ESTRATTO

ARCHIVIO ITALIANO
DI
ANATOMIA E DI EMBRIOLOGIA

FONDATO DA
GIULIO CHIARUGI

CONTINUATO DA
NELLO BECCARI (1945-56)

PUBBLICATO DA
A. BAIRATI, *Milano* — L. BIANCHI, *Catania*
L. BUCCIANTE, *Padova* — G. CIARDI-DUPRÉ, *Sassari* — A. COMOLLI, *Firenze*
A. CORTI, *Torino* — G. COTRONEI, *Roma* — U. D'ANCONA, *Padova*
I. FAZZARI, *Firenze* — G. LEVI, *Torino* — F. LORETI, *Torino*
E. LUNA, *Palermo* — G. MURATORI, *Ferrara* — O. M. OLIVO, *Bologna*
P. PASQUINI, *Roma* — A. PENSA, *Pavia* — S. RANZI, *Milano*
F. ROSSI, *Genova* — M. VIALLI, *Pavia*.

E DIRETTO
DA
I. FAZZARI

VOL. LXIII — FASC. 2.

ISTITUTO DI ZOOLOGIA E ANATOMIA COMPARATA DELL'UNIVERSITÀ DI PADOVA

ARMANDO SABBADIN

ANALISI SPERIMENTALE DELLO SVILUPPO DELLE COLONIE DI *BOTRYLLUS SCHLOSSERI* (PALLAS) [ASCIDIACEA]

SANSONI EDIZIONI SCIENTIFICHE — FIRENZE
1958

SOMMARIO

R. Bortolami - E. Martini. — L'intracardio in Carnivori. (Con 19 figure nel testo). Pagg. 97-122.

O. Hoffer - R. Baccioni. — Cenni embriologici sulle ghiandole mucose palatine. (Con 21 figure ed 1 tabella nel testo). Pagg. 123-149.

E. Chapadeiro - W. S. Tafuri. — Alcune circonferenze e diametri dell'aorta nel brasiliano adulto normale. (Con 8 grafici e 6 tabelle nel testo). Pagg. 150-177.

A. Sabbadin. — Analisi sperimentale dello sviluppo delle colonie di *Botryllus schlosseri* (Pallas) (Ascidiacea). (Con 5 figure e 20 tabelle nel testo). Pagg. 178-221.

Ciascun volume dell'*Archivio italiano di Anatomia e di Embriologia* si pubblica in 4 fascicoli di circa 400 pagine complessive.

Il prezzo di abbonamento per ogni volume, da pagarsi anticipato, è :

per l'Italia : normale L. 6.000 ; — sostenitore L. 10.000
per l'Estero : L. 8.500

I manoscritti, nella forma definitiva, devono essere mandati a Firenze al Prof. I. Fazzari, Istituto anatomico dell'Università, Policlinico di Careggi, e verranno pubblicati, tenendo conto delle esigenze tipografiche, secondo l'ordine di arrivo alla Direzione.

Per tutto quello che riguarda l'amministrazione rivolgersi a : Sansoni Edizioni Scientifiche, Viale Mazzini 46, Firenze.

I lavori, previo parere favorevole del Comitato di pubblicazione, sono accettati alle seguenti condizioni :

1) ogni lavoro deve essere corredato, all'arrivo in Redazione, di un breve riassunto in lingua italiana e sua traduzione (compreso il titolo) in francese, inglese e tedesco ;

2) nella bibliografia devono essere citati : autore, titolo originale, titolo del periodico, volume, pagina, anno ; per le opere vanno indicati anche il luogo di edizione, anno di edizione, pagina ;

3) per abbonati normali : stampa gratuita fino a 32 pagine complessive, ed eventuali pagine successive a carico degli Autori e nella misura di L. 500 ognuna per le prime 16 pagine e L. 1000 per le altre.

Per abbonati sostenitori : stampa gratuita fino a 56 pagine.

Per tutti gli Autori 50 estratti gratuiti di ciascun lavoro, con copertina.

I clichés, tabelle e tavole sono a carico indistintamente di tutti gli Autori. Per necessità editoriali non si accettano tavole già stampate.

Tutti i diritti di proprietà, sia degli articoli che delle illustrazioni pubblicate nella Rivista, sono riservati all' « Archivio ». È vietata perciò qualunque riproduzione.

Istituto di Zoologia e Anatomia comparata dell'Università di Padova
diretto dal Prof. U. D'Ancona

Analisi sperimentale dello sviluppo delle colonie di *Botryllus schlosseri* (Pallas) [Ascidiacea] (*)

(con 5 figure e 20 tabelle nel testo)

Armando Sabbadin

È vietata la riproduzione

Alcuni aspetti dello sviluppo delle colonie dei Botrilli non sono stati ancora sufficientemente chiariti; in particolare le capacità blastogenetiche dei singoli individui, i limiti del loro accrescimento e della durata del loro ciclo vitale, i rapporti fra le generazioni di blastozooidi coesistenti nella colonia.

La gemmazione è bilaterale, ma vi è una sostanziale asimmetria dei poteri blastogenetici dei due lati, maggiori a destra. Frequentemente infatti gli zooidi generano più gemme, fino ad un massimo di 3 per lato (Oka, 1892), e quando queste sono in numero dispari sono sempre più numerose a destra. Il numero di gemme prodotte è in genere minore negli oozooidi e nei blastozooidi delle prime generazioni. Spesso non tutte le gemme generate da uno stesso individuo riescono a raggiungere la maturità funzionale, e in tali casi è la gemma di destra che prevale su quella di sinistra, o le gemme anteriori che prevalgono su quelle posteriori. Un'analisi quantitativa di questi fatti è stata compiuta da Watterson (1945) e da Sabbadin (1955), ma il loro determinismo non appare ancora chiaro.

L'accrescimento degli individui è in larga misura condizionato dalle dimensioni iniziali dell'abbozzo delle gemme da cui derivano, che variano nelle successive generazioni (Berrill, 1941, b, c), ma non è stata studiata l'influenza di fattori esterni.

(*) Lavoro eseguito con contributi dell'Istituto Nazionale di Studi Talassografici e della « New York Zoological Society ». Ringrazio il Prof. B. Colombo dell'Istituto Universitario di Economia e Commercio di Venezia per i suoi suggerimenti nell'elaborazione statistica dei dati.

Nella colonia coesistono abitualmente 3 generazioni di zooidi, di cui la generazione adulta va incontro a dissoluzione al momento in cui la generazione successiva arriva a sua volta alla maturità. Se esista un rapporto di causa ad effetto fra questi due fatti non è stato definitivamente stabilito. È stata del resto osservata in qualche colonia la contemporanea presenza di 2 generazioni adulte (Della Valle, 1882 e Bancroft, 1903).

Precedenti osservazioni (Sabbadin, 1955) su colonie allevate in laboratorio e seguite per più generazioni avevano messo in evidenza che intensità della blastogenesi e numero di gemme maturate, accrescimento e durata del ciclo vitale e numero di generazioni coesistenti nella colonia sono fenomeni tra loro strettamente correlati. Ogni qualvolta infatti le colonie si trovano in condizioni ambientali sfavorevoli, le gemme prodotte e le gemme maturate diminuiscono di numero, e gli zooidi adulti regrediscono prima di aver completato il loro accrescimento. L'anticipata regressione della generazione adulta determina un anticipo della maturazione della generazione successiva; ma in condizioni estreme la colonia può sopravvivere anche in assenza di zooidi adulti, ridotta a 2 sole generazioni di individui, i cui poteri blastogenetici e di accrescimento si mantengono ad un livello minimo. Tali fatti rivelano cioè nelle colonie dei Botrilli estesi poteri di autoregolazione.

Questi problemi sono studiati più dettagliatamente nella presente ricerca, in cui il ritmo della gemmazione delle colonie è stato modificato sperimentalmente. I principali risultati ottenuti sono stati riferiti in alcune Note preliminari (1956 a, b, c, d).

MATERIALE E METODI DI STUDIO

Le giovani colonie usate nella presente ricerca si sono sviluppate da larve liberate da individui allevati in laboratorio. Le larve venivano fatte metamorfosare su vetrini delle dimensioni di cm 5 × 5, opportunamente marcati, a sufficiente distanza l'una dall'altra, in numero di 2-3 per vetrino, introducendole ciascuna in una goccia d'acqua protetta dall'evaporazione, secondo il metodo suggerito da Watterson. Gli individui aderivano saldamente alla superficie del vetro durante la metamorfosi. I vetrini venivano quindi capovolti su supporti fissati al fondo di capsule Petri immerse in acquarietti contenenti 6 litri d'acqua, in numero di 6 per acquarietto.

L'acqua era cambiata ogni 5 giorni, e mantenuta costantemente aereata e ad una salinità del 33,5 ‰, pari alla salinità media del tratto di Laguna Veneta in cui era stato raccolto in origine il materiale. Le colonie venivano alimentate giornalmente con *Chlamydomonas* e *Nitzschia* allevate in laboratorio e somministrate con una pipetta graduata al fondo di ciascuna capsula.

Le colonie, suddivise in lotti, di cui uno servì come controllo e gli altri per gli esperimenti che verranno descritti, furono esaminate giornalmente al binoculare e fu presa nota del numero, posizione e stadio di sviluppo delle gemme di ciascuna generazione e del ricambio delle generazioni. Veniva misurato il diametro massimo degli individui in corrispondenza dei principali stadi di sviluppo. Le misure sono state eseguite allo stereomicroscopio

TABELLA 1. — *Classificazione degli stadi di sviluppo dei blastozooidi di* Botryllus schlosseri.

Stadio 1.	— Primo abbozzo della gemma in forma di un ispessimento a disco della parete atriale del genitore (Fig. 1 : A e G, g).
Stadio 2.	— Disco estroflesso ed incurvato a semisfera (Fig. 1 : B e H, g).
Stadio 3.	— Stadio a 2 vescicole, di cui l'interna originatasi per chiusura del disco e l'esterna derivata dalla parete epidermica del genitore (Fig. 1 : C).
Stadio 4.	— Comparsa, nella vescicola interna, della estroflessione intestinale e delle pieghe atriali, abbozzi delle cavità peribranchiali (Fig. 1 : D).
Stadio 5.	— Vescicola interna differenziata in camere branchiale e peribranchiali e tubo digerente (Fig. 1 : E).
Stadio 6.	— Cuore distinto (Fig. 1 : F).
Stadio 7.	— Comparsa degli ispessimenti della parete atriale, abbozzi delle gemme della generazione seguente (Fig. 1 : G).
Stadio 8.	— Cuore pulsante ($8'$: pulsazioni iniziali a ritmo lento [Fig. 1 : H] ; $8''$ pulsazioni a ritmo normale).
Stadio 9.	— Raggiungimento della maturità funzionale.
Stadio 10.	— Maturazione delle gonadi (*).
Stadio 11.	— Regressione.

(*) La maturazione delle gonadi generalmente non si verifica nelle prime generazioni. Pertanto lo zooide adulto, in condizioni di funzionalità, verrà sempre considerato allo stadio 9.

Zeiss con micrometro oculare Reichert 6 × combinato con i due obiettivi maggiori e l'obiettivo addizionale propri dell'apparecchio. Ai due ingrandimenti così realizzati, ciascuna divisione dell'oculare micrometrico corrispondeva rispettivamente a μ 17,5 e 27,5.

Fu seguita la classificazione degli stadi di sviluppo già adottata in precedenti osservazioni, e che è quella stessa introdotta da BERRILL (1941 a), con alcune leggere modifiche. Essa è riportata nella Tabella 1. Le tappe principali dell'organogenesi delle gemme sono rappresentate schematicamente in Fig. 1.

La fase di sviluppo di una colonia di Botrilli in ogni dato momento risulta in modo univoco dagli stadi raggiunti dalle 3 generazioni abitualmente coesistenti, poiché essi sono rigidamente correlati fra loro (BERRILL 1941 a). Le varie tappe dello sviluppo delle colonie possono perciò essere espresse schematicamente con formule, es. 9/8/3, 11/8/5, in cui da sinistra a destra

è indicato lo stadio di ciascuna generazione dalla più vecchia alla più giovane. La notazione 11/9/7/1 indica la condizione del tutto transitoria di una colonia nella quale coesistono 4 generazioni, la più vecchia in degenerazione e la più giovane appena comparsa ; la formula 0/8/5 indica una particolare condi-

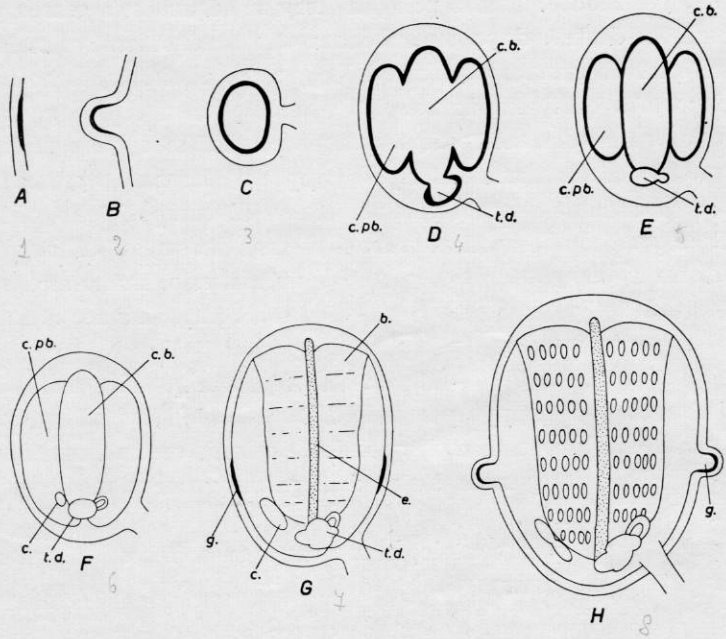

Fig. 1. — Rappresentazione schematica delle principali tappe di sviluppo della gemma. A-H corrispondono agli stadi 1-8′ della Tabella 1.
b = branchia ; *c* = cuore ; *c.b.* = cavità branchiale ; *c.pb.* = cavità peribranchiale ; *e* = endostilo ; *g* = gemme della generazione successiva ; *t.d.* = tubo digerente.

zione di sofferenza di una colonia nella quale sono presenti 2 sole generazioni, essendo la generazione adulta scomparsa prima che la generazione più giovane avesse gemmato.

