

## La "rudimentalizzazione", degli arti nei Rettili

Pensiamo che alcuni dei nostri affezionati lettori ricordino un articolo di Alberto Pozzi, pubblicato su « Natura e Montagna » del giugno 1967 e intitolato: « Lucertole senza zampe ». In quell'articolo venivano passati in rassegna i vari gruppi di Sauri, distribuiti in tutto il mondo, che mostrano una tendenza evolutiva alla regressione degli arti. Pubblicando ora questo articolo di uno scienziato francese, il Prof. Albert Raynaud del Laboratorio di Embriologia sperimentale dell'Istituto Pasteur di Sannois, riprendiamo l'argomento portando altri dati soprattutto embriologici alla conoscenza del determinismo del fenomeno.

In tutti i gruppi di esseri viventi esistono organi che non raggiungono uno sviluppo completo e che sono denominati « organi rudimentali ». Si possono citare numerosi esempi fra gli animali: le mammelle dei maschi dei Mammiferi, gli occhi regrediti degli animali scavatori, i rudimenti degli arti posteriori nelle balene.

I Rettili presentano una grande diversificazione nel grado di sviluppo degli arti che, completamente assenti nella maggior parte degli Ofidi (cioè nei serpenti), sono incompletamente sviluppati o mancano anche in alcuni rappresentanti di diverse famiglie di Sauri (ordine che comprende le lucertole e forme affini) e nelle Anfisbene. Fra le famiglie di Sauri ad arti ridotti citiamo gli Anguidi, gli Anniellidi, gli Scincidi (appartenenti all'infraordine degli Scincomorfi) ed i Pigopodidi.

Naturalisti, biologi ed anche filosofi, incuriositi da questo fenomeno, ne hanno tentato la spiegazione: una prima interpretazione fu quella di attribuire la regressione, progressivamente verificatasi durante i secoli a partire da arti ben sviluppati, al non uso di essi; in seguito ad un allungamento del corpo, l'animale che strisciava sul ven-

tre utilizzava sempre meno gli arti che così si atrofizzarono. Lamarck scriveva (1809) a proposito degli Ofidi: « Poiché i serpenti presero l'abitudine di strisciare sulla terra e di nascondersi fra l'erba, il loro corpo, a seguito degli sforzi ripetuti nell'allungarsi per passare attraverso stretti pertugi, divenne di lunghezza considerevole e le zampe, non venendo utilizzate, scomparvero, benché presenti nel piano di organizzazione della classe di questi animali ».

Per i Darwinisti la « selezione naturale » agirebbe nello stesso senso in quanto per animali scavatori le zampe costituiscono un *handicap* per la locomozione; perciò esse verrebbero progressivamente eliminate. Per i Neodarwinisti le « mutazioni » (cambiamenti fortuiti del patrimonio genetico) che portino a riduzione degli arti sarebbero selezionate positivamente in natura in quanto più idonee all'ambiente: pertanto la popolazione progressivamente si sarebbe modificata nel senso della perdita degli arti.

Queste concezioni presentano una difficoltà nello spiegare la scomparsa totale dell'organo, quando questo sia già divenuto rudimentale, dato che la selezione su un arto divenuto ormai un piccolo residuo, talora interno al corpo, non dovrebbe aver presa sino a farlo scomparire completamente. Maderison (1975) attribuisce addirittura alla selezione naturale un ruolo quasi metafisico e finalizzato pensando che essa possa « discernere » e « controllare il ruolo biologico degli organi » e provocare cambiamenti di struttura, modificando le tappe dello sviluppo embrionale degli organi sino a determinarne la regressione completa in modo da permettere l'utilizzazione, nelle condizioni migliori per l'embrione, della « energia di sviluppo corrispondente ».

Altri Autori, considerando la seriazione delle forme fossili, erano arrivati circa alle stesse conclusioni; così Cope (1892) scrive: «La paleontologia ci ha permesso di asserire che la rudimentalizzazione o la mancanza di arti osservate in molti generi di Lacertilia sono il risultato di una evoluzione regressiva o degenerazione».

Fra le altre ipotesi proposte vi sono quelle che pongono alla base della rudimentalizzazione degli arti dei Sauri serpentiformi o della amelia degli Ofidi una o più mutazioni. Quest'ultima ipotesi è quella prevalente nella maggior parte dei biologi attuali che seguono le moderne concezioni di un meccanismo dell'evoluzione biologica fondato sulla selezione naturale di mutazioni fortuite. Rimane da vedere tuttavia se per il conseguimento dell'effetto terminale sia necessario postulare una sequenza di mutazioni fra loro coordinate, oppure basti una sola mutazione che agisca in maniera drastica su una precoce fase critica dello sviluppo embrionale.

Sottolineiamo infine che la maggior parte degli Autori utilizzano per indicare gli arti rudimentali i termini di arti «ridotti», «regrediti», «vestigiali», termini tutti ipotizzanti che in un lontano passato questi organi fossero presenti ed abbiano subito una progressiva riduzione a partire da uno stadio di sviluppo completo. Considerando che fino ad oggi non è stata apportata alcuna prova concreta di questa regressione graduale, io invece utilizzerò il termine «rudimentale» che non pregiudica tale ipotesi ed il termine «rudimentalizzazione» che indicherà i processi intervenuti per realizzare lo stato rudimentale (Raynaud 1974, 1975); tali processi possono essere vari e non consistenti necessariamente in una regressione lenta e progressiva.

Pochi Autori fra i moltissimi che si sono occupati della rudimentalizzazione degli organi, hanno finora adeguatamente approfondito l'ipotesi che l'organo rudimentale possa essersi costituito come tale bruscamente, *ab initio*. E' doveroso ricordare tuttavia che già Vialleton (1930) aveva nettamente posto il problema in questi termini: dopo aver citato la definizione di Littré dell'organo rudimentale come un organo incompletamente formato, egli aggiunge: «Senza dubbio, ma a

che cosa corrisponde questo stato? Ad una regressione o ad un inizio?».

