley, Thomas H., 13, 15, 64-65, 83 e n, 85n-86n, 87n, 90, 105-106, 147, 199 e n
 Hyllier Giglioli, Enrico, 15
 Hyrtl, Joseph, 35
- Incoronato, Angelo, 25n, 34n
 Insani, Giovanni, 12n-13n
- Jacobson, Ludwig L., 16 e n
 Jähger, Giulio, 11
 Jhering, Hermann von, 174e n
- Joliet, Lucien, 178n
 Jucci, Carlo, 100n
 Julin, Charles, 157 e n, 164n, 167, 206, 205
 Junker, Thomas, 184n
- Katstschenko, Nikolaj, 180n, 183 e n
 Kerbert, Carl, 36-40, 42, 47-48, 59-60
 Key, Axel, 20n, 50n
 Kirschner, Stefan, 184n
 Kleinenberg, Nikolaus, 24, 103-105, 118, 126n, 173-174, 187 e n, 190, 204, 212
 Kölliker, Albert von, 21, 162n, 165, 171 e n, 175n
 Korotneff, Alexis, 152n, 221-222
 Korschelt, Eugen, 106n
 Kowalevsky, Aleksandr O., 67 e n, 69-72, 75 e n, 89, 91, 101, 107-108, 110, 123, 202 e n, 213
 Krohn, August, 62n, 76 e n, 91, 150, 229n
 Kühne, Andreas, 184n
 Kuhnt, Julius, H., 51 e n
 Kupffer, Carl. W., 67 e n, 75 e n, 83, 217, 226, 228-229
- Lacalli, Thurstin S., 211n
 Lahille, Fernando, 203
 Lacaze-Duthiers, Henri, 76 e n, 85
 Landucci, Giovanni, 15n
 Langerhans, Paul, 45-46
 Lankester, Edwin R., 85
 Lenhossék, Micahel, von, 56-57
 Leuckart, Rudolph, 62n, 76 e n, 78, 82 e n, 84-85, 90, 157
 Leydig, Franz, von, 17, 28, 31 e n, 33, 35, 38-44, 48-49
 Librando, Vito, 13n
 Lieberkühn, Nathaniel, 162 e n, 165-166, 197
 Lignana, Giacomo, 25 e n
 Liotta, Giovanni, 14n
 Lo Bianco, Salvatore, 112n, 144
 Lorenzini, Stefano, 8, 15-16
 Lovén, Christian, 20n, 28 e n

- Lyell, Charles, 13
 Maiensheim, Jane, 68n
 Majolo Molinari, Olga, 26n
 Malatesta, Alberto 7n
 Malbranc, Max, 45-46, 116-117
 Malpighi, Marcello, 215, 230
 Mantegazza, Paolo, 15
 Marchi, Pietro, 15
 Marshall, Arthur. M., 231 e n
 Matteucci, Carlo, 12, 15, 16n,
 Maurer, Friedrich, 58n, 61n
 Mauthner, Ludwig, 51 e n
 Mayer, Paul, 103n, 114 e n 114 e n
 Mazzarelli, Giuseppe, 224n
 Mazzoni, Costanzo, 33n
 Mercuriano, Comingio, 234 e n
 Merkel, Friderich S., 54-55, 196n
 Metcalf, Hebert E., 54n
 Metcalf, Maynard M., 209-211, 214 e
 n, 221-222
 Metschnikoff, Elias, 65n, 91
 Meyer, Paul, 50n
 Milani, Riccardo, 219n
 Miller, Richard L., 149n
 Milne-Edwards, Henri, 78-79
 Milone, Cesare, 61-62
 Minganti, Antonio, 150n
 Mingazzini, Giovanni, 9n
 Mingazzini, Pio, 9n, 215
 Monro, Alexander, 16 e n
 Monroy, Alberto, 190n
 Montgomery, Thomas H., 230n
 Moreau, Émile, 55-56
 Morgan, Thomas H., 216 e n
 Moscheo, Rosario, 116n
 Müller, August, 112n
 Müller, Heinrich, 16-17, 79n
 Müller, Irmgard, 103n, 190n
 Nägeli, Karl. W., von, 184 e n
 Nagel, Wilhelm, 158 e n, 172 e n
 Nash, Richard, 101n
 Nastasi, Pietro, 14n
 Nübler-Jung, Katherina, 97n
 Nyhart, Lynn K., 20n
 Oellacher, Joseph, 178 e n
 Oppel, Albert, 181-182, 191, 197
 Oppenheimer, Jane M., 191n
 Osawa, Gakaturu, 59 e n
 Ottaviani, Alessandro, 9n, 15n, 62n,
 240n
 Otto, Hans, 61n
 Owen, Richard, 13
 Pacini, Filippo, 12, 21
 Paganucci, Luigi, 12 e n
 Paladino, Giovanni, 146 e n
 Palasciano, Ferdinando, 33 e n
 Panasci, Angelo, 54n
 Parker, George H., 61n
 Passariello, Alessandra, 9
 Pazzini Adalberto, 21n
 Peirce, Carlo, 11
 Perez, Francesco Paolo, 115 e n
 Perrier, Edouard, 106n
 Pflüger, Eduard F. W., 172 e n
 Picardi, Vincenzo, 116 e n, 125
 Poli, Camillo, 54n
 Raffaele, Federico, 215, 224n
 Rahtke, Martin H., 35
 Ramaccia, Filippo, 26n
 Randaccio, Francesco, 12n-13n
 Ranvier, Louis, 51 e n
 Rauber, Antonius, 162 e n
 Redikorzew, Wladimir, 210n-211n
 Reichert, Karl B., 160 e n
 Remak, Robert, 159, 176n
 Retzius, Ander A., 16-17
 Retzius, Gustav, 50n, 54n
 Richards, Robert J., 64n
 Romiti, Guglielmo, 23n
 Roux, Wilhelm, 189 e n, 216-217
 Rovati, Clementina, 64n
 Rückert, Johann, 180n, 182-183, 191,
 194, 196-197
 Rusconi, Mauro, 192 e n
 Sala, Luigi, 196n
 Salensky, Vladimir V., 8 e n, 106-111,
 119-123, 131-135, 137-143, 145-