Nella Fig. 2 sono rappresentate alcune tappe di sviluppo delle colonie e sono indicate le formule con cui possono essere espresse.

Gli allevamenti sono stati eseguiti in stanza termostatica (1) alla temperatura di 19°. A tale temperatura lo sviluppo si svolge approssimativamente con questo ritmo : dalla condizione 9/7/1 la colonia raggiunge le condizioni 9/8′/2, 9/8/3 e di nuovo 9/7/1 rispettivamente in 2, 3 e 6 giorni.

---

(1) Dono della Fondazione Rockefeller.

PIANO E TECNICA DEGLI ESPERIMENTI

In ciascun individuo, giunto allo stadio 7 del suo sviluppo, compare ai due lati un ispessimento della parete atriale in forma di disco, che rappresenta l'area gemmante. Questa può dare origine ad una sola gemma, oppure, specialmente la destra, dopo essersi incurvata a semisfera, si suddivide in gemma anteriore e gemma posteriore. Le gemme di sinistra sono in leggero ritardo rispetto a quelle di destra e le gemme posteriori in leggero ritardo rispetto alle anteriori. Sono queste gemme più indietro nello sviluppo che frequentemente si atrofizzano. Si può supporre che fra le gemme portate dallo stesso individuo si stabilisca una sorta di competizione, nella quale alcune di esse soccombono, determinata verosimilmente dall'incapacità del genitore di far fronte alle loro esigenze di nutrimento. Forse anche i poteri blastogenetici di tali gemme sono regolati da tale competizione. Queste ipotesi sono state sottoposte ai seguenti controlli sperimentali:

Esperimenti 1º, 2º e *3º*. — Furono impiegate rispettivamente 12, 11 e 10 colonie, mentre un gruppo parallelo di 14 colonie servì di controllo.

Gli esperimenti furono iniziati quando le colonie erano ancora costituite dal solo oozooide, dalla gemma destra della prima generazione blastogenetica e da quelle della seconda.

Nella prima serie sperimentale, al momento in cui le colonie giungevano allo stadio 9/8′/2, la gemma destra della generazione più giovane veniva estirpata con un aghetto di tungsteno affilato in bagno di potassa caustica fusa (Fig. 2, I A). Allo stadio 2 le gemme sono in forma di abbozzi emisferici nei quali non si è ancora compiuta l'eventuale suddivisione in gemme anteriori e gemme posteriori. Perciò l'estirpazione dell'abbozzo di un lato consentiva di studiarne gli effetti sui poteri blastogenetici del lato contrapposto del genitore.

Nella 2ª serie sperimentale un'operazione analoga veniva eseguita 24 ore dopo il raggiungimento dello stadio 9/8′/2, in prossimità dello stadio 9/8/3, quando le eventuali gemme posteriori della generazione più giovane si erano già segregate o erano in corso di segregazione. Veniva allora estirpata la gemma destra o l'anteriore delle 2 gemme destre (Fig. 2, II A). Ciò doveva consentire di completare lo studio dei poteri blastogenetici del lato contrapposto del genitore e di studiare l'infuenza dell'operazione sulle capacità di sviluppo delle gemme posteriori.

La gemma destra o l'anteriore delle gemme destre della generazione più giovane fu estirpata nelle colonie della 3ª serie sperimentale 72 ore dopo che le colonie avevano raggiunto lo stadio 9/8′/2, in genere allo stadio 9/8/5-6 (Fig. 2, III A). Spesso a questo stadio parte delle gemme più giovani erano in condizioni di atrofia. L'esperimento si proponeva di stabilire se esse fossero

in grado di riprendere lo sviluppo dopo la rimozione della gemma più sviluppata.

In tutte e 3 le serie sperimentali, le gemme posteriori sorelle della gemma asportata venivano a loro volta rimosse man mano che giungevano allo stadio 7 (Fig. 2, II B), cioè quando avevano ormai superato le fasi più cri-

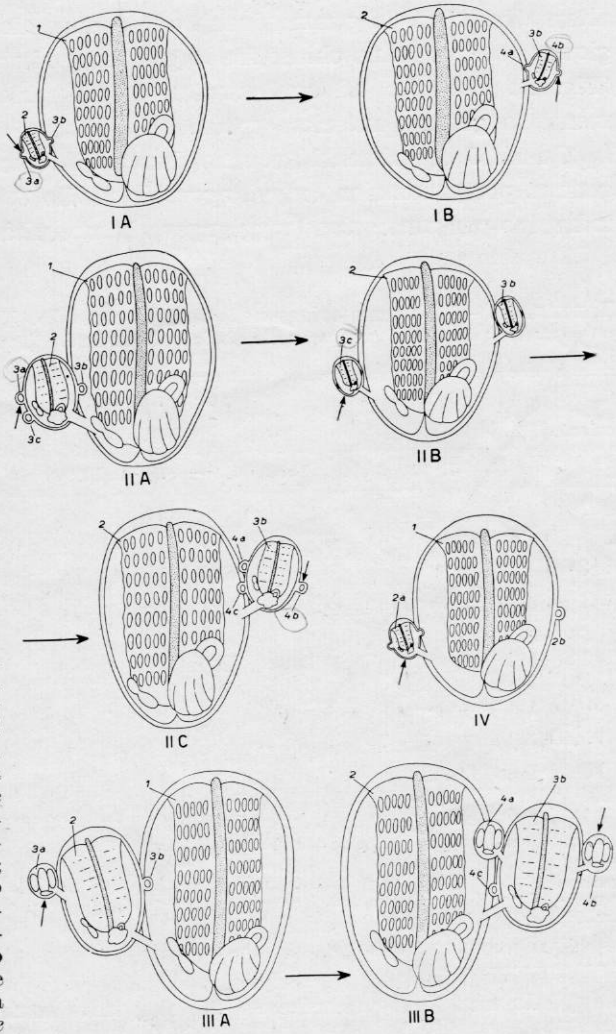

Fig. 2. — *Le colonie sono state rappresentate dalla faccia ventrale, e pertanto le posizioni destra e sinistra risultano invertite.* Schema degli interventi sperimentali eseguiti : *I : 1º esperimento* (colonie allo stadio 9/8′/2). A : 1 = zooide adulto ; 2 = gemma destra della generazione intermedia ; 3a e 3b = gemme destra e sinistra della generazione più giovane. *Viene asportata 3a.* — B : la gemma 2 di A è maturata e 3b ha generato le due gemme, destra e sinistra, 4a e 4b. *Viene asportata 4b. II : 2º esperimento* (A e C colonie allo stadio 9/8/3). A : *viene asportata la gemma destra anteriore della generazione più giovane* (*3a*). — B : la gemma 2 di A è maturata ; 3c e 3b hanno raggiunto lo stadio 7. *Viene asportata la gemma destra posteriore* (*3c*). — C : 3b ha prodotto 2 gemme destre (4a, 4c) e una sinistra (4b). *Viene asportata 4b.*
III : 3º esperimento (colonie allo stadio 9/8/5). A : la gemma destra della generazione intermedia (2) porta a destra una gemma allo stadio 5 (3a) e alla sinistra una gemma atrofica (3b). *Viene asportata 3a.* — B : la gemma 2 di A è maturata ; 3b ha ripreso lo sviluppo e ha generato 3 gemme (4a, 4b, 4c). *Viene asportata la gemma sinistra della generazione più giovane* (4b).
IV : 4º esperimento (colonia allo stadio 9/8′/2). Delle gemme della generazione intermedia, 2a e 2b, si è sviluppata solo la destra 2a, *che viene estirpata allo stadio 8′.*

tiche dello sviluppo. Pertanto nelle colonie rimaneva e maturava la sola gemma sinistra anteriore (Fig. 2, I B, II C e III B).

Queste operazioni furono ripetute in tutte le colonie, con le stesse modalità, in ciascuna generazione fino alla settima. Ma poiché solo le gemme esterne della colonia erano accessibili, nelle successive generazioni la prima estirpazione veniva eseguita alternativamente a sinistra e a destra, poiché alternativamente le gemme destre e le gemme sinistre della generazione più giovane si trovavano chiuse fra la gemma genitrice e il blastozooide adulto (Fig. 2). Pertanto ad ogni successiva generazione maturava alternativamente la gemma anteriore destra e la gemma anteriore sinistra.

Questi 3 esperimenti avevano dunque in comune il fatto che una sola gemma per generazione raggiungeva lo stadio 8, e di conseguenza un solo individuo per generazione raggiungeva la maturità. Questa particolare situa-

TABELLA 2. — *La gemmazione nelle serie di controllo. Numero di individui che hanno prodotto 2, 3 o 4 gemme nelle varie generazioni.*

colonie	generazioni																					media gemme per indiv.
	1ª			2ª			3ª			4ª			5ª			6ª			7ª			
	2	3	4	2	3	4	2	3	4	2	3	4	2	3	4	2	3	4	2	3	4	
1ª	1			1			1			1		1	3	1		4			2	3		2.33
2ª	1				1		1	1		2	1		6			4			8			2.12
3ª	1			1			1			1	1		3			4			3			2.06
4ª	1			1			1			2			1	1		4			3			2.07
5ª	1			1			2				1	1	4	1		8			4	6		2.34
6ª	1			1			1					1	3			2			3			2.16
7ª	1			1			1			1			2			2				2		2.20
8ª	1			1					2	2	4		11			8	3		17			2.22
9ª	1			1			1			2			3			1	2			6		2.47
10ª	1			1			1			1	1		2	2		8			6			2.13
11ª	1			2			1			2			2	1		4	1		9			2.08
12ª	1			1	1			1	2	7			14			10	18		——			—
13ª	1			1			2				1	1	4	3		9	1		——			—
14ª	1			1				1		1	2				6	——			——			—
media gemme per indiv. (*)	2.00			2.12			2.55			2.51			2.29			2.27			2.24			

(*) In una Nota preliminare (1956 a) è stato commesso un errore nel calcolo del numero medio di gemme per generazione in questa serie.

zione, oltre a facilitare l'esecuzione degli esperimenti, permetteva di studiare : *a*) se l'accrescimento delle gemme di uno stesso individuo fosse influenzato dal loro numero ; *b*) se l'accrescimento e il momento della regressione dei blastozooidi adulti fossero influenzati dal numero di gemme portate.

Esperimento 4°. — Fu suggerito dai primi risultati degli altri 3 esperimenti. In esso furono impiegate 28 giovani colonie, molte delle quali peraltro morirono per via. Ebbe inizio come gli altri a partire dalla 2ª generazione blastogenetica e fu proseguito per più generazioni, in alcuni casi fino alla 10ª.

Nelle colonie di questa serie le gemme della generazione più giovane, che superavano nello sviluppo lo stadio 3, venivano estirpate 48 ore dopo raggiunto tale stadio, ad eccezione della destra anteriore. Questa veniva rimossa a sua volta quando giungeva allo stadio 8′ (Fig. 2, IV), per cui nella colonia rimanevano il solo blastozooide adulto e le gemme atrofiche. In un gran numero di casi, dopo l'asportazione della gemma maggiore, si verificava la ripresa dello sviluppo di una delle gemme atrofiche, o la rigenerazione di una gemma asportata incompletamente, per cui la colonia non si estingueva. Questo esperimento ha pertanto permesso di studiare: *a*) le possibilità massime di sopravvivenza dello zooide adulto in assenza di gemme prossime a maturare; *b*) le capacità di ripresa di gemme rimaste per lungo tempo bloccate ai primi stadi di sviluppo e le capacità rigenerative di gemme asportate incompletamente.