#### Studio della rudimentalizzazione

L'Anatomia comparata dei Rettili ha dimostrato (Sewertzoff 1931, Stokely 1947, Hoffsteter e Gasc 1969) che nei Sauri serpentiformi e negli Ofidi si è verificato un allungamento del tronco: il numero delle loro vertebre presacrali è sempre superiore infatti, per una stessa famiglia, a quello delle specie con zampe ben sviluppate. Ad esempio nelle lucertole con zampe normali vi sono in genere da 30 a 36 vertebre presacrali, mentre ve ne sono 48 in *Chalcides lineatus*, 52 in *Seps tridactylus*, 65 in *Anguis fragilis* e da 150 a 300 in molti Ofidi. Si sa, e Sewertzoff ha insistito su questo punto, che il numero di vertebre dell'adulto deriva dal numero dei somiti dell'embrione. Per esempio mentre gli embrioni di *Lacerta viridis* hanno 32 somiti dall'otocisti (abbozzo della vescicola uditiva) alla cloaca (parte terminale dell'intestino), *Anguis fragilis* ne ha 70, *Tropidonotus tessellata* 173. Si ha dunque nelle forme con arti rudimentali o apode, un aumento del numero di somiti dell'embrione; tale aumento ha due effetti: determina prima di tutto un aumento di lunghezza del tronco, poi un aumento del numero di derivati dei somiti (costole, muscoli intersegmentali) e delle adiacenti strutture (nervi segmentali, arterie intersomitiche ecc.). In tal modo la specie acquista «facies serpentiforme». Nel periodo (1931-1947) in cui vennero fatte queste constatazioni ancora non si sapeva quale ruolo avessero i somiti nello sviluppo iniziale degli arti e quindi gli Autori furono indotti a supporre che l'influenza dell'allungamento del tronco sullo sviluppo degli arti si manifestasse solo nel corso della vita dell'adulto: questi Rettili a tronco allungato posavano sul ventre e la locomozione tendeva ad attuarsi per movimenti striscianti; le zampe erano sempre meno utilizzate e tale non uso ne avrebbe favorito la regressione.

Ma da allora lo studio dello sviluppo degli arti ha fatto notevoli progressi. Inizialmente fu visto (Murrillo-Ferrol 1963, 1965; Pinot 1969, 1970; Kieny-Sengel 1969, 1971) che negli embrioni di Uccelli sono i somiti adiacenti al territorio presuntivo dell'abbozzo dell'arto ad indurre lo sviluppo iniziale dell'arto stesso. Risultati simili furono poi otte-

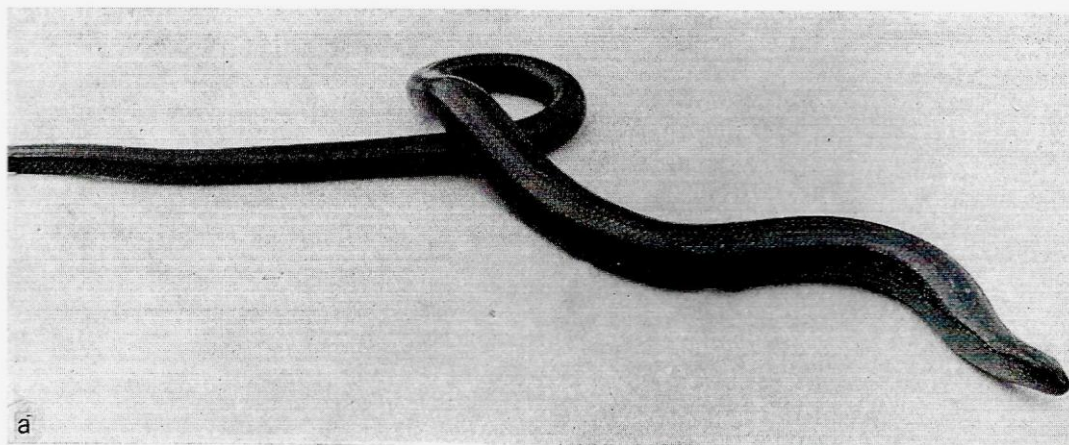


Fig. 1 - L'orbettino (*Anguis fragilis* L.). a: femmina isolata (fianchi inscuriti). b: gruppo di orbettini che si scaldano al sole fra le erbe di un terrario nel Laboratorio di Sannois.

nuti per l'embrione dei Rettili. In giovani embrioni di *Lacerta viridis* (ramarro) espianati *in vitro* si è potuto rilevare che, dopo l'ablazione di somiti nell'ambito di quelli compresi nella serie fra il 6° ed il 13°, l'arto si abbozza e sviluppa solamente di fronte ai somiti lasciati in sede; di fronte ad un territorio privato di somiti non si ha invece alcun inspessimento del mesoblasto della somatopleura preludente alla formazione di una zampa (Raynaud 1972). Questi dati di embriologia sperimentale sono stati largamente utilizzati per lo studio della rudimentalizzazione degli arti.

A priori quando un organo si sviluppa incompletamente si deve presumere il mancato funzionamento di uno o più fra i mec-

canismi che entrano in gioco per la sua morfogenesi normale. Nel caso specifico della rudimentalizzazione degli arti, occorre dunque esaminare se durante lo sviluppo dell'embrione si verificano alterazioni o anomalie in uno o più di quei fattori che, come preciseremo più avanti, sono attualmente conosciuti come essenziali per il normale differenziamento dell'arto: nell'ordine cronologico, la *funzione dei somiti* per lo sviluppo dell'abbozzo mesoblastico dell'arto nella somatopleura, la funzione di quest'ultimo abbozzo (*fattore mesoblastico*) per lo sviluppo ed il mantenimento di una *cresta epiblastica* all'apice dell'arto, la *funzione della cresta apicale* suddetta per la morfogenesi dell'arto stesso. Occorre inoltre esaminare se esi-

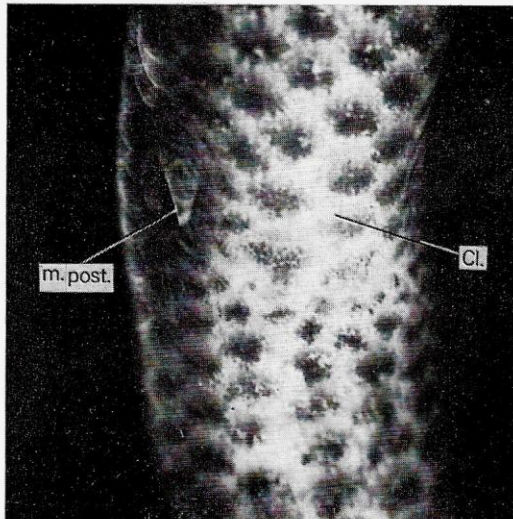


Fig. 2 - Visione ventro-laterale della regione della cloaca (Cl.) di una femmina adulta di *Scelotes brevipes*, mostrante l'arto posteriore destro (m. post.) rudimentale. Ingrandimento 8 x.

stano alterazioni o anomalie nella reattività dei tessuti componenti queste varie parti dell'abbozzo dell'arto, di fronte ai fattori ora citati.