- 148, 152-154, 208 e n, 210n, 213, 220-222
- Samassa, Paul, 196 e n
- Sarasin, Karl, F., 180-181
- Sarton, George, 159n
- Savi, Paolo, 16 e n, 21
- Schäfer, Edward A., 166e n, 171
- Schiefferdecker, Paul, 52n
- Schiff, Maurizio, 15 e n
- Schmidt, Wilhelm J., 60-61
- Schmitte, Stephane, 66n
- Schneider, Anton, 169 e n
- Schrön, Otto von, 35
- Schultze, Max J. S., 17, 21, 29n, 53
- Schultze, Oskar, 180 e n
- Schulze, Franz E., 17, 20 e n, 28-30, 32 e n, 41 e n, 45-47
- Schwalbe, Gustav, 20n, 22n, 28 e n
- Schwann, Theodor, 23n
- Seeliger, Oswald, 171 e n, 174n, 227
- Selenka, Emil, 144n, 156-157, 169 e n
- Semper, Carl, 67 e n, 77 e n, 97
- Severin, Friedrich, 58n
- Silvestri, Orazio, 13-14
- Sobotta, Johannes, 196n
- Spagnolini, Alessandro, 111n
- Spallanzani, Lazzaro, 216
- Spano, Nicola, 21n
- Spencer, Herbert, 184
- Stahnisch, Frank W., 56n
- Stier, Annelise, 222n
- Strasburger, Eduard, 144n, 150 e n, 175n
- Tafani, Alessandro, 160 e n, 172 e n
- Tamamscheff, J., 51 e n
- Todaro, Olga, 9n
- Tommasi-Crudeli, Tommaso, 35
- Traustedt, Magar P. A., 202n
- Travaglini, Andrea, 9, 234n
- Trégouboff, Grégoire, 72n
- Treviranus, Gottfried R., 16-17
- Trinchese, Salvatore, 156-157, 185-186, 212
- Tuckermann, Frederik, 52n
- Ussow, Michael M., 218 e n, 236 e n
- Van Beneden, Édouard, 151n, 156-162, 164-166, 170-171, 174-175, 202 e n
- Versari, Riccardo, 8n-9n
- Violani, Carlo, 64n
- Vogt, Carl, 13, 92, 147, 198-199
- Vucinich, Alexander, 106n
- Wagner, Nikolaus, 86 e n
- Waldeyer, Wilhelm, 181 e n
- Weismann, August, 175n, 184-186
- Wenckebach, Karel F., 193n
- West, James E., 211n
- Whitear, May, 237n
- Whitman, Charles O., 103n, 180n
- Wiedersheim, Robert, 39 e n
- Wijhe, Jan W., van, 2351 e n
- Will, Ludwig, 192-193
- Wourms, John P., 180n
- Zanfi, Luigi, 114 e n
- Ziegler, Heinrich E. 194 e n
- Ziessler, Dieter, 66n
- Zincone, Antonio, 46n
- Zoja, Raffaello, 194 e n

Finito di stampare
nel mese di novembre 2025
da Mediagraf Spa – Noventa Padovana (PD)