RISULTATI DEGLI ESPERIMENTI

I. La blastogenesi

1. *La gemmazione nella serie di controllo.* — Nella Tabella 2 per ciascuna delle 14 colonie della serie di controllo è indicato il numero di individui che hanno dato 2, 3 o 4 gemme nelle varie generazioni. Il numero di gemme prodotte varia fortemente, oltre che fra le diverse colonie, anche fra le diverse generazioni della stessa colonia e fra gli individui di una stessa generazione. La variabilità è nulla nella prima generazione, in cui tutti gli individui hanno prodotto 2 sole gemme, ed è ancora assai bassa nella 2ª generazione, nella quale 2 soli individui hanno dato 3 gemme. Nell'ambito delle generazioni

Tabella 3. — *La gemmazione nella serie di controllo. Differenti capacità blastogenetiche delle gemme in rapporto alla loro posizione rispetto ai genitori. Sono stati presi in considerazione tutti gli individui che hanno gemmato, appartenenti alle generazioni 1ª-6ª.*

Posizione individui gemmanti	N° individui gemmanti	N° gemme prodotte	media gemme per individuo
gemme destre anteriori	196	463	2.36
» sinistre »	116	255	2.19
» destre posteriori	11	23	2.09
» sinistre »	2	4	(2.00)

dalla 3ª alla 7ª l'analisi della variabilità dà un valore (χ^2 di Bartlett con 4 gradi di libertà) pari a 29,25 che è altamente significativo ($P < 0,001$).

Il numero di gemme prodotte in ciascuna colonia dagli individui di una data generazione dipende soprattutto dalla posizione che essi occupano rispetto al genitore. Le gemme di destra presentano poteri blastogenetici maggiori di quelli delle gemme di sinistra e le gemme anteriori poteri blastogenetici maggiori di quelli delle gemme posteriori (Fig. 3,*4*). Ciò risulta chiaramente dalla Tabella 3.

Un numero molto considerevole di gemme (48,12 % delle gemme prodotte) sono degenerate nel corso dello sviluppo, come si può osservare nella Tabella 4. In parte si tratta di gemme portate da genitori che non hanno

TABELLA 4. — *La gemmazione nella serie di controllo. Quadro riassuntivo delle gemme prodotte, maturate o degenerate ai vari stadi di sviluppo, appartenenti alle generazioni 1ª-8ª.*

	gemme destre anteriori	gemme sinistre anteriori	gemme destre posteriori	gemme sinistre posteriori	Totale
Nº gemme prodotte	339	339	81	14	773
Nº » maturate	282	112	7	—	401
Nº » degenerate	57 (*16.81%*)	227 (*66.96%*)	74 (*91.35%*)	14 (*100%*)	372 (*48.12%*)
Nº gemme degenerate st. 1-3	53	153	58	3	267 (*71.77%*)
» 4-6	—	10	5	7	22 (*5.91%*)
» 7	—	38	3	1	42 (*11.29%*)
» 8	4	26	8	3	41 (*11.02%*)

raggiunto la maturità funzionale, o sono regrediti in anticipo (Fig. 3,*2*), e che quindi sono state coinvolte dalla degenerazione di questi (52 gemme destre anteriori sulle 57 degenerate; 52 gemme sinistre anteriori sulle 227 degenerate) e in massima parte si tratta di gemme che non hanno raggiunto la maturità sebbene portate da genitori normali, e cioè tutte le gemme posteriori e la maggioranza delle sinistre anteriori (Fig. 3,*3*; cfr. con *1* e *4*). Complessivamente le gemme destre anteriori sono degenerate nella proporzione del 16,81 %, le sinistre anteriori nella proporzione del 66,96 %, le destre posteriori nella proporzione del 91,35 % e le sinistre posteriori nella proporzione del 100 %. La maggioranza delle gemme degenerate (77,68 %) non hanno superato i primi stadi di sviluppo o comunque non sono arrivate alla gemmazione.

Questi dati, che confermano sostanzialmente lo studio precedente sulla blastogenesi di colonie allevate in laboratorio (SABBADIN, 1955), spiegano come in ciascuna colonia l'aumento del numero di individui adulti con il passare delle generazioni sia assai inferiore a quello che comporterebbe il ritmo della gemmazione (Tabella 5).

TABELLA 5. — *Ritmo di sviluppo delle colonie della serie di controllo. Il numero di individui maturati nelle varie generazioni è rapportato al numero di individui prodotti.*

Colonie	Generazioni								Totale	%
	1ª	2ª	3ª	4ª	5ª	6ª	7ª	8ª		
1ª	1/2	1/2	1/2	1/2	2/6	3/9	4/8	4/13	17/44	38.63
2ª	1/2	1/2	2/3	3/5	4/7	4/12	5/8	5/16	25/55	45.45
3ª	1/2	1/2	1/2	1/2	2/5	3/6	3/8	3/6	15/33	45.45
4ª	1/2	1/2	1/2	1/2	2/4	3/5	3/8	3/6	15/31	48.38
5ª	1/2	1/2	1/2	2/4	4/7	8/11	10/16	9/26	36/70	51.42
6ª	1/2	1/2	1/2	1/2	2/4	2/6	3/4	3/6	14/28	50.00
7ª	1/2	1/2	1/2	1/2	1/2	2/4	2/4	2/6	11/24	45.83
8ª	1/2	1/2	2/2	6/8	6/16	11/22	8/25	8/34	43/111	38.73
9ª	1/2	1/2	1/2	2/2	3/4	3/6	6/8	12/18	29/44	65.90
10ª	1/2	1/2	1/2	2/2	4/5	5/10	6/16	11/12	31/51	60.78
11ª	1/2	1/2	1/4	2/2	3/4	5/7	7/11	13/18	35/50	66.00
12ª	1/2	1/2	3/5	7/11	14/14	22/28	35/74	——	——	——
13ª	1/2	1/2	2/2	2/4	6/7	6/17	7/21	——	——	—..
14ª	1/2	1/2	1/2	3/3	6/8	12/24	——	——	——	——
	14/28	14/28	19/34	34/51	59/93	89/167	99/211	73/161	401/773	
%	*50.00*	*50.00*	*55.88*	*66.66*	*63.44*	*53.29*	*46.91*	*45.34*	*51.87*	

2. *Confronto fra i poteri blastogenetici della serie di controllo e delle prime 3 serie sperimentali.* — I dati riguardanti la blastogenesi della serie di controllo e delle prime 3 serie sperimentali sono raggruppati nella Tabella 6 a. Per la serie di controllo sono indicate le gemme prodotte dai soli individui anteriori di destra, che come sappiamo sono quelli dotati delle maggiori capacità blastogenetiche. Nelle serie sperimentali il numero totale di gemme portate da ciascun individuo risulta dal numero di esse presenti al momento dell'estirpazione della prima gemma più le eventuali gemme comparse dopo tale operazione.

I risultati dell'elaborazione statistica dei dati della Tabella 6 a sono riportati nelle Tabelle 6 b e 6 c.

In ciascuna serie sperimentale non vi sono differenze statisticamente significative fra la variabilità dei poteri blastogenetici nelle generazioni dalla 2ª alla 7ª, cioè in corrispondenza delle generazioni interessate dagli esperimenti. Nella 1ª e 2ª serie ciò si verifica anche nell'ambito delle generazioni 1ª-7ª, poiché nella prima generazione non era ancora terminata la blastogenesi quando è stato fatto il primo intervento sperimentale. Differenze

TABELLA 6 a. — *La gemmazione nella serie di controllo e nelle prime 3 serie sperimentali. Numero di individui che hanno prodotto 2, 3, 4 o 5 gemme nelle varie generazioni ; media ed errore della media.*

Serie	Generazioni																											
	1ª				2ª				3ª				4ª				5ª				6ª				7ª			
	2	3	4		2	3	4		2	3	4		2	3	4	5	2	3	4	5	2	3	4	5	2	3	4	5
Controlli																												
N° individui	14	–	–		12	2	–		10	1	2		8	7	4	–	23	8	3	–	32	21	–	–	35	14	–	–
media	*2,000*	±	*0,000*		*2,142*	±	*0,096*		*2,384*	±	*0,212*		*2,789*	±	*0,180*		*2,411*	±	*0,112*		*2,396*	±	*0,067*		*2,285*	±	*0,065*	
1ª serie sperimentale																												
N° individui	10	2	–		6	5	1		3	3	6		3	4	5	–	1	4	7	–	3	4	5	–	1	3	6	–
media	*2,166*	±	*0,112*		*2,583*	±	*0,192*		*3,250*	±	*0,250*		*3,166*	±	*0,240*		*3,500*	±	*0,194*		*3,166*	±	*0,240*		*3,500*	±	*0,223*	
2ª serie sperimentale																												
N° individui	7	3	–		6	4	–		5	1	4		2	4	2	2	3	2	4	1	2	1	7	–	1	3	6	–
media	*2,300*	±	*0,152*		*2,400*	±	*0,162*		*2,900*	±	*0,314*		*3,400*	±	*0,339*		*3,300*	±	*0,334*		*3,500*	±	*0,268*		*3,500*	±	*0,223*	
3° serie sperimentale																												
N° individui	10	1	–		4	5	2		5	2	4		3	1	7	–	1	1	7	–	1	2	5	1	–	4	4	1
media	*2,090*	±	*0,090*		*2,818*	±	*0,226*		*2,909*	±	*0,284*		*3,363*	±	*0,278*		*3,666*	±	*0,235*		*3,666*	±	*0,288*		*3,666*	±	*0,235*	

TABELLA 6 b. — *Confronto fra i poteri blastogenetici delle varie generazioni nella serie di controllo e nelle prime 3 serie sperimentali (analisi della varianza).*

Serie	Causa variazione	gradi di libertà	devianze	varianze	F	P
Controlli						
3ª-7ª generazione	entro generazioni	163	1,49757	0,00918	2,31	0,10–0,05
(valori logaritmici)	fra generazioni	4	0,08487	0,02121		
	Totale	167	1,58244			
1ª serie sperimentale	entro generazioni	64	38,001	0,593	2,22	0,10–0,05
2ª-7ª generazione	fra generazioni	5	6,585	1,317		
	Totale	69	44,586			
2ª serie sperimentale	entro generazioni	54	42,800	0,792	2,40	0,05–0,01
2ª-7ª generazione	fra generazioni	5	9,534	1,906		
	Totale	59	53,334			
3ª serie sperimentale	entro generazioni	54	37,093	0,686	2,30	0,10–0,05
2ª-7ª generazione	fra generazioni	5	7,891	1,578		
	Totale	59	44,984			

assolutamente non significative si riscontrano complessivamente nelle 3 serie sperimentali nelle generazioni 2ª-7ª. Nella serie di controllo si hanno invece differenze altamente significative nelle generazioni 2ª-7ª e anche nelle generazioni 3ª-7ª, e pertanto l'analisi della varianza è stata eseguita sui valori logaritmici.

Nel lotto di controllo i poteri blastogenetici delle prime generazioni sono notevolmente inferiori a quelli delle generazioni successive. Differenze statisticamente significative si riscontrano ad esempio fra 2ª e 4ª generazione e fra 2ª e 6ª. L'analisi della varianza (Tabella 6 b) dimostra invece che non vi sono differenze significative nelle generazioni 3ª-7ª. In ciascuna serie sperimentale ciò si verifica anche nelle generazioni 2ª-7ª. Sperimentalmente si è dunque riusciti a diminuire la differenza fra le capacità blastogenetiche della 2ª generazione e quelle delle generazioni successive.

Nei lotti sperimentali l'intensità della gemmazione nelle generazioni 2ª-7ª è assai maggiore che nelle generazioni corrispondenti della serie di controllo. L'analisi della varianza (Tabella 6 c) applicata complessivamente ai 4 lotti dimostra che sia la differenza fra lotti come la differenza fra generazioni sono altamente significative. Nell'ambito delle 3 serie sperimentali la differenza fra esperimenti non è invece significativa, mentre lo è la differenza fra generazioni. In realtà anche nelle serie sperimentali i poteri blastogene-

TABELLA 6 c. — *Confronto fra i poteri blastogenetici delle diverse serie (analisi della varianza).*

Lotti	Causa variazione	gradi libertà	devianze	varianze		F	P
i 4 lotti 2ª-7ª generazione (valori logaritmici)	Totale	371	6,11467				
	fra sottogener.	23	2,04720	0,08900	Vs		
	residua	348	4,06747	0,01168	Vr	Vs/Vr 7,61	< 0,001
	fra lotti	3	3,33956	1,11318	Vl	Vl/Vr 95,30	» »
	fra generazioni	5	0,73447	0,14689	Vg	Vg/Vr 12,57	» »
i 3 lotti sper. 2ª-7ª generazione	Totale	189	142,716				
	fra sottogener.	17	24,822	1,460	Vs		
	residua	172	117,894	0,685	Vr	Vs/Vr 2,13	0,01-0,001
	fra lotti	2	1,737	0,868	Vl	Vl/Vr 1,26	> 0,20
	fra generazioni	5	22,179	4,435	Vg	Vg/Vr 6,47	< 0,001
i 4 lotti 3ª-7ª generazione	Totale	324	244,044				
	fra sottogener.	19	83,953	4,418	Vs		
	residua	305	160,091	0,524	Vr	Vs/Vr 8,43	< 0,001
	fra lotti	3	59,536	19,845	Vl	Vl/Vr 37,87	< 0,001
	fra generazioni	4	5,263	1,315	Vg	Vg/Vr 2,50	0,05-0,01
i 3 lotti sper. 3ª-7ª generazione	Totale	156	113,733				
	fra sottogener.	14	8,793	0,628			
	residua	142	104,940	0,739			

tici delle prime generazioni sono notevolmente più bassi, e già nelle generazioni 3ª-7ª la differenza non è più significativa.

Gli esperimenti si sono dunque dimostrati molto efficaci nell'elevare le capacità blastogenetiche degli zooidi delle varie generazioni. Le differenze rispetto alla serie di controllo aumentano progressivamente con il passare delle generazioni, divenendo in ciascuna serie costantemente significative dalla 5ª generazione in poi.