È questo lo studio embriologico che, nel Laboratorio di Sannois, ho intrapreso fino dal 1962, da solo o in collaborazione (M.me Raynaud, Mrs Pieau, Vasse, Adrian, Van den Elsen), nell'orbettino (*Anguis fragilis*, fig. 1), in tre Scincidi africani: *Scelotes inornatus*, *S. brevipes* (fig. 2), *S. grenovii* (fig. 3) e in tre Ofidi: *Python reticulatus* (fig. 4), *Tropidonotus tessellata* (fig. 5), *Vipera aspis*. Da 4 anni una équipe di ricerca del CNRS, composta da embriologi ed anatomici (Mr Gasc e M.me Renous) conduce a Sannois, sotto la mia direzione, queste ricerche.

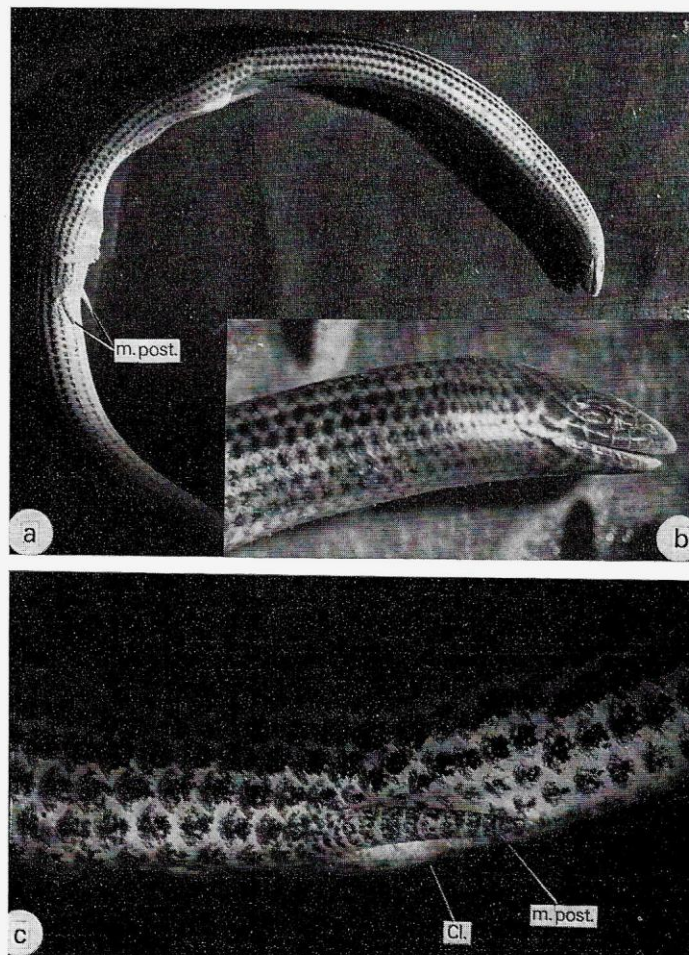
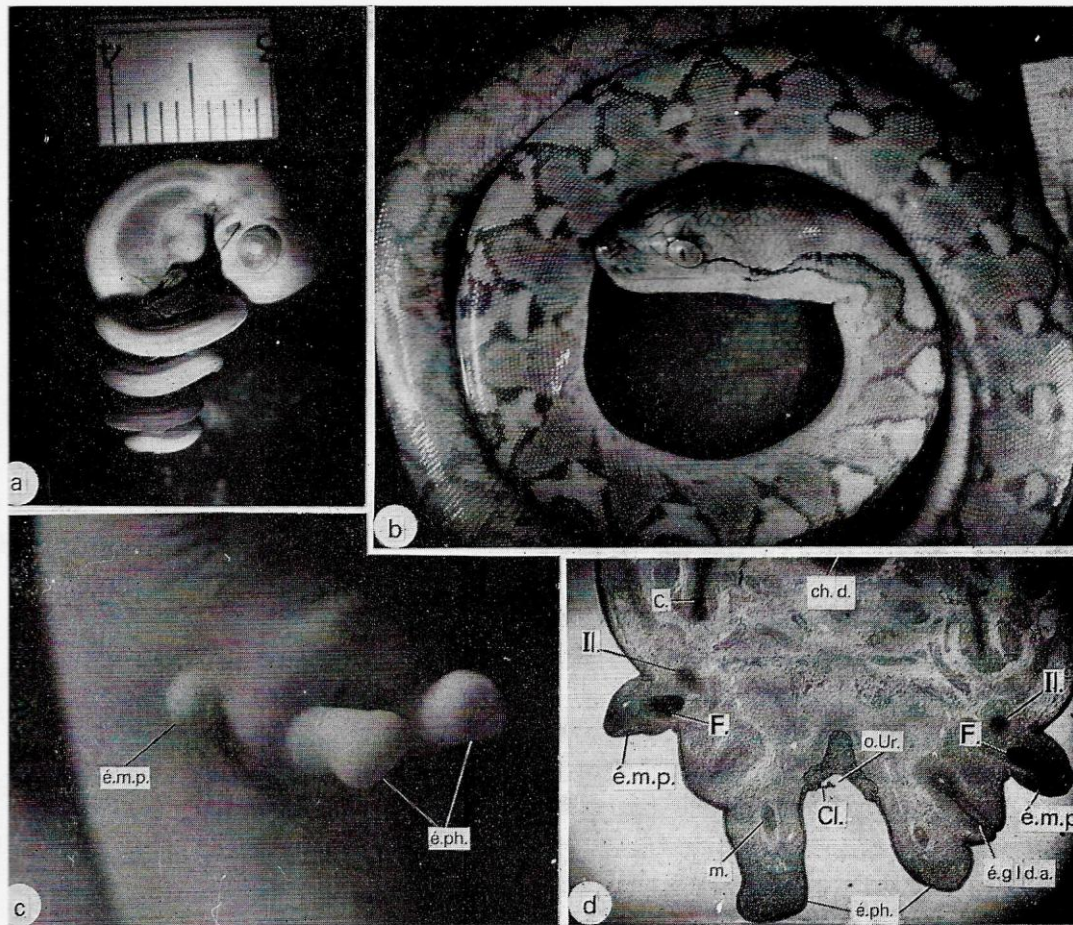


Fig. 3 - *Scelotes grenovii*, Scincide sud-africano. a: visione laterale mostrante i due arti posteriori (m. post.) rudimentali. Ingrandimento 2 x. b: visione laterale della parte anteriore del corpo. Ingrandimento 6 x. c: visione laterale della regione cloacale, mostrante l'arto posteriore sinistro (m. post.) e la cloaca (Cl.). Ingrandimento 5 x.