Se si considerano tutte le gemme prodotte in ciascun lotto nelle generazioni 2ª-8ª (Tabella 7), si osserva che la percentuale delle gemme posteriori è assai più elevata nei lotti sperimentali. Così pure è assai più elevata la percentuale delle gemme sinistre posteriori sul totale delle gemme posteriori. In alcuni individui delle serie sperimentali, che sono segnalati nella Tabella 6 a, si è avuta la formazione di 3 gemme sullo stesso lato (Fig. 3, *5* e *6*). Ciò non si è mai verificato nei controlli.

Oltre ai poteri blastogenetici gli esperimenti hanno aumentato le capacità di sviluppo delle gemme. Come si è visto, nella serie di controllo un gran numero di gemme si arrestano ad un determinato stadio e successivamente regrediscono. Tale fatto si è verificato in misura molto minore nelle serie sperimentali, come si può vedere dalla stessa Tabella 7. Così ad es. in esse tutte le gemme sinistre anteriori non estirpate sono giunte alla maturazione,

Tabella 7. — *Gemme posteriori nella serie di controllo e nelle prime 3 serie sperimentali (nella serie di controllo sono state prese in considerazione le sole gemme prodotte dagli individui anteriori di destra).*

Serie	N° totale gemme	N° gemme posteriori			% gemme posteriori sinistre	N° gemme posteriori degenerate agli stadi 1-6		
		destre	sinistre	Totale		destre	sinistre	Totale
Controlli	323	48	9	57 (*17.64*%)	*15.78*	36	5	41 (*71.92*%)
1ª serie sper.	188	42	26	68 (*36.17*%)	*38.23*	3	5	8 (*11.76*%)
2ª serie sper.	160	35	25	60 (*37.50*%)	*41.66*	5	3	8 (*13.33*%)
3ª serie sper.	166	38	26	64 (*38.55*%)	*40.62*	7	4	11 (*17.18*%)

poiché anche quelle gemme del 3° lotto che si trovavano ormai in condizioni di atrofia hanno ripreso il loro sviluppo dopo la rimozione della gemma controlaterale (Fig. 4, *8*, *11* e *15*).

In conclusione questi risultati dimostrano chiaramente che per via sperimentale si può diminuire in misura molto notevole la forte differenza di poteri blastogenetici rilevabile nei controlli fra lato destro e lato sinistro dello zooide e la forte differenza di capacità di sviluppo rilevabile fra gemme

anteriori e gemme posteriori e fra gemme di destra e gemme di sinistra. Vengono notevolmente esaltati i poteri blastogenetici dello zooide, che tende a produrre il numero massimo di gemme, e tutte le gemme comparse presentano maggiori capacità di proseguire il loro sviluppo.

Come si è detto, non vi sono differenze significative fra i poteri blastogenetici dei 3 lotti sperimentali. I primi 2 esperimenti, con cui ci si proponeva di stimolare i poteri blastogenetici di un lato mediante l'asportazione del disco gemmante dell'altro lato, non hanno dato risultati sostanzialmente differenti da quelli del 3° esperimento. In effetti l'estirpazione delle gemme a questi primi stadi dello sviluppo è risultata spesso incompleta e le gemme venivano rigenerate (e l'operazione veniva allora ripetuta il giorno seguente), per cui questo primo intervento non poteva avere effetti sul lato contrapposto. Pertanto in tutte e 3 le serie è risultata determinante, ai fini dell'aumento dei poteri blastogenetici, la condizione comune per cui gemmava un solo individuo per generazione.

3. *I poteri blastogenetici della 4ª serie sperimentale.* — In questo esperimento un'unica gemma per generazione veniva lasciata sviluppare fino allo stadio 8 e poi estirpata a sua volta. In molti casi una delle gemme atrofiche non asportate o una delle gemme asportate incompletamente riprendeva lo sviluppo (Fig. 4, *12-13*) e giungeva alla maturità, quando il genitore era ormai regredito da tempo (Fig. 3, *7*). I poteri blastogenetici di queste gemme a sviluppo tardivo erano notevolmente ridotti. Su un totale di 113 gemme vi sono state 8 sole gemme posteriori (7,07 %). In 5 individui è stata sicuramente riscontrata la comparsa di una sola gemma, ciò che non si è mai verificato nella serie di controllo, neppure per gli oozooidi.

In questo esperimento furono ottenuti molti individui con « *situs inversus viscerum* », di cui verrà detto più avanti. Qui interessa ricordare che l'inversione, oltre che i visceri interessava anche i poteri blastogenetici dei due lati: in tutti gli individui a « *situs inversus viscerum* » infatti le gemme sinistre presentavano maggiore vitalità delle destre e se essi producevano una sola o 3 gemme, essa o 2 di esse si trovavano a sinistra (Fig. 4, *10* e *14*).

4. *Poteri regolativi e rigenerativi delle gemme.* — Le osservazioni condotte sulle colonie della serie di controllo hanno mostrato che molte gemme, incapaci di svilupparsi, possono persistere per lungo tempo in condizioni di atrofia allo stadio di semplice vescicola. L'atrofia non è dovuta a incapacità intrinseche di sviluppo, ma è piuttosto il risultato di una competizione fra le gemme di uno stesso individuo. Le gemme atrofiche sono infatti in grado di riprendere lo sviluppo qualora vengano estirpate le gemme sorelle.

Particolarmente illustrativi sono i risultati del 4° esperimento. Nelle colonie di questa serie, l'unico individuo superstite di ciascuna generazione,

per le condizioni difficili in cui si svolgeva il suo sviluppo, dava in genere 2 sole gemme, una delle quali per lo più non andava oltre lo stadio 3. Ma essa assai spesso riprendeva il suo sviluppo, anche dopo molti giorni di atrofia, non appena veniva rimossa la gemma sorella. Tale fatto si è verificato in una quarantina di casi. Spesso le dimensioni della gemma si erano estremamente ridotte, e alla ripresa dello sviluppo essa impiegava qualche tempo per ricostituirsi a vescicola di dimensioni normali, nella quale solo allora cominciavano i processi dell'organogenesi.

Lo stesso fenomeno si è verificato nel 3° esperimento per alcune gemme di sinistra e per molte gemme posteriori che riprendevano a svilupparsi dopo l'asportazione delle gemme destre o rispettivamente delle gemme anteriori.

In tutti e 4 gli esperimenti in molti casi l'asportazione delle gemme è risultata incompleta. Ciò è avvenuto specialmente nel 1° esperimento, in cui al momento dell'operazione le gemme non si erano ancora segregate dalla parete del genitore e riusciva perciò difficile asportare l'intero disco gemmante. In questi casi i frammenti rimasti in situ rigeneravano le gemme. In 13 casi nel 1° esperimento e in un caso nel 2°, dalla gemma asportata incompletamente si sono ricostituite 2 gemme.

Particolarmente interessante appare il fatto che anche frammenti di gemme, le quali al momento dell'asportazione erano molto avanti nello sviluppo, erano in grado di rigenerare. Essi dapprima ricostituivano una vescicola, corrispondente allo stadio 3, e in questa si ripeteva poi l'organogenesi che ridava un individuo normale capace di maturare. Questo fatto si è verificato in una decina di gemme della 4ª serie sperimentale (Fig. 4, *12 - 13*), asportate quando erano giunte allo stadio 8, e in qualche gemma posteriore delle altre serie asportata allo stadio 7.

4. *Estensione e durata dei poteri blastogenetici.* — Come si è detto, l'estirpazione delle gemme ha spesso indotto la ripresa dello sviluppo in gemme

---

Fig. 3. — *Tutte le colonie sono state fotografate dalla faccia ventrale, e pertanto nelle foto le posizioni destra e sinistra risultano invertite.*
1-4 : serie di controllo. 1 : sistema di 7 zooidi di 4ª generazione, ciascuno con 2 gemme di 5ª generazione. (Gemme di 6ª generazione non visibili). 2 : sistema di 6 zooidi, di cui 2 in regressione anticipata. 3 : i 5 zooidi della generazione più vecchia (a) sono in avanzata degenerazione ; ciascuno di essi porta un'unica gemma a destra (b), che sta per passare alla maturità funzionale. 4 : colonia allo stadio 9/8/3. Adulto di 3ª generazione (a), 3 gemme di 4ª generazione (b), di cui le due anteriori portano ciascuna 3 gemme e la posteriore 2 gemme di 5ª generazione (c).
5 : 1ª serie sperimentale. Zooide in regressione (a), la cui gemma destra (b) porta a sua volta 4 gemme (c), di cui 3 sul lato sinistro.
6 : 2ª serie sperimentale. Lo zooide adulto porta sul lato destro 3 gemme.
7 : 4ª serie sperimentale. Lo zooide della generazione più vecchia (a) è alla fine della regressione ; la sua gemma (b) è appena giunta allo stadio 8′.

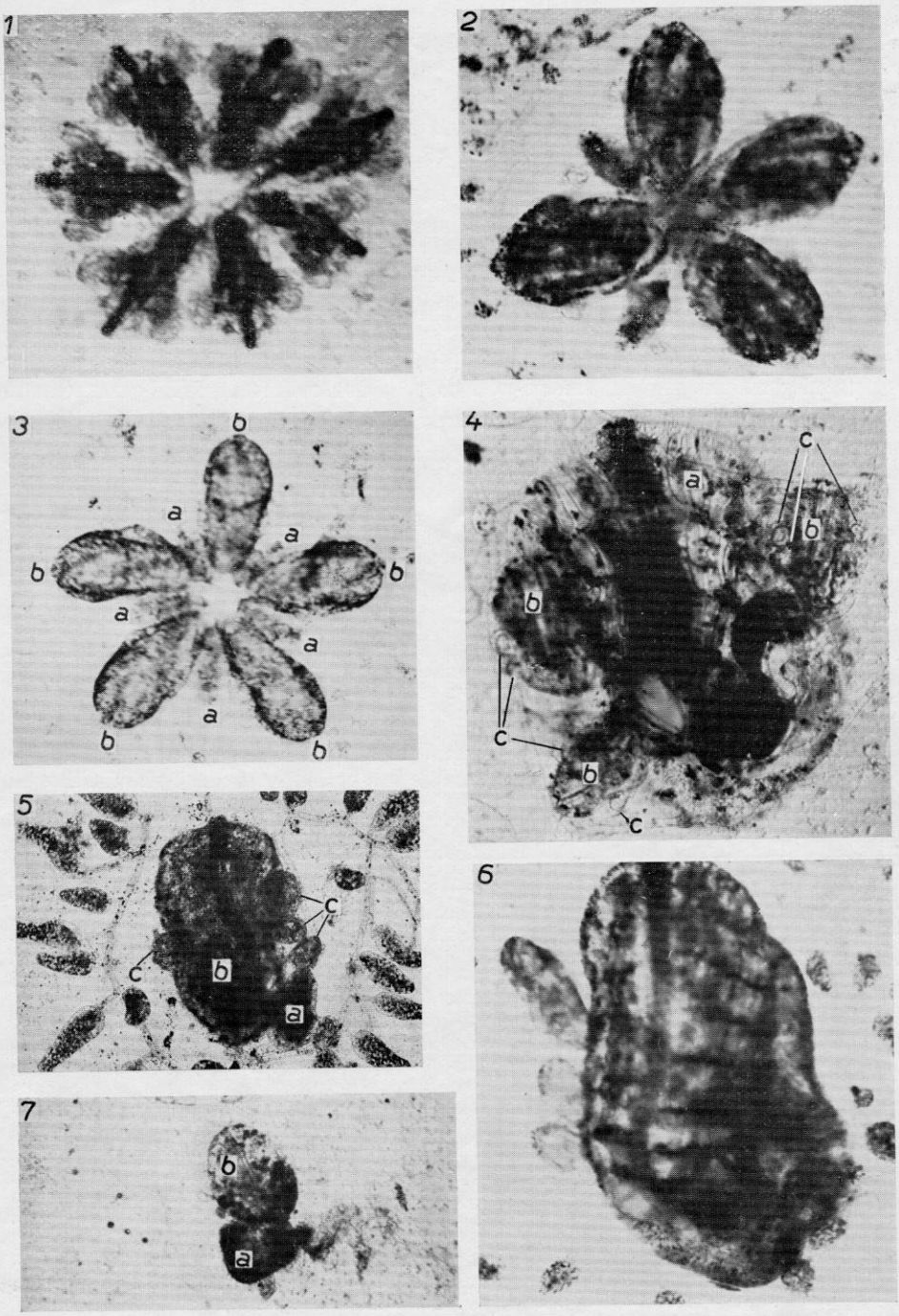

Fig. 3.

atrofiche, o lo sdoppiamento di gemme non ancora del tutto segregate dalla parete del genitore, o la rigenerazione di gemme asportate incompletamente, ma in nessun caso è stata constatata con sicurezza la formazione ex novo di gemme da parte del genitore. I poteri blastogenetici dello zooide sembrano dunque esaurirsi nella segregazione bilaterale del disco gemmante. E pertanto essi sembrano strettamente localizzati nello spazio e nel tempo. Si deve tuttavia considerare tale questione ancora aperta. Il problema va ristudiato con tecniche più appropriate.