#### Risultati dello studio embriologico

Nell'embrione dell'orbettino e delle tre specie di *Scelotes* si abbozzano sia gli arti anteriori che quelli posteriori (fig. 6 e fig. 7), ma nel corso dello sviluppo essi regrediscono precocemente (fig. 8). La regressione è totale per gli arti anteriori di tutte le specie esaminate, quasi totale per gli arti posteriori dell'orbettino (non ne persiste che un piccolo nodulo di cellule rappresentante la parte prossimale del femore), meno completa per gli arti posteriori degli *Scelotes*. In particolare in *Scelotes brevipes* e in *Scelotes gronovii* questi permangono come appendici rudimentali coniche ai due lati della cloaca, assai corte nel primo, un po' più lunghe nel secondo (fig. 7 e fig. 8), provviste di un breve femore, seguito da una breve tibia ed un breve perone che in *Scelotes brevipes* sono in parte fusi insieme mentre in *Scelotes*

Fig. 4 - Embrioni di *Python reticulatus*. a: embrione all'età di 48 ore d'incubazione dopo la deposizione, del peso di 838 mg (scala in centimetri); b: embrione di 71 giorni di incubazione a 30-32 °C, del peso di 63,8 gr. (scala in centimetri); c: parte posteriore del corpo di un embrione di 22 giorni di incubazione, mostrante la regione cloacale con gli abbozzi fallici (é. ph.) e l'abbozzo dell'arto posteriore destro (é.m.p.); d: sezione trasversale della parte posteriore del tronco all'altezza degli arti posteriori (é.m.p.) di un embrione di 22 giorni di incubazione; vi si distinguono la parte prossimale del femore (F.) e l'ileo (Il.). Altre spiegazioni: ch. d., dorsale; C., costola; é.ph., abbozzi fallici; é.gld.a., abbozzo della ghiandola anale; m., muscolo; o. Ur., orificio urodeale.

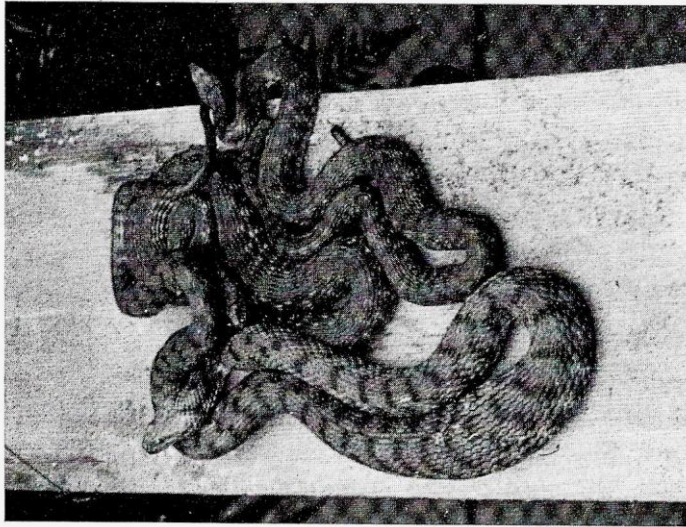


Fig. 5 - Bisce d'acqua, *Tropidonotus tessellata* (Laur.), catturate nella regione di Ferrara e allevate nei terrari del Laboratorio di Sannois. Si notino le differenze di colorazione: l'individuo posto in basso nella fotografia ha l'addome dilatato a causa dei pesci ingurgitati.

*gronovii* sono distinti e si prolungano in un dito.

In *Python reticulatus*, come in tutti i Boi-di, gli arti posteriori rudimentali sono provvisti di un femore che nell'embrione è prolungato da una cartilagine distale (Raynaud 1972).

Lo studio embriologico delle diverse tappe dello sviluppo di tutti questi arti rudimentali di Sauri o di Ofidi ha dimostrato, come vedremo, delle anomalie a livello dei somiti e della cresta apicale.

**Somiti.** Secondo le classiche ricerche di Van Bemmelen (1889), Mollier (1895) e Corning (1900) nei Rettili, otto somiti intervengono per lo sviluppo degli arti anteriori normali: si tratta dei somiti compresi fra il 6° ed il 13° ( $S_6-S_{13}$ ), iniziando il conteggio dal somite post-ottico, che è il 1° ( $S_1$ ). Ciascuno dei suddetti *somiti* (che come è noto costituiscono i segmenti del mesoderma dorsale del corpo) invia un lungo prolungamento ventrale nella *somatopleura* (cioè nel foglietto esterno delle lamine mesodermiche della parte ventrale del corpo) del territorio ove si abbozza l'arto anteriore; quivi l'abbozzo dell'arto si solleva verso l'esterno sotto forma di una proliferazione mesoblastica della somatopleura. A livello degli arti posteriori i prolungamenti ventrali dei somiti non sono altrettanto bene individualizzabili, ma si vedono delle briglie cellulari che dal bordo ventrale dei somiti penetrano nell'abbozzo dell'arto.

I nostri studi embriologici hanno dimostrato che il numero dei somiti invianti prolungamenti all'abbozzo dell'arto anteriore è ridotto a 4 o 5 nell'orbettino e in *Scelotes inornatus*, a 5 in *Scelotes brevipes*; si tratta sempre dei somiti compresi fra  $S_6-S_9$  o  $S_6-S_{10}$ , mentre i somiti successivi ( $S_{11}-S_{13}$ ) non formano mai prolungamenti (Raynaud e Vasse 1968; Raynaud, Gasc, Vasse, Renous e Pieau 1974). Ciò si verifica anche nell'embrione di un altro Sauro serpentiforme, *Ophisaurus apodus* Pallas, studiato da M.me Rehmani (1974). In tutti questi casi la lunghezza iniziale dell'abbozzo dell'arto è ridotta, poiché fa difetto la sua parte posteriore che avrebbe dovuto formarsi ad opera dei somiti  $S_{11}$ ,  $S_{12}$ ,  $S_{13}$ ; mancano pure i vasi e i nervi corrispondenti a questi ultimi somiti (Raynaud, Pieau, Gasc e Renous 1976).

Nell'embrione degli Ofidi (*Tropidonotus*, *Vipera*) nessun somite della regione anteriore del tronco forma prolungamenti ventrali.

In *Scelotes gronovii* 7 somiti inviano un prolungamento ventrale all'abbozzo dell'arto, ma questi prolungamenti non seguono il tragitto normale, incurvandosi medialmente e terminando con una estremità dilatata (Raynaud, Van den Elzen 1976).

In tutte le specie di Rettili serpentiformi finora studiate la proliferazione della somatopleura, che sarebbe indotta dai somiti, è dunque molto debole (Raynaud 1972, Vasse 1973). Si riscontrano anche numerose degenerazioni cellulari all'apice dei prolungamen-

Fig. 6 - Giovani embrioni di orbetino (*Anguis fragilis* L.) mostranti gli abbozzi degli arti anteriori (é.m.a., nella fotografia a) e posteriori (é.m.p., nella fotografia b). Ingrandimento 15 x per la foto a, 10 x per la foto b.

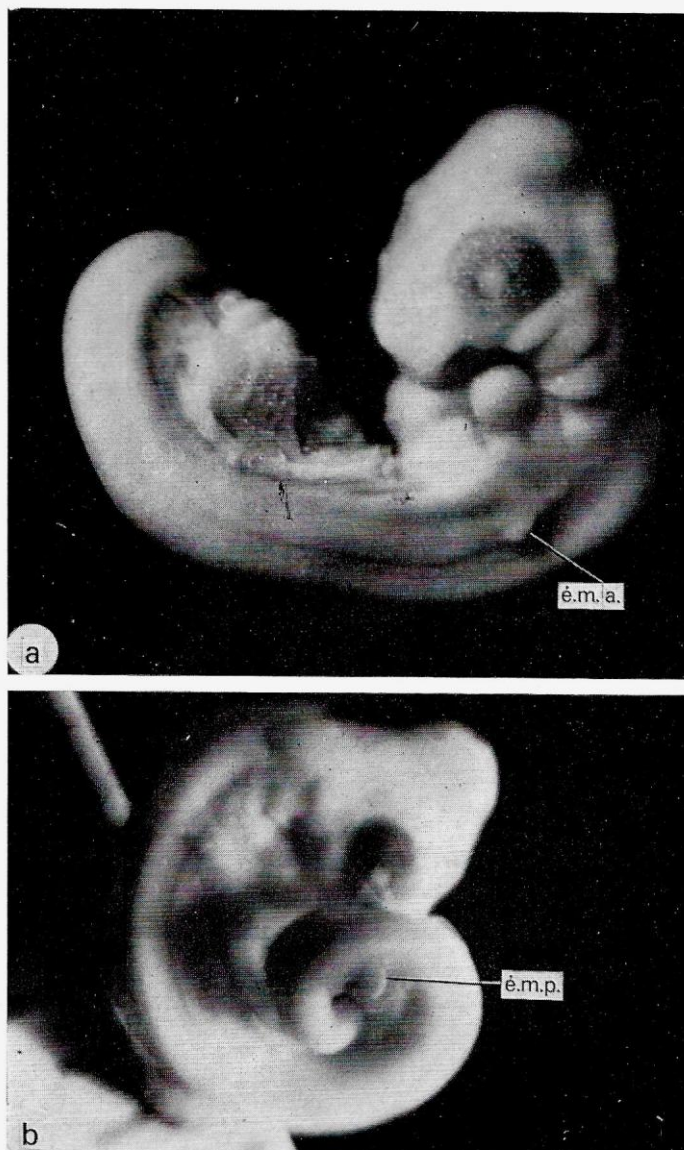
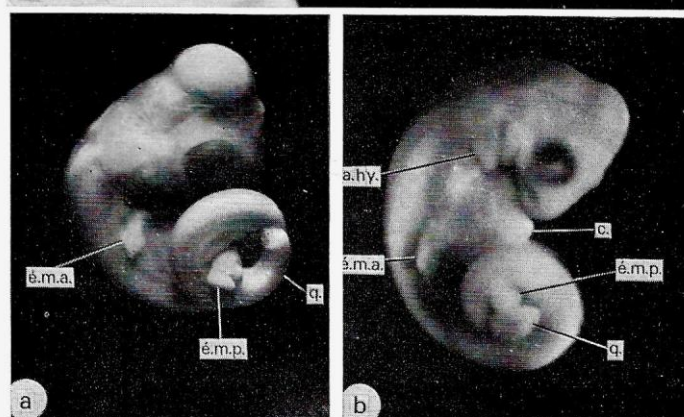


Fig. 7 - Giovani embrioni di *Scelotes inornatus* (a) e di *Scelotes groenovii* (b) con gli abbozzi degli arti anteriori (é.m.a.) e degli arti posteriori (é.m.p.). Altre spiegazioni: a.hy., arco ioideo; c, cuore; q, coda. Ingrandimento 10 x per la fotografia a, 15 x per la fotografia b.