5. *Polarità e bilateralità nelle gemme.* « *Situs inversus viscerum* ». — Nei botrilli, come nelle altre specie in cui le gemme restano costantemente connesse al genitore, gli assi antero-posteriore e dorsoventrale delle gemme sono costantemente paralleli a quelli del genitore, e si deve ritenere che siano da esso determinati. Lo stesso avviene per l'asse perlaterale (BERRILL, 1935 a, 1941 a).

Nel 4° esperimento sono comparsi molti individui con « *situs inversus viscerum* ». In essi il tubo digerente era posto alla destra della branchia e il cuore a sinistra della linea mediana (Fig. 4, *10* e *14*; cfr. con Fig. 4, *12* e *13* e Fig. 3, *4*) e il lato sinistro presentava poteri blastogenetici maggiori di quello destro. Si è dunque verificata l'inversione dell'asse destra-sinistra. Questo fenomeno è stato più ampiamente descritto e discusso in altro lavoro (1956 c). Qui viene riassunto nei punti principali.

L'inversione del « *situs viscerum* » è stata riscontrata in una trentina di casi, cioè in oltre il 30 % degli individui in esperimento (Tabella 8). Per la maggior parte di essi tuttavia si è trattato della ripetizione di una condi-

---

Fig. 4. — *Tutte le colonie sono state fotografate dalla faccia ventrale, e pertanto nelle foto le posizioni destra e sinistra risultano invertite.*
8-9 : 2ª serie sperimentale. Due aspetti di una stessa colonia fotografati a distanza di 24 ore. In 8 coesistenza di 4 generazioni, di cui la più vecchia (a) sta per entrare in regressione, la 2ª (b) è appena maturata, la 3ª (c) è allo stadio 8 e la 4ª (d) allo stadio 5. In 9 coesistenza di 5 generazioni : *a* e *b* in regressione, *c* allo stadio 8 e *d* allo stadio 7 (la 5ª generazione, allo stadio 1, non è visibile).
10 : 4ª serie sperimentale. Uno zooide di 3ª generazione con « *situs inversus viscerum* » : *e* = endostilo, sulla linea mediana ; *i* = intestino alla destra di questa ; *g* = l'unica gemma sviluppatasi, sul lato sinistro.
11 : 3ª serie sperimentale. La generazione più vecchia (a) in regressione ; la 2ª generazione (b) è appena maturata ; la 3ª (c), allo stadio 8, porta gemme (d) allo stadio 7. (La 5ª generazione allo stadio 1 non è visibile).
12-13 : 4ª serie sperimentale. Due aspetti di una stessa colonia a distanza di 48 ore. In 12 allo zooide adulto è stata appena asportata la gemma destra che aveva raggiunto lo stadio 8′ ; in 13 si è rigenerata la gemma destra (g) in forma di vescicola (stadio 3 dello sviluppo normale).
14 : 4ª serie sperimentale. Uno zooide di 4ª generazione con « *situs inversus viscerum* ». *e* = endostilo sulla linea mediana ; *i* = intestino alla destra di questa ; *g* = l'unica gemma sviluppatasi, sul lato sinistro.
15 : 2ª serie sperimentale. Uno zooide di 3ª generazione con un'unica gemma superstite sul lato sinistro, in seguito all'asportazione della gemma destra (cfr. anche 8 e 11).

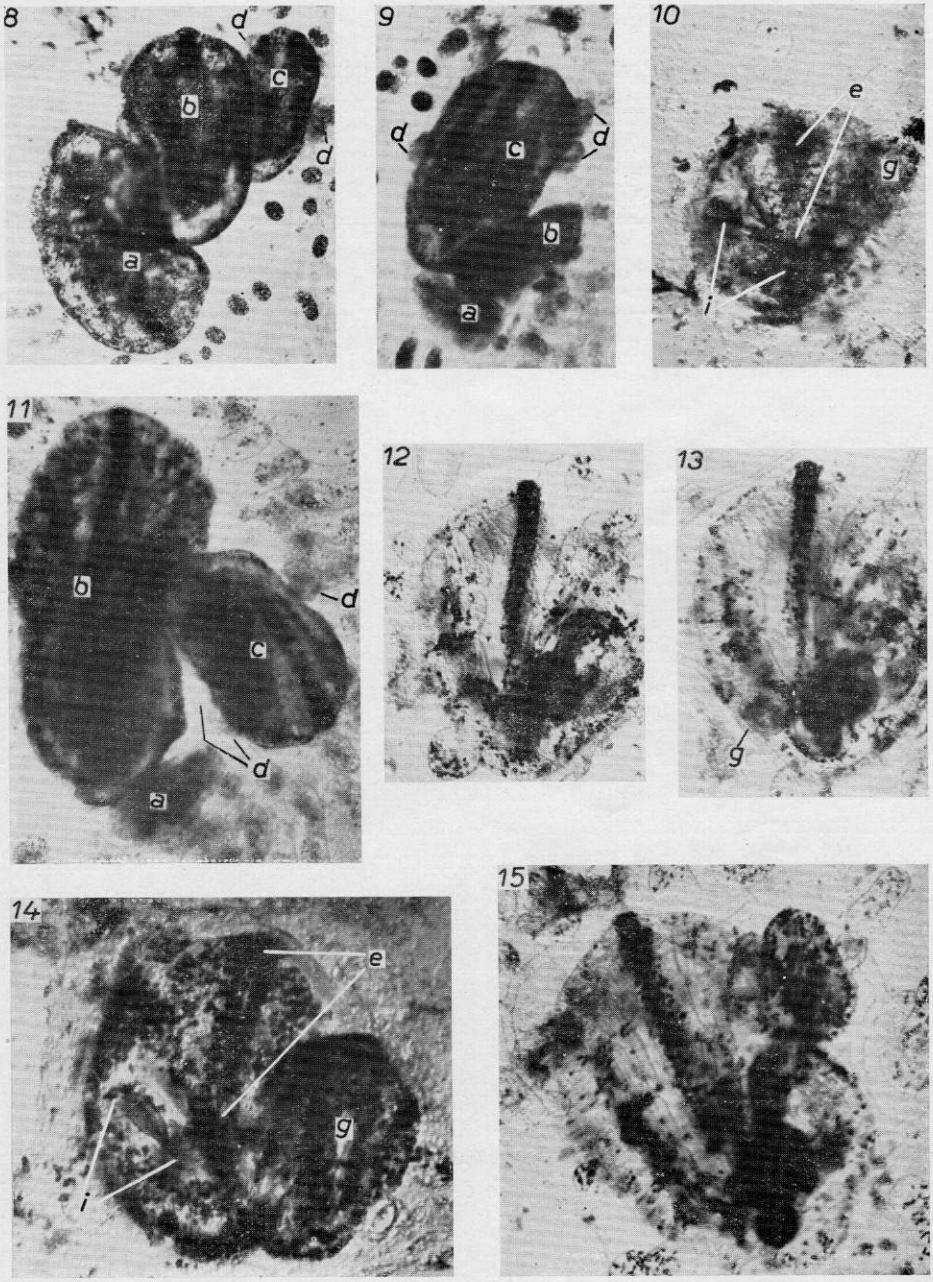

Fig. 4.

zione già presente nei genitori. Infatti una volta che il « *situs inversus* » si è stabilito in una colonia, esso tende a perpetuarsi nelle successive generazioni.

« *Situs viscerum* » diverso da quello dei genitori (comparsa del « *situs inversus* » in gemme con genitore a « *situs* » normale, e ritorno al « *situs* »

TABELLA 8. — « *Situs viscerum* » *delle gemme in rapporto al* « *situs viscerum* » *e alle condizioni di funzionalità dei genitori.*

« Situs viscerum » dei genitori	genitori funzionanti		genitori in regressione	
	gemme a « situs viscerum » normale	gemme a « situs viscerum » invertito	gemme a « situs viscerum » normale	gemme a « situs viscerum » invertito
normale	37	—	24	8
invertito	—	17	4	4

normale in gemme con genitori a « *situs inversus* ») si è manifestato soltanto in 12 gemme nelle quali l'organogenesi era avvenuta quando il genitore era ormai in regressione, e cioè verosimilmente al di fuori dell'influenza di questo. Ma come si può osservare nella Tabella, anche in queste condizioni la maggioranza delle gemme si è sviluppata con « *situs viscerum* » normale.

Sulla determinazione del « *situs viscerum* » sembra perciò che si debba concludere in questo modo : *a*) il « *situs viscerum* » delle gemme è rigidamente condizionato da quello dei genitori in tutti i casi in cui questi sono funzionanti ; *b*) quando lo sviluppo delle gemme avviene durante la disintegrazione del genitore e quindi è sottratto all'influenza del genitore, le gemme mostrano un notevole grado di bipotenzialità nei confronti delle 2 condizioni possibili del sito dei visceri, normale o invertito, sebbene tendano a realizzare più frequentemente la condizione sito normale. Sembra dunque questo un esempio di determinazione di un carattere mediante una « doppia assicurazione », in cui solo uno dei fattori, l'influenza del genitore, ha un valore assoluto.

II. L'ACCRESCIMENTO

BERRILL (1941 b, c, 1947) ha messo in evidenza un progressivo aumento delle dimensioni finali delle gemme e degli adulti nelle successive generazioni di ciascuna colonia, determinato dal progressivo aumento delle dimensioni iniziali degli abbozzi delle gemme. Qui verranno considerati altri fattori che regolano l'accrescimento, in particolare i rapporti competitivi fra gemme di uno stesso individuo e fra generazioni coesistenti nella colonia. La loro influenza si manifesta essenzialmente sugli ultimi stadi dello sviluppo.

1. *L'accrescimento nella serie di controllo e nelle prime 3 serie sperimentali.* — Verrà fatto un confronto su 2 misure del diametro massimo delle gemme prese rispettivamente all'inizio dello stadio 8 (stadio 8′) e alla fine di esso e su 2 misure degli individui adulti prese rispettivamente al momento in cui le colonie giungevano allo stadio 9/8′/2 e quando gli adulti giungevano alla fine dello stadio 9. La seconda misura delle gemme e la seconda misura degli adulti corrispondono alle ultime misure prese prima che si verificasse rispettivamente il passaggio alla maturità funzionale e l'inizio della regressione e precedono tali fasi dello sviluppo di meno di 24 ore, dato che le osservazioni e le misurazioni venivano fatte giornalmente.

In tutti gli stadi di sviluppo si riscontra, in linea generale, che le gemme di sinistra presentano dimensioni minori di quelle di destra e quelle posteriori dimensioni più piccole di quelle anteriori (Fig. 3, *4-6*). In parte ciò è certamente dovuto al fatto che gemme di destra e gemme anteriori sono in leggero anticipo di sviluppo rispetto a quelle di sinistra e a quelle posteriori. E pertanto nella serie di controllo, in ciascuna generazione, sono state prese in considerazione le dimensioni delle sole gemme destre anteriori, che vengono confrontate con quelle dell'unica gemma presente nelle colonie delle serie sperimentali.

I dati sull'accrescimento delle gemme allo stadio 8 iniziale e allo stadio 8 finale sono riportati nella Tabella 9 a e quelli relativi all'accrescimento degli individui adulti nella Tabella 9 b. In base ad essi sono stati costruiti i grafici della Fig. 5. I risultati dell'elaborazione statistica dei dati sono stati raccolti nelle Tabelle 9 c e 9 d; sono stati omessi quelli che l'esame della Fig. 5 rende superflui. Poiché, per cause che verranno precisate in seguito, nelle colonie si verificano talora delle modificazioni del ritmo normale di sviluppo, non sempre è stato possibile sorprendere e misurare allo stadio voluto gli individui di tutte le colonie e per es. alla 7ª generazione non è stato raccolto un numero sufficiente di dati.

Nella serie di controllo, per ciascuno dei 4 stadi considerati, l'analisi della varianza mostra differenze statisticamente significative di accrescimento nell'ambito delle generazioni dalla 2ª alla 6ª. Ciò conferma la tendenza all'aumento delle dimensioni degli individui col passare delle generazioni, già segnalata da Berrill. Lo stesso fenomeno si riscontra anche nei 3 lotti sperimentali, meno che per lo stadio 8′ del 1º e 3º lotto.