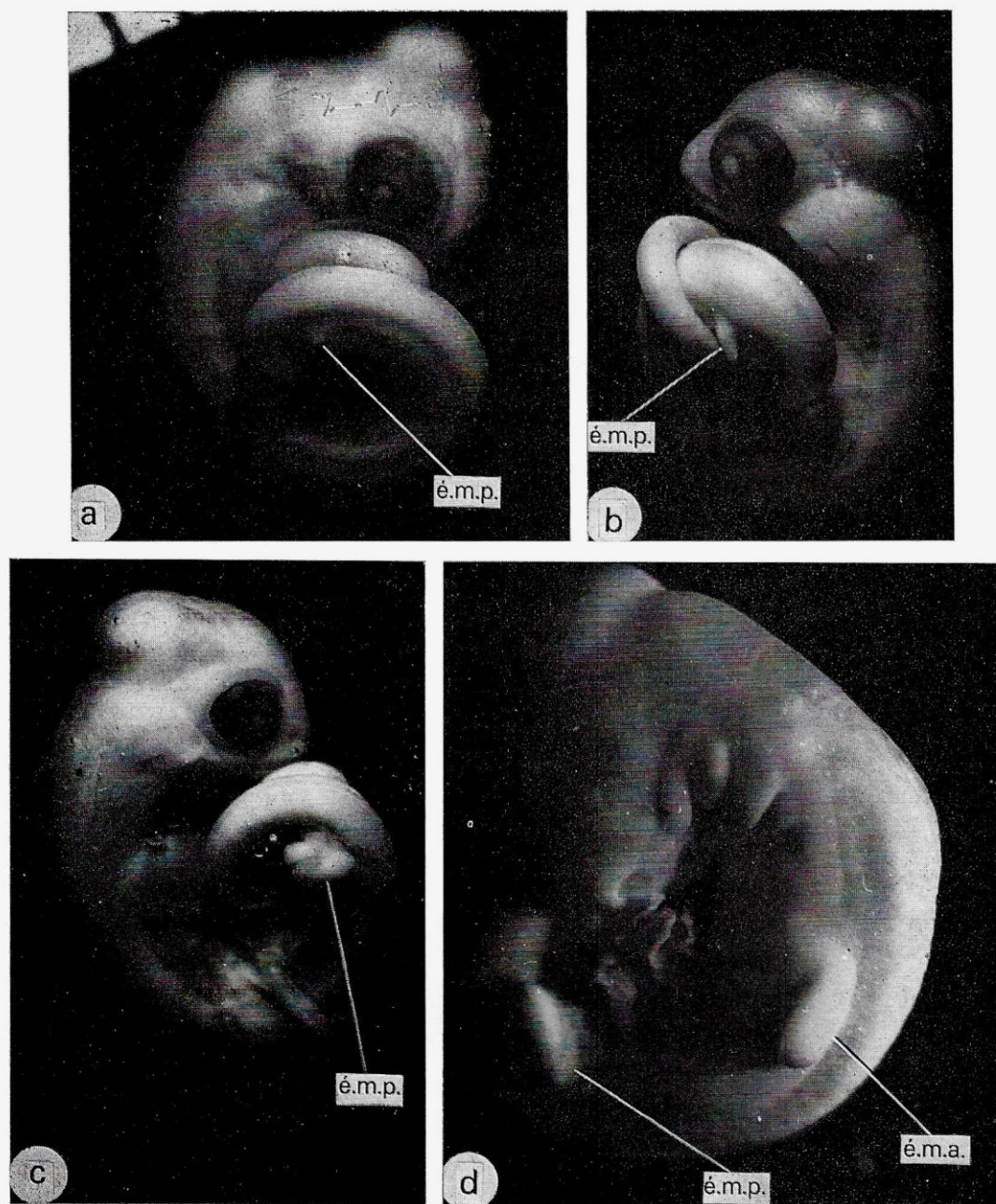
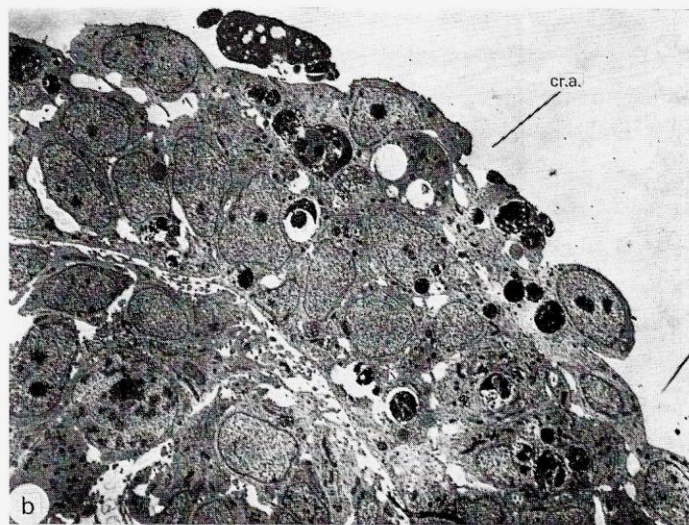
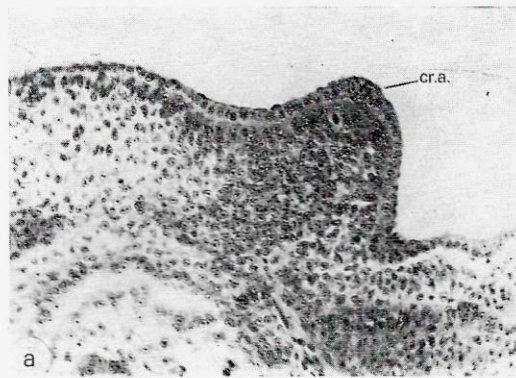


Fig. 8 - Embrioni di orbetino (*Anguis fragilis* L.) (a), di *Scelotes brevipes* (b) e di *Scelotes gronovii* (c) a uno stadio di sviluppo un po' più progredito che nelle figure 6 e 7. Gli abbozzi degli arti anteriori sono completamente regrediti in tutte e tre le specie; nell'embrione di *Anguis fragilis* (a) resta ancora un piccolo vestigio d'arto posteriore; invece nei due embrioni di *Scelotes* (b e c) l'arto posteriore ha continuato il suo sviluppo. Per confronto, in d è mostrata la fotografia di un giovane embrione di ramarro (*Lacerta viridis*); (é.m.a.: abbozzo dell'arto anteriore; é.m.p.: abbozzo dell'arto posteriore). Ingrandimento 9 x per le foto a e c, 13 x per la foto b, 18 x per la foto d.

Fig. 9 - Degenerazione spontanea della cresta apicale epiblastica all'apice dell'abbozzo dell'arto anteriore nel giovane embrione di orbettino (*Anguis fragilis* L.). In a, sezione istologica da un giovane embrione allo stadio di bottone allantoideo lungo 1,5 mm; si noti la localizzazione precisa della degenerazione cellulare nell'epiblasto della cresta apicale (cr.a.). Ingrandimento 156 x. In b, fetta ultrafine dimostrante, in microscopia elettronica, i focolai di degenerazione intracitoplasmatica responsabili della degenerazione delle cellule della cresta apicale (cr.a.).



ti dei somiti (Raynaud e Adrian 1975). In sostanza nell'embrione vi è una deficienza dei somiti sia per quanto riguarda il numero che per quanto riguarda la capacità funzionale dei loro prolungamenti (Raynaud 1971, 1972, 1974, 1976).

**Cresta apicale.** Si indica con questo nome una proliferazione epiblastica (cioè dell'epidermide embrionale) che ricopre l'apice dell'abbozzo mesoblastico dell'arto, sollevatosi nella somatopleura. Come abbiamo già accennato all'inizio, lo sviluppo ed il mantenimento di questa cresta epiblastica sono dovuti alla funzionalità del sottostante abbozzo mesoblastico dell'arto.

In tutte le specie di Rettili serpentiformi finora studiate, anche la *cresta apicale* presenta gravi anomalie. Può degenerare brutalmente e prematuramente come nell'orbetti-

no (fig. 9, Raynaud 1962) e in *Ophisaurus apodus* (Rahmani 1974), dove compaiono dei focolai necrotici che al microscopio elettronico sembrano essere provocati da enzimi lisosomiali (Raynaud, Adrian e Kouprach 1974). Nelle 3 specie di *Scelotes* la cresta apicale è debolmente differenziata (rudimentale in *Scelotes gronovii*) e regredisce progressivamente e prematuramente.