Per ciascuno degli stadi considerati l'accrescimento è stato maggiore nelle serie sperimentali rispetto ai controlli (Fig. 5 e Tabella 9 d). Le differenze complessive d'accrescimento dalla 2ª alla 6ª generazione fra controlli e ciascun lotto sperimentale sono altamente significative. A livello delle singole generazioni invece differenze significative rispetto ai controlli si osservano, allo stadio 8 iniziale, soltanto nella 3ª generazione del 1º lotto. Per quanto riguarda gli altri stadi, differenze significative rispetto ai controlli si hanno : nel 1º lotto, allo stadio 8 finale e allo stadio 9/8′/2, solo in alcune

TABELLA 9 a. — *Dimensioni medie (± errore della media) delle gemme (*) all'inizio e alla fine dello stadio 8 nella serie di controllo e nelle prime 3 serie sperimentali. Fra parentesi i valori logaritmici.*

Serie	Stadio 8 iniziale					Stadio 8 finale				
	2ª gen.	3ª gen.	4ª gen.	5ª gen.	6ª gen.	2ª gen.	3ª gen.	4ª gen.	5ª gen.	6ª gen.
Controlli										
N° individui	3	14	20	29	46	6	13	19	28	29
media	*19,666 ± 2,027*	*21,500 ± 0,453*	*22,750 ± 0,896*	*25,896 ± 0,626*	*23,826 ± 0,490*	*44,333 ± 3,242*	*40,615 ± 2,818*	*50,052 ± 1,991*	*48,785 ± 1,610*	*45,724 ± 1,362*
	(1,288 ± 0,045)	(1,330 ± 0,009)	(1,350 ± 0,016)	(1,409 ± 0,010)	(1,372 ± 0,009)	(1,640 ± 0,030)	(1,596 ± 0,029)	(1,692 ± 0,017)	(1,681 ± 0,014)	(1,654 ± 0,012)
1ª serie sperim.										
N° individui	9	10	7	8	3	7	11	9	5	3
media	*22,555 ± 0,785*	*24,900 ± 1,393*	*25,428 ± 1,494*	*28,125 ± 1,493*	*25,666 ± 3,480*	*43,857 ± 6,128*	*53,909 ± 4,785*	*82,290 ± 8,012*	*85,892 ± 11,204*	*82,680 ± 17,621*
	(1,350 ± 0,015)	(1,389 ± 0,024)	(1,400 ± 0,025)	(1,444 ± 0,023)	(1,401 ± 0,058)					
2ª serie sperim.										
N° individui	7	9	7	9	5	9	9	7	7	9
media	*19,142 ± 0,594*	*23,000 ± 0,849*	*25,142 ± 1,370*	*24,777 ± 1,151*	*24,600 ± 1,208*	*36,111 ± 2,333*	*49,000 ± 4,687*	*65,285 ± 7,887*	*68,714 ± 5,896*	*73,333 ± 4,567*
	(1,280 ± 0,013)	(1,359 ± 0,015)	(1,395 ± 0,025)	(1,389 ± 0,019)	(1,388 ± 0,022)					
3ª serie sperim.										
N° individui	7	9	8	7	7	6	9	7	8	3
media	*22,000 ± 0,899*	*23,222 ± 1,115*	*24,875 ± 2,125*	*27,285 ± 1,961*	*24,285 ± 1,062*	*41,166 ± 4,347*	*57,111 ± 5,271*	*66,000 ± 5,717*	*79,500 ± 7,291*	*75,666 ± 17,647*
	(1,339 ± 0,018)	(1,361 ± 0,020)	(1,384 ± 0,035)	(1,428 ± 0,031)	(1,382 ± 0,019)					

(*) indicate in unità del micrometro oculare, ognuna corrispondente a μ 17,5.

TABELLA 9 b. — *Dimensioni medie (*) degli zooidi adulti allo stadio 9/8′ e alla fine dello stadio 9 nella serie di controllo e nelle prime 3 serie sperimentali. Fra parentesi sono indicati i valori logaritmici.*

Serie	Stadio 9/8′					Stadio 9 finale				
	2ª gen.	3ª gen.	4ª gen.	5ª gen.	6ª gen.	2ª gen.	3ª gen.	4ª gen.	5ª gen.	6ª gen.
Controlli										
N° individui	14	18	24	28	30	14	16	23	28	30
media	*59,285 ± 3,429* (1,764 ± 0,023)	*72,333 ± 3,149* (1,851 ± 0,019)	*78,541 ± 2,421* (1,889 ± 0,013)	*70,142 ± 2,075* (1,840 ± 0,012)	*83,033 ± 3,148* (1,910 ± 0,015)	*61,857 ± 4,120*	*77,187 ± 3,581*	*82,434 ± 2,944*	*75,464 ± 2,351*	*88,537 ± 4,005*
1ª serie sperim.										
N° individui	9	9	9	5	3	8	9	9	7	5
media	*77,000 ± 5,467*	*104,058 ± 5,442*	*110,047 ± 7,571*	*107,466 ± 14,329*	*91,440 ± 14,180*	*87,875 ± 6,368*	*114,986 ± 6,430*	*131,161 ± 5,292*	*129,610 ± 5,448*	*120,692 ± 15,569*
2ª serie sperim.										
N° individui	8	10	9	7	8	8	9	8	6	8
media	*65,250 ± 2,588* (1,811 ± 0,017)	*77,000 ± 4,995* (1,877 ± 0,029)	*82,222 ± 4,988* (1,908 ± 0,026)	*102,030 ± 5,630* (2,004 ± 0,023)	*101,848 ± 3,923* (2,005 ± 0,016)	*66,875 ± 3,237*	*80,111 ± 5,798*	*91,183 ± 5,776*	*109,563 ± 6,443*	*107,766 ± 5,537*
3ª serie sperim.										
N° individui	8	7	9	4	6	7	8	8	6	5
media	*71,375 ± 4,504*	*96,091 ± 6,861*	*108,873 ± 7,885*	*131,487 ± 3,757*	*127,371 ± 10,977*	*80,142 ± 4,416*	*109,173 ± 7,689*	*131,321 ± 6,639*	*147,318 ± 6,542*	*154,488 ± 3,992*

(*) indicate in unità del micrometro oculare, ognuna corrispondente a μ 17,5.

generazioni e, nell'ultimo stadio, costantemente a partire dalla 3ª generazione; nel 2º lotto, per tutti e 3 gli stadi, vi sono differenze significative nelle ultime 2 generazioni, e nel 3º lotto in tutte le generazioni, meno che nella 6ª generazione allo stadio 8 finale.

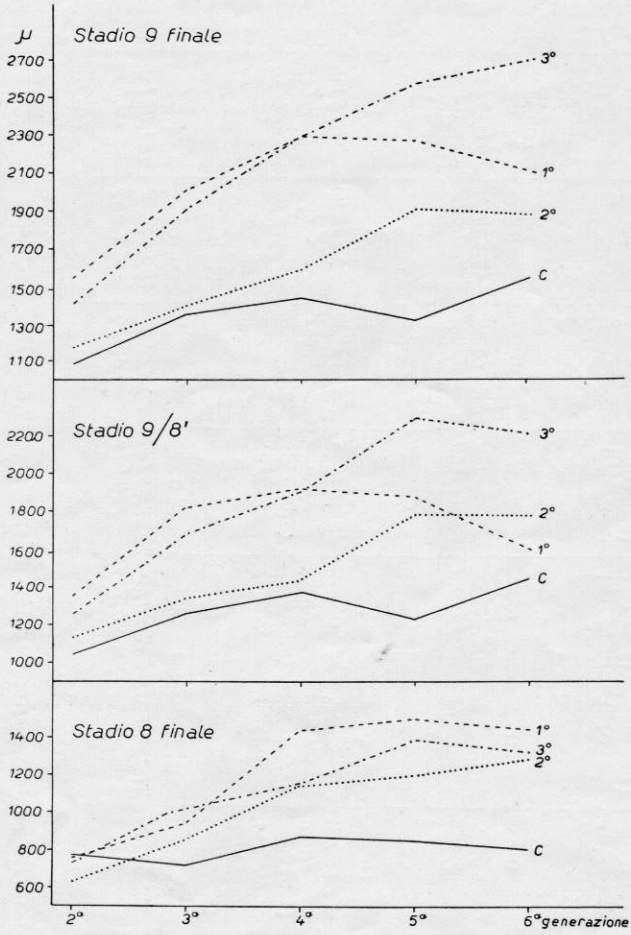

Fig. 5. — Andamento dell'accrescimento delle gemme e degli zooidi adulti nella serie di controllo (C) e nelle prime 3 serie sperimentali (1º, 2º, 3º). Sulle ordinate il diametro massimo degli individui in μ.

Complessivamente dunque le differenze rispetto ai controlli aumentano con il progredire degli stadi di sviluppo. Ciò è comprensibile se si considera che nelle colonie dei lotti sperimentali, nei quali veniva lasciata maturare un'unica gemma per generazione, questa usufruiva da sola di tutti i prodotti della degenerazione del genitore, che rappresentano un'importante sorgente di nutrimento, e una volta maturata per lungo tempo doveva nutrire una unica gemma della generazione successiva.

Certamente tuttavia le maggiori dimensioni finali delle gemme e degli individui adulti delle serie sperimentali dipesero anche dalla più lunga durata degli stadi 8 e 9 negli individui di tali serie rispetto a quella dei controlli. Nelle serie sperimentali cioè gli individui hanno usufruito di un periodo più lungo di accrescimento. Su tale fatto ritorneremo più avanti.

Anche fra le serie sperimentali, in ciascuno degli stadi considerati, si osservano differenze di accrescimento statisticamente significative. Come si può vedere in Fig. 3, negli ultimi stadi il 3º esperimento ha dato un rendimento maggiore di quello degli altri. Ciò è probabilmente dovuto al fatto

TABELLA 9 c. — *Differente accrescimento, nelle generazioni dalla 2ª alla 6ª, delle gemme e degli adulti delle varie serie (analisi della varianza).*

Serie	Causa variazione	gradi libertà	divianza	varianza	F	P
STADIO 8 INIZ.						
Controlli	entro generazioni	107	1.185,216	11,076	6,20	< 0,001
	fra generazioni	4	274,749	68,677		
	Totale	111	1.459,965			
1ª *serie sperim.*	entro generazioni	32	510,380	15,949	2,08	0,20-0,10
	fra generazioni	4	133,296	33,324		
	Totale	36	643,676			
2ª *serie sperim.*	entro generazioni	32	270,472	8,452	5,13	0,01-0,001
	fra generazioni	4	173,637	43,409		
	Totale	36	444,109			
3ª *serie sperim.*	entro generazioni	33	585,289	17,736	1,70	0,20-0,10
	fra generazioni	4	112,527	28,131		
	Totale	37	697,816			
STADIO 8 FINALE						
Controlli (valori logaritmici)	entro generazioni	90	0,561	0,0062	3,50	0,05-0,01
	fra generazioni	4	0,087	0,0217		
	Totale	94	0,648			
STADIO 9/8′						
1ª *serie sperim.*	entro generazioni	30	13.721,506	457,383	3,37	0,05-0,01
	fra generazioni	4	6.182,782	1545,695		
	Totale	34	19.904,288			

che in esso le gemme venivano estirpate quando si erano ormai ben segregate dal genitore, il quale quindi non veniva ferito nell'operazione.

2. *L'accrescimento nella 4ª serie sperimentale.* — In questa serie non sono state fatte osservazioni sistematiche sull'accrescimento. I pochi dati disponibili, confrontati con quelli della serie di controllo (Tabella 10), sono tuttavia sufficienti a mettere in evidenza come le gemme e gli individui adulti che si sviluppano a partire da condizioni di atrofia o per rigenerazione di

gemme asportate incompletamente raggiungono dimensioni minori del normale. Il fatto è perfettamente comprensibile qualora si pensi che tali individui hanno percorso buona parte del loro sviluppo in presenza di genitori che, ormai alla fine del loro ciclo vitale, non erano più in condizioni di funzionalità.

TABELLA 9 d. — *Differente accrescimento delle gemme e degli adulti nei vari lotti, nelle generazioni dalla 2ª alla 6ª (analisi della varianza).*

Lotti	Causa variazione	gradi libertà	devianza	varianza		F		P
STADIO 8 INIZ. *i 3 lotti sperim.* (valori logaritmici)	Totale	111	0,56747					
	fra sottogenerazioni	14	0,15330	0,01095	Vs			
	residua	97	0,41417	0,00426	Vr	Vs/Vr	*2,56*	0,01–0,001
	fra lotti	2	0,22775	0,11387	Vl	Vl/Vr	*26,67*	< 0,001
	fra generazioni	4	0,36745	0,09186	Vg	Vg/Vr	*21,51*	» »
Controlli e 1º lotto sperim. (valori logaritmici)	Totale	148	0,70636					
	fra sottogenerazioni	9	0,14798	0,01644	Vs			
	residua	139	0,55838	0,00401	Vr	Vs/Vr	*4,09*	< 0,001
	fra lotti	1	0,06473	0,06473	Vl	Vl/Vr	*16,11*	» »
	fra generazioni	4	0,28694	0,07173	Vg	Vg/Vr	*17,85*	» »
Controlli e 2º lotto sperim. (valori logaritmici)	Totale	148	0,66095					
	fra sottogenerazioni	9	0,16024	0,01780	Vs			
	residua	139	0,50070	0,00360	Vr	Vs/Vr	*4,94*	< 0,001
	fra lotti	1	0,09193	0,09193	Vl	Vl/Vr	*25,52*	» »
	fra generazioni	4	0,17829	0,04457	Vg	Vg/Vr	*12,37*	» »
Controlli e 3º lotto sperim. (valori logaritmici)	Totale	149	0,71111					
	fra sottogenerazioni	9	0,12652	0,01405	Vs			
	residua	140	0,58458	0,00417	Vr	Vs/Vr	*3,36*	< 0,001
	fra lotti	1	0,11560	0,11560	Vl	Vl/Vr	*27,69*	» »
	fra generazioni	4	0,27219	0,06804	Vg	Vg/Vr	*16,29*	» »
STADIO 8 FINALE *i 3 lotti sperim.*	Totale	108	55329,363					
	fra sottogenerazioni	14	25907,439	1850,531	Vs			
	residua	94	29421,924	312,999	Vr	Vs/Vr	*5,91*	< 0,001
	fra lotti	2	2124,668	1062,334	Vl	Vl/Vr	*3,39*	0,05–0,01
	fra generazioni	4	21711,804	5427,951	Vg	Vg/Vr	*17,34*	< 0,001
Controlli e 3º lotto sperim. (valori logaritmici)	Totale	127	1,701					
	fra sottogenerazioni	9	0,712	0,0791	Vs			
	residua	118	0,989	0,0083	Vr	Vs/Vr	*9,44*	< 0,001
	fra lotti	1	0,572	0,5720	Vl	Vl/Vr	*68,34*	» »
	fra generazioni	4	0,439	0,1098	Vg	Vg/Vr	*13,11*	» »
STADIO 9/8′ *Controlli e 2º lotto sperim.* (valori logaritmici)	Totale	155	1,377					
	fra sottogenerazioni	9	0,549	0,0610	Vs			
	residua	146	0,828	0,0056	Vr	Vs/Vr	*10,75*	» »
	fra lotti	1	0,246	0,2460	Vl	Vl/Vr	*43,44*	» »
	fra generazioni	4	4,577	1,1443	Vg	Vg/Vr	*201,79*	» »

TABELLA 10. — *Dimensioni medie* (*) *delle gemme e degli adulti nella serie di controllo e nella 4ª serie sperimentale.*

Serie	Stadio 8 iniz.		Stadio 8 finale		Stadio 9/8′		Stadio 9 finale	
	2ª gen.	3ª gen.	2ª gen.	3ª gen.	2ª gen.	3ª gen.	2ª gen.	3ª gen.
Controlli								
N° individui	3	—	6	13	14	—	14	16
media	*19,666 ± 2,027*		*44,333 ± 3,242*	*40,615 ± 2,818*	*59,285 ± 3,429*		*61,857 ± 4,120*	*77,187 ± 3,581*
4ª serie sperim.								
N° individui	7	—	7	5	5	—	4	4
media	*16,000 ± 0,816*		*24,857 ± 1,404*	*25,000 ± 2,684*	*44,000 ± 2,259*		*46,500 ± 2,020*	*53,000 ± 2,857*

(*) in unità del micrometro oculare, ognuna corrispondente a μ 17,5.

III. DURATA DI ALCUNI STADI DI SVILUPPO E DEL CICLO VITALE

È già stato dimostrato (SABBADIN, 1955) che la durata del ciclo vitale degli zooidi allevati in laboratorio nelle stesse condizioni può variare entro limiti piuttosto ampi. In questo fenomeno sono essenzialmente interessati gli stadi 8 e 9 : varia cioè il periodo di tempo che intercorre fra la fine dell'organogenesi nella gemma e il suo passaggio alla maturità funzionale, e varia il periodo di tempo durante il quale lo zooide adulto persiste in condizioni di funzionalità prima di regredire. La maturazione delle gemme è di norma condizionata dalla regressione dei genitori : quando in condizioni di sofferenza quest'ultima si verifica in anticipo, viene anticipata anche la maturazione della generazione successiva. Così non di rado nelle colonie si presentano situazioni esprimibili con le formule 0/9/3-5, che indicano la coesistenza di 2 sole generazioni in luogo delle 3 abituali : regredita la generazione più vecchia, la successiva è maturata prima che la più giovane giungesse a gemmare.

Gli esperimenti eseguiti forniscono in proposito ulteriori dati.

La durata degli stadi 8 e 9 e quella del ciclo vitale nel suo complesso sono state seguite in tutte le serie nelle successive generazioni. Ciò è stato reso possibile dall'impiego di una stanza termostatica, nella quale per un periodo di circa 3 mesi la temperatura si è mantenuta costantemente sui 19°. Il 4° esperimento, che fu iniziato un po' più tardi degli altri e nel quale il ricambio delle generazioni fu particolarmente lento, ha richiesto un tempo notevolmente maggiore, per cui solo le osservazioni compiute su poche generazioni sono comparabili con quelle compiute sulle altre serie.

Le osservazioni, seriate di 24 in 24 ore, hanno permesso di valutare il passaggio da uno stadio di sviluppo al successivo con l'approssimazione di

TABELLA 11 a. — *Durata media degli stadi 8 e 9 nelle varie generazioni della serie di controllo e delle serie sperimentali, in valori logaritmici. Fra parentesi durata reale in giorni.*

Serie	Stadio 8						Stadio 9				
	2ª gen.	3ª gen.	4ª gen.	5ª gen.	6ª gen.	7ª gen.	2ª gen.	3ª gen.	4ª gen.	5ª gen.	6ª gen.
Controlli											
N° individui	8	12	15	14	14	11	15	14	14	14	11
media	*0,357 ± 0,046* (2,375 ± 0,279)	*0,409 ± 0,036* (2,666 ± 0,216)	*0,433 ± 0,029* (2,800 ± 0,174)	*0,394 ± 0,026* (2,535 ± 0,143)	*0,383 ± 0,031* (2,500 ± 0,173)	*0,381 ± 0,038* (2,500 ± 0,202)	*0,653 ± 0,022* (4,60)	*0,702 ± 0,010* (5,07)	*0,644 ± 0,011* (4,42)	*0,657 ± 0,020* (4,60)	*0,638 ± 0,023* (4,40)
1ª serie sperimentale											
N° individui	12	11	11	12	11	5	12	11	11	11	6
media	*0,421 ± 0,037* (2,75)	*0,477 ± 0,049* (3,18)	*0,632 ± 0,025* (4,36)	*0,628 ± 0,044* (4,45)	*0,604 ± 0,048* (4,27)	*0,597 ± 0,080* (4,20)	*0,628 ± 0,050* (4,54)	*0,766 ± 0,020* (5,90)	*0,624 ± 0,054* (4,50)	*0,679 ± 0,033* (4,90)	*0,655 ± 0,062*
2ª serie sperimentale											
N° individui	8	9	8	9	9	8	8	9	8	8	9
media	*0,379 ± 0,028* (2,43)	*0,411 ± 0,063* (2,77)	*0,503 ± 0,058* (3,37)	*0,517 ± 0,038* (3,38)	*0,550 ± 0,040* (3,66)	*0,544 ± 0,042* (3,62)	*0,599 ± 0,066* (4,25)	*0,755 ± 0,025* (5,77)	*0,628 ± 0,027* (4,31)	*0,637 ± 0,033* (4,43)	*0,612 ± 0,038*) (4,22)
3ª serie sperimentale											
N° individui	11	11	11	10	9	7	11	11	10	9	7
media	*0,444 ± 0,022* (2,81)	*0,516 ± 0,046* (3,45)	*0,642 ± 0,028* (4,50)	*0,620 ± 0,027* (4,25)	*0,608 ± 0,035* (4,16)	*0,650 ± 0,018* (4,50)	*0,709 ± 0,026* (5,22)	*0,758 ± 0,038* (5,95)	*0,714 ± 0,030* (5,30)	*0,624 ± 0,046* (4,38)	*0,706 ± 0,037* (5,21)
4ª serie sperimentale											
N° individui	10	3	3				8	3	3		
media	— (1,850 ± 0,211)	— (2,166 ± 0,440)	— (2,000 ± 0,000)				*0,803 ± 0,118* (7,50)	*0,852 ± 0,037* (7,16)	*0,866 ± 0,044* (7,83)		

TABELLA 11*b* — *Differente durata degli stadi 8 e 9 nelle varie generazioni della serie di controllo e delle prime 3 serie sperimentali (analisi della varianza).*

Serie	Causa variazione	gradi libertà	devianza	varianza	F	P
STADIO 8						
Controlli (2ª-7ª generazione	entro generazioni	68	0,93596	0,01376	1,70	> 0,20
	fra generazioni	5	0,04037	0,00807		
	Totale	73	0,97633			
1ª serie sperimentale (2ª-7ª generazione)	entro generazioni	56	1,19117	0,02127	4,18	0,01-0,001
	fra generazioni	5	0,44463	0,08892		
	Totale	61	1,63580			
2ª serie sperimentale (2ª-7ª generazione)	entro generazioni	45	0,85664	0,01903	2,28	0,10-0,05
	fra generazioni	5	0,21706	0,04341		
	Totale	50	1,07370			
3ª serie sperimentale (3ª-6ª generazione)	entro generazioni	43	0,49458	0,01150	2,60	0,05-0,01
	fra generazioni	4	0,11984	0,02996		
	Totale	47	0,61442			
STADIO 9						
Controlli (3ª-6ª generazione	entro generazioni	49	0,17601	0,00359	3,20	0,05-0,01
	fra generazioni	3	0,03456	0,01152		
	Totale	52	0,21057			
2ª serie sperimentale (3ª-6ª generazione)	entro generazioni	30	0,25730	0,00857	4,42	0,05-0,01
	fra generazioni	3	0,11384	0,03794		
	Totale	33	0,37114			
3ª serie sperimentale (3ª-6ª generazione)	entro generazioni	33	0,46329	0,01403	2,15	0,20-0,10
	fra generazioni	3	0,09088	0,03029		
	Totale	36	0,55417			

mezza giornata. Il passaggio dallo stadio 8 al 9 è indicato dall'apertura dei sifoni ; la fine dello stadio 9 dall'inizio della regressione. Convenzionalmente si è considerato chiuso il ciclo vitale quando negli individui in regressione l'unico organo superstite era rappresentato dal cuore ormai a battiti rallentati. Tracce degli zooidi degenerati possono persistere ancora per qualche tempo, peraltro molto variabile.

1. *Durata dello stadio 8 nei controlli e nelle serie sperimentali* (Tabelle 11 a, 11 b, 11 c).

Nelle serie di controllo la durata media dello stadio 8 non presenta dif-

TABELLA 11 c. — *Differente durata degli stadi 8 e 9 nella serie di controllo e nelle serie sperimentali (analisi della varianza).*

Lotti	Causa variazione	gradi libertà	devianza	varianza	F	P
STADIO 8						
i primi 3 lotti sper. (3ª-7ª generazione)	Totale	140	2,97120			
	fra sottogeneraz.	14	0,66436	0,04745 Vs		
	residua	126	2,30684	0,01830 Vr	Vs/Vr 2,59	0,01-0,001
	fra lotti	2	0,39865	0,19932 Vl	Vl/Vr10,88	< 0,001
	fra generazioni	4	0,47759	0,11939 Vg	Vg/Vr 6,52	»
Controlli e 2º lotto sper. (2ª-7ª generazione)	Totale	124	1,28418			
	fra sottogeneraz.	11	0,49157	0,04468 Vs		
	residua	113	0,79261	0,01586 Vr	Vs/Vr 2,81	0,01-0,001
	fra lotti	1	0,34396	0,34396 Vl	Vl/Vr21,68	< 0,001
	fra generazioni	5	0,18513	0,03702 Vg	Vg/Vr 2,33	0,05-0,01
Controlli e 1º lotto sper. (2ª-7ª generazione)	Totale	135	3,46378			
	fra sottogeneraz.	11	1,33665	0,12151	7,08	< 0,001
	residua	124	2,12713	0,01715		
Controlli e 3º lotto sper. (2ª-7ª generazione)	Totale	132	2,90478			
	fra sottogeneraz.	11	1,42059	0,12914	10,52	< 0,001
	residua	121	1,48419	0,01226		
STADIO 9						
i 3 lotti sper. (2ª-6ª generazione)	Totale	140	2,44143			
	fra sottogeneraz.	14	0,44929	0,03209 Vs		
	residua	126	1,99214	0,01581 Vr	Vs/Vr 2,02	0,05-0,01
	fra lotti	2	0,21006	0,10503 Vl	Vl/Vr 6,64	0,01-0,001
	fra generazioni	4	0,38296	0,09574 Vg	Vg/Vr 6,05	0,01-0,001
i 3 lotti sper. (3ª-6ª generazione)	Totale	109	1,68698			
	fra sottogeneraz.	11	0,35679	0,03243	2,38	0,05-0,01
	residua	98	1,33019	0,01357		

ferenze statisticamente significative nell'ambito delle generazioni dalla 2ª alla 7ª. Nelle prime 3 serie sperimentali si osserva invece una tendenza all'aumento della durata dello stadio con il passare delle generazioni, che fornisce differenze statisticamente significative nella 1ª e 3ª serie. In definitiva, differenze altamente significative si hanno fra controlli e ciascuno dei lotti sperimentali. La durata dello stadio 8 è maggiore in questi ultimi.

Estendendo l'esame alle singole generazioni, si può osservare che le differenze rispetto alla serie di controllo divengono significative a partire dalla 4ª generazione nella 1ª e 3ª serie sperimentale, e a partire dalla 5ª generazione nella 2ª serie.

Come già si è detto, questa più lunga durata dello stadio 8 nelle gemme dei lotti sperimentali è in parte responsabile del maggiore accrescimento delle gemme stesse. Mentre infatti nelle colonie della serie di controllo le misure che davano il massimo accrescimento delle gemme allo stadio 8 spesso erano quelle prese 48 ore dopo il raggiungimento di tale stadio, poiché alla successiva misurazione le gemme erano già passate allo stadio 9, nei lotti sperimentali le stesse misure frequentemente corrispondevano a quelle prese 72 ore o più dopo il raggiungimento dello stadio 8. Per tutto questo periodo le gemme avevano continuato ad accrescersi.