Tale involuzione è seguita dalla regressione e scomparsa dell'abbozzo mesoblastico dell'arto, il che è conforme a ciò che si conosce circa il ruolo della cresta apicale negli embrioni di Uccelli. Per questi ultimi Saunders (1948) ipotizza che la cresta apicale produca e liberi sostanze che assicurano l'accrescimento ed il differenziamento delle cellule mesodermiche sottostanti ed esperimenti *in vitro* di Cairns (1975) hanno dimo-

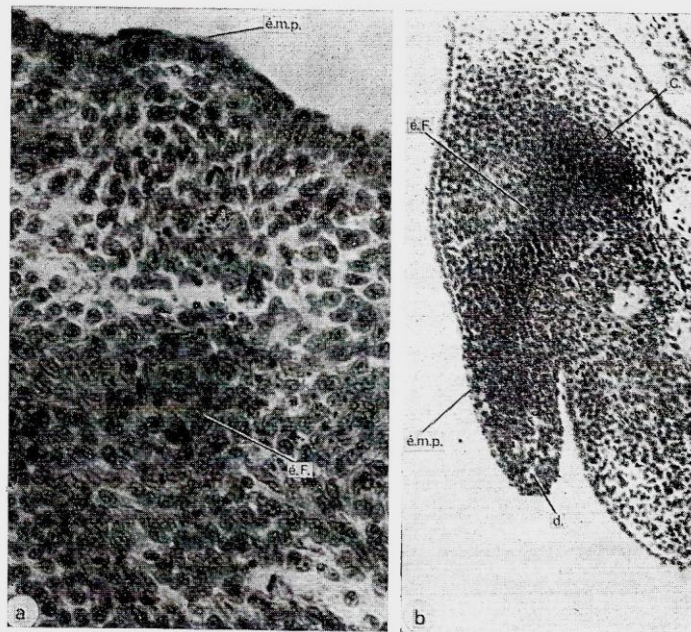


Fig. 10 - Regressione degli arti posteriori (é.m.p.) nell'embrione di orbettino (*Anguis fragilis* L.) (fotografia a) ed in quello di *Scelotes inornatus* (fotografia b). Nell'embrione di orbettino la regressione dell'arto è precoce e rapida (in questo embrione, di 100 mg, l'abbozzo è quasi completamente disorganizzato e molte delle sue cellule stanno ancora degenerando nel mesoblasto); invece nell'embrione di *Scelotes inornatus* essa è lenta e graduale (le aree di degenerazione, d., e le picnosi sono localizzate nell'estremità distale dell'abbozzo dell'arto, ancora ben riconoscibile in questo embrione). C.: abbozzo del cinto pelvico; é.F.: abbozzo del femore (nell'embrione di *Anguis fragilis* si costituisce solo un rudimento, nodulare, della parte prossimale del femore).

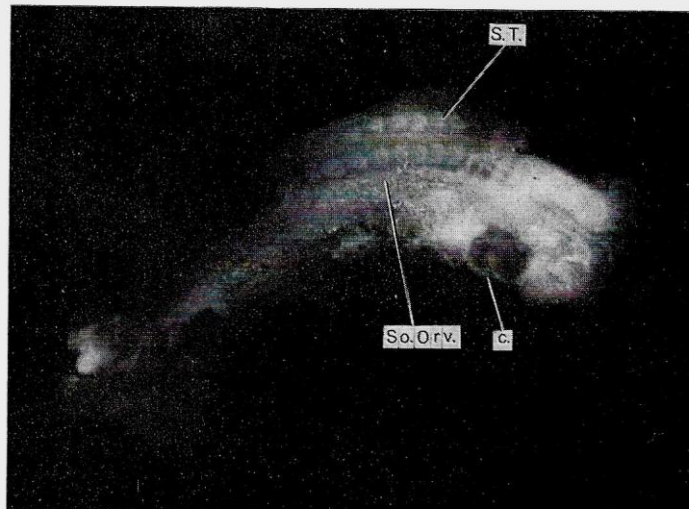


Fig. 11 - Tentativo di stimolazione dello sviluppo dell'abbozzo dell'arto dell'embrione di orbettino (*Anguis fragilis*) mediante innesto di somiti di tartaruga (*Emys orbicularis*). Il tronco di un embrione di orbettino è stato espantato in vitro e, a contatto con la sua somatopleura (So.Or.v.) nella regione dell'arto anteriore, sono stati innestati i corrispondenti somiti di un embrione di tartaruga (S.T.). Ma, in vitro, i somiti della tartaruga non hanno formato prolungamenti ventrali e la somatopleura dell'orbettino non ha sviluppato l'abbozzo dell'arto. (C.: cuore dell'embrione di orbettino).

strato che la soppressione della cresta apicale è seguita dalla degenerazione delle cellule mesodermiche dell'abbozzo dell'arto.

Anche per gli arti posteriori dei Sauri serpentiformi esaminati, che regrediscono meno completamente degli arti anteriori, si verifica la stessa concordanza: alla degenerazione della cresta apicale segue l'involutione dell'abbozzo dell'arto. Nell'orbettino, ove la regressione della cresta è assai precoce, si differenzia soltanto un femore rudi-

mentale all'interno della parete del corpo; in *Scelotes inornatus*, dove la degenerazione della cresta è un poco più tardiva, l'abbozzo dell'arto posteriore è maggiormente sviluppato e provvisto di un femore prolungato da una cartilagine, ma anch'esso incluso nella parete del corpo; in *Scelotes brevipes*, dove la cresta persiste assai più a lungo, l'arto posteriore ha la forma di una piccola appendice conica persistente nell'adulto; in *Scelotes gronovii* la cresta apicale si trasforma in

una piega apicale e l'arto posteriore è assai più sviluppato che nelle specie precedenti persistendo nell'adulto sotto forma di una appendice affilata, munita di unghia.

Lo studio embriologico conferma dunque l'interpretazione da me data nel 1962, per cui la degenerazione della cresta apicale è un fattore determinante per l'arresto di sviluppo dell'arto (fig. 10).

**Altri dati.** Ricerche comparative del metabolismo cellulare sono state intraprese in Rettili a zampe normali (*Lacerta viridis*) e in un Sauro serpentiforme (*Anguis fragilis*). Lo studio autoradiografico (Raynaud e Vasse 1971, 1972) ha mostrato che le tappe del differenziamento della cresta apicale (arresto della sintesi di DNA, affievolimento della sintesi di RNA) sono comparabili nelle due specie, solo che la sintesi proteica si abbassa meno nell'orbettino che nel ramarro (forse in rapporto con la sintesi di enzimi demolitori delle proteine che assicurano la degenerazione delle cellule della cresta). Solo dopo degenerazione della cresta si osserva nell'orbettino diminuzione di sintesi di RNA e di proteine marcate nel mesoderma dell'abbozzo dell'arto.

Lo studio citofotometrico (Raynaud, Jeanney e Gontcharoff 1975) ha dimostrato che nell'embrione di *Lacerta viridis* e in quello di *Anguis fragilis* i nuclei delle cellule della cresta apicale, a stadi precoci, hanno un contenuto di RNA e di proteine totali più elevato che i nuclei dell'epidermide dell'abbozzo dell'arto. Nelle cellule mesodermiche tale contenuto è più elevato nell'embrione di orbettino che in quello di ramarro. Lo studio ultrastrutturale mostra: assenza quasi totale di glicogeno nella cresta apicale di orbettino, presenza abbondante invece nel ramarro; cellule mesodermiche dell'abbozzo dell'arto del ramarro con prolungamenti ectoplasmatici assai più numerosi e lunghi di quelli delle corrispondenti cellule dell'orbettino.

Anche se le ricerche sono ancora in corso, le differenze metaboliche confermano le diversità istologiche e ultrastrutturali fra gli abbozzi degli arti normali e rudimentali.

### Discussione

L'embriologia mostra che in tutte le specie di Rettili serpentiformi finora studiati esistono anomalie nei meccanismi che rego-

lano lo sviluppo degli arti: funzione dei somiti, sviluppo della cresta apicale. Tali anomalie si verificano assai precocemente, all'inizio dello sviluppo degli arti; come conseguenza, determinano l'arresto totale o parziale dello sviluppo dell'arto e, eventualmente, la sua regressione durante la vita embrionale. Non vi è dunque soltanto « soppressione » degli stadi terminali dello sviluppo dell'arto come supponeva Sewertzoff (1951), ma un fenomeno più complesso di alterazione precoce che non si concilia con l'ipotesi lamarckiana delle conseguenze del non-uso.

È possibile che la degenerazione spontanea della cresta apicale o il suo stato rudimentale, che si osservano negli embrioni dei Rettili serpentiformi, siano legati a deficienze della funzionalità dei somiti: la deficienza numerica e funzionale dei somiti e dei loro prolungamenti sarebbe in tal caso il *primum movens* della rudimentalizzazione. Ci si potrà chiedere se questa deficienza non sia a sua volta legata all'aumento totale del numero dei somiti che si verifica negli embrioni dei Rettili serpentiformi. Il numero troppo elevato di somiti può far perdere in parte o del tutto ai somiti anteriori del tronco ( $S_6-S_{13}$ ) certe loro potenzialità, in particolare la loro capacità induttiva degli arti? Si tratta solo di una ipotesi, ma se fosse verificata permetterebbe di capire come l'allungamento del tronco e la rudimentalizzazione degli arti siano fenomeni fra loro correlati, legati ad uno stesso meccanismo embrionale, senza necessità di fare ricorso alla legge ipotetica del non-uso nell'adulto.

Come può essersi costituito un animale serpentiforme? Si può pensare che originariamente una mutazione abbia modificato, in certi embrioni di Rettili tetrapodi con arti normali, la segmentazione delle strisce mesodermiche, determinando la costituzione di un numero più elevato di somiti del normale, ciò che a sua volta avrebbe determinato un aumento di tutti i derivati dei somiti stessi: vertebre, costole, muscoli, nervi, vasi. Nello stesso tempo ciò avrebbe provocato l'arresto di sviluppo degli arti. Un Rettile siffatto possiederebbe un corpo allungato, elevato numero di vertebre, arti corti od assenti, avrebbe dunque aspetto serpentiforme. Ciò comporterebbe ancora un allungamento degli abbozzi che sporgono dalla parete celomica nella cavità generale del corpo, come gonadi,

visceri e una dislocazione di alcuni di questi abbozzi.

Lo studio embriologico sperimentale potrà darci molte informazioni su questi fatti.

La rudimentalizzazione degli arti dei Rettili può dunque essere interpretata, secondo questi concetti, come il semplice risultato di un arresto di sviluppo (forse assai antico) dei loro abbozzi, invece che come il risultato di una regressione progressiva nel corso dei tempi. Benché questa sia tuttora una concezione teorica, costituisce una ipotesi di lavoro meritevole di essere verificata sperimentalmente<sup>(1)</sup>. D'altronde i Rettili serpentiniformi attuali possiedono caratteri particolari riguardanti diversi organi e strutture (testa, organi di senso, per esempio) la cui origine non è ancora nota.

Tali particolarità sono correlate alle precedenti o sono insorte indipendentemente? Non lo sappiamo e lo studio della genesi di queste modificazioni deve costituire l'oggetto di ricerche future.

(1) Alcuni esperimenti sono stati intrapresi per cercare di stimolare lo sviluppo dell'abbozzo rudimentale degli arti dell'orbettino: somiti di ramarro (*Lacerta viridis*) o di tartaruga (*Emys orbicularis*) sono stati impiantati *in vivo* e *in vitro*

a contatto della somatopleura dell'embrione di orbettino (*Anguis fragilis*, fig. 11); data la difficoltà dell'esperimento, fino ad ora è stato ottenuto soltanto *in vivo* un lieve effetto stimolante (Raynaud 1972).

Altri esperimenti hanno invece cercato di verificare quale azione esercita il mesoderma dell'abbozzo dell'arto di specie ad arti bene sviluppati (ramarro, tartaruga, embrione di pollo) sull'abbozzo dell'arto rudimentale di embrione di orbettino.

Questo testo corrisponde alla conferenza tenuta il 4 maggio 1976 all'Istituto di Zoologia della Università di Bologna e il 7 maggio 1976 al Centro Studi Sorelle Clarke di Bagni di Lucca, intitolata «*Mécanismes embryologiques et modalités évolutives de la rudimentation des membres des Reptiles*». L'Autore ringrazia il prof. Vannini, Direttore dell'Istituto di Zoologia per l'invito e la cordiale accoglienza e per le interessanti discussioni avute con lui, con i suoi collaboratori e con zoologi, embriologi, anatomo-comparatisti delle Università di Bologna e di Pisa.

*L'Autore:*

Prof. Albert Raynaud, Directeur de Recherche au C.N.R.S., Laboratoire Pasteur (Embryologie expérimentale), 20, rue des Moulins, F-95110 SANNONIS (France).