Come vedremo, la maggiore durata dello stadio 8 nelle gemme dei lotti sperimentali è stata determinata dalla maggiore durata dello stadio 9 nei loro genitori.

Differenze statisticamente significative nella durata dello stadio 8 si hanno anche fra le 3 prime serie sperimentali. Come già per l'accrescimento, si nota un maggiore rendimento del 3º esperimento.

Nel 4º lotto sperimentale la durata media dello stadio 8 è stata inferiore a quella dei controlli. I dati disponibili consentono di affermare che la differenza è statisticamente significativa a livello della 4ª generazione, l'ultima di quelle che è stato possibile prendere in considerazione. Le gemme di questa serie sono gemme sviluppatesi tardivamente da condizioni di atrofia o per rigenerazione, che giungevano allo stadio 8 quando il genitore aveva ormai iniziato o stava per iniziare la regressione. La loro più breve permanenza a tale stadio dà pertanto la conferma sperimentale che l'anticipo della regressione della generazione adulta, imputabile a condizioni di sofferenza come si è verificato spesso nella serie di controllo o provocato sperimentalmente, come in questo caso, determina una più precoce maturazione della generazione successiva.

2. *Durata dello stadio* 9 (Tabella 11 a, 11 b, 11 c). — La durata media dello stadio 9 nelle generazioni dei lotti sperimentali è spesso superiore a quella che si riscontra nelle corrispondenti generazioni della serie di controllo. Ma la forte variabilità dei dati, dovuta ai casi frequenti di abbrevia-

zione della durata di questo stadio imputabile a condizioni ambientali sfavorevoli o provocata dagli interventi sperimentali, non permette il confronto complessivo delle generazioni della serie di controllo con quelle delle serie sperimentali. Perciò è stato solo possibile mettere in evidenza differenze statisticamente significative fra controlli e serie sperimentali a livello di singole generazioni.

Ancora maggiore che negli altri lotti sperimentali è la durata dello stadio 9 nella 4ª serie. Rispetto ai controlli differenze statisticamente significative si rilevano nella 3ª e 4ª generazione. Ricordando che in questa serie gli individui adulti venivano privati delle loro gemme più avanzate nello sviluppo, si può dire che essi sono in grado di sopravvivere per un tempo maggiore perché non più incalzati dalla generazione successiva. Anche nelle altre serie sperimentali, in cui pure gli individui venivano alleggeriti di una parte delle gemme, essi tendono a sopravvivere più a lungo dei controlli.

In conclusione ciò sembra confermare in parte l'ipotesi, avanzata da alcuni autori, che a determinare la regressione degli zooidi adulti concorra anche la loro incapacità di far fronte alle esigenze di nutrimento delle gemme nello stadio finale del loro sviluppo, che corrisponde al periodo del loro più rapido e maggiore accrescimento.

Tabella 12. — *Durata media in giorni delle varie generazioni nella serie di controllo e nelle prime 3 serie sperimentali.*

Serie	Generazioni					
	2ª	3ª	4ª	5ª	6ª	7ª
Controlli	14,77	15,57	15,10	15,25	14,72	13,80
1ª serie sperimentale	15,50	15,83	16,58	16,63	16,33	—
2ª serie sperimentale	14,66	15,11	15,83	15,16	15,27	14,83
3ª serie sperimentale	17,72	16,68	17,60	16,77	16,71	17,62

3. *Durata del ciclo vitale.* — Nelle prime 3 serie sperimentali la maggior durata degli stadi 8 e 9 porta ad una maggiore durata complessiva del ciclo vitale (Tabella 12). Gli altri stadi di sviluppo non sembrano infatti sensibilmente influenzati dalle condizioni sperimentali realizzate. Ancora maggiore è la durata del ciclo vitale nella 4ª serie sperimentale, ma essa non è comparabile con quella delle altre serie, date le modalità dell'esperimento.

IV. Alterazioni del ritmo normale di ricambio delle generazioni

Di norma nelle colonie dei botrilli coesistono 3 generazioni, a stadi di sviluppo rigidamente correlati. La generazione più vecchia entra in regressione quando la generazione più giovane si appresta a gemmare (Tabella 13, colonie del gruppo B). Un'eccezione importante a questa regola, come ab-

TABELLA 13. — *Condizioni delle colonie della serie di controllo e delle serie sperimentali al momento in cui una delle generazioni sta per raggiungere (fine stadio 8) o ha appena raggiunto (inizio stadio 9) la maturità funzionale.*

Fine stadio 8 — N° casi osservati							Inizio stadio 9 — N° casi osservati						
	Situazione colonie	Contr.	1° esp.	2° esp.	3° esp.	4° esp.		Situazione colonie	Contr.	1° esp.	2° esp.	3° esp.	4° esp.
	11–9/8/2	8	2	3	—	17		0–11/9/3	4	8	4	—	6
A	11–9/8/3	28	10	11	9	9	A	0–11/9/4	16	4	6	4	10
	11/8/4	23	2	6	5	3		0/9/5–6	29	1	4	9	7
	9/8/4–5	41	21	14	12	1		11/9/5–6	14	5	1	5	—
B	11/8/5–6	59	12	9	9	—	B	0–11/9/7/1	81	39	42	38	1
	11–9/8/7/1	12	16	20	25	—							
	11–9/8/7/1+	—	11	8	9	—		0–11/ 9/8/2	—	11	8	9	—
	11–9/8/8/2	—	—	2	5			0–11/ 9/8/3	—	—	2	5	—
C	11–9/8/8/3	—	3	—	1		C	0–11/ 9/8/4	—	3	—	1	—
	9/8/8/4	—	1	—	—	—		9/ 9/8/5	—	1	—	—	—
	11/9/8/5	—	1	—	—	—		11/11/9/7/1	—	1	—	—	—
	11/9/8/7/1+	—	—	—	1	—		11/11/9/8/2	—	—	—	1	—
	Totale	171	79	73	76	30		Totale	144	73	67	72	24
A	% del totale	34,50	17,72	27,40	18,42		A	% del totale	34,03	17,81	20,90	18,06	
B	% del totale	65.50	62,03	58,90	60,53		B	% del totale	65,97	60,27	64,18	59,72	
C	% del totale	—	20,25	13,70	21,05		C	% del totale	—	21,92	14,92	22,22	

biamo ricordato, si verifica talora nelle colonie allevate in laboratorio, nelle quali, a causa di condizioni ambientali sfavorevoli, la regressione della generazione adulta può avvenire con un notevole anticipo. In questi casi nelle colonie per un tempo più o meno lungo figurano 2 sole generazioni. Nella serie di controllo questa situazione si è verificata spontaneamente in circa il 34 % dei casi (Tabella 13, colonie del gruppo A), ed è stata provocata nella quasi totalità dei casi nella 4ª serie sperimentale, nella quale la 2ª, e con essa la 3ª, delle generazioni delle colonie si è dovuta ricostituire dapprincipio dopo l'asportazione.

Dai dati della Tabella si può osservare che questo fatto si è verificato in un numero molto minore di casi nelle altre 3 serie sperimentali. In esse infatti la permanenza in condizioni di funzionalità degli individui adulti è stata notevolmente allungata. In numerosi casi si è anzi giunti ad una situazione delle colonie che può ritenersi anormale nel senso opposto (Tabella 13, colonie del gruppo C). Poiché, come abbiamo dimostrato, l'allungamento della durata dello stadio 9 in una generazione determina anche l'allungamento dello stadio 8 nella generazione successiva, si è spesso verificato che alla 2ª generazione delle colonie bloccata allo stadio 8 si è affiancata una 3ª generazione che ha avuto il tempo di gemmare e di raggiungere anch'essa tale stadio, prima che la generazione adulta regredisse. Così nelle colonie di queste serie sperimentali divenne frequente la coesistenza di 4 generazioni (Fig. 4, *8*), rara e di brevissima durata nella serie di controllo, ed essa talora fu così lunga che alla 4ª generazione poté aggiungersene una 5ª (Fig. 4, *9* e *11*).

Soltanto eccezionalmente è stata constatata la contemporanea presenza di 2 generazioni adulte nella stessa colonia (Fig. 4, *8*).

DISCUSSIONE

Nei Botrillidi, contrariamente a quanto si verifica in molti Polistielidi (Berrill 1935 b, 1949, 1950 ; Abbott, 1953), i poteri blastogenetici sono limitati ad un'area ridotta e ben definita della parete peribranchiale. Già da molto tempo è noto che in essi la gemmazione è almeno potenzialmente bilaterale. Anche nella larva si accenna una gemma per lato, sebbene la sinistra non riesca poi a svilupparsi (Pizon, 1893). Pizon ritiene che questa particolare condizione della larva sia dovuta al fatto che in essa il tubo digerente, piegato verso sinistra, si spinge in avanti fino all'abbozzo della gemma, comprimendolo contro la parete del corpo del genitore. Non ostante che dopo la metamorfosi il tubo digerente si ritiri in posizione più arretrata, la gemma sinistra non è più in grado di riprendere il suo sviluppo, o per condizioni intrinseche, o perché la gemma destra, più avanzata nello sviluppo, distrae la maggior parte delle sostanze nutritive convogliate dal genitore

alle sue gemme. L'A. non ritiene che nelle generazioni blastogenetiche la gemma destra si trovi in condizioni preferenziali rispetto alla sinistra : indifferentemente la gemma destra o la sinistra potrebbero cadere in atrofia, perché compresse fra genitore e substrato o fra genitore ed un altro individuo della colonia.

In realtà, contrariamente all'opinione di PIZON, in tutte le generazioni i poteri blastogenetici del lato sinistro sono minori di quelli del lato destro, come già era stato visto da OKA (1892) e successivamente confermato da molti altri AA. Le gemme sinistre sono in leggero ritardo di sviluppo rispetto alle destre (OKA), e le loro dimensioni iniziali sono alquanto minori (BERRILL, 1941 b). Quando il genitore dà origine a più di 2 gemme, e in numero dispari, esse sono sempre più numerose a destra, e se una parte delle gemme degenera nel corso dello sviluppo, sono le gemme di sinistra che degenerano più facilmente di quelle di destra. Ciò può avvenire anche indipendentemente da ogni compressione (WATTERSON, 1945). Il presente lavoro conferma pienamente tali osservazioni e fornisce anche un'analisi quantitativa di tali fenomeni.

Eccezioni alla legge generale della gemmazione bilaterale sono state riscontrate soltanto nel 4° esperimento, nel caso di gemme atrofiche che avevano ripreso tardivamente il loro sviluppo e si erano accresciute in misura assai piccola : in alcuni casi in esse è comparsa una sola gemma.

Il perché delle minori capacità blastogenetiche del lato sinistro rispetto al destro non ha ancora ricevuto una risposta soddisfacente. Ma è interessante notare che nei numerosi casi di inversione del sito dei visceri, ottenuti nel 4° esperimento, si è verificata costantemente anche l'inversione dei poteri blastogenetici dei due lati : il lato sinistro è divenuto sempre più produttivo del lato destro.

Qualora si seguano un certo numero di colonie per più generazioni ci si può rendere conto che gli eventuali meccanismi genetici regolanti l'intensità della blastogenesi sono completamente mascherati da altri fattori. Il numero di gemme prodotte dagli individui di una stessa colonia varia infatti grandemente nelle diverse generazioni e anche nell'ambito della stessa generazione. I poteri blastogenetici sono minori nelle prime generazioni e subiscono una forte riduzione tutte le volte che nelle colonie si manifestano fenomeni di sofferenza. In ciascuna generazione i poteri blastogenetici dei singoli individui dipendono dalla posizione che essi occupano rispetto ai genitori : sono più elevati nelle gemme destre rispetto alle sinistre e nelle gemme anteriori rispetto alle posteriori.

Gli esperimenti hanno dimostrato chiaramente che fra le gemme di una stessa generazione si stabilisce un'attiva competizione per il nutrimento, la quale, oltre a decidere se esse saranno in grado di completare il loro sviluppo, influisce significativamente sui loro poteri blastogenetici. Provo-

cando infatti la maturazione di una sola gemma per generazione, si ottengono blastozooidi di maggiori dimensioni, che producono un numero maggiore di gemme, le quali sono in grado di maturare in un numero maggiore. Se l'esperimento viene ripetuto ad ogni successiva generazione questi fatti si rendono progressivamente più evidenti. Gemme sinistre e gemme posteriori, rimaste bloccate nello sviluppo e ormai in condizioni di atrofia, sono in grado di riprendersi quando vengano estirpate le gemme più sviluppate. La loro atrofia non dipende dunque da incapacità intrinseche di sviluppo, ma dal fatto che esse erano rimaste soccombenti nella competizione con le gemme sorelle.

In questo modo si è riusciti a stabilizzare nelle varie generazioni e ad innalzare in misura molto significativa il ritmo di gemmazione delle colonie, attenuando fortemente la grande differenza di poteri blastogenetici esistenti nei controlli fra i due lati e la forte differenza nelle capacità di proseguire lo sviluppo esistente nei controlli fra gemme anteriori e posteriori e fra gemme di destra e gemme di sinistra.

Nelle gemme atrofiche le capacità di ripresa dello sviluppo si conservano sorprendentemente a lungo. È stato inoltre osservato che gemme asportate incompletamente a qualsiasi stadio di sviluppo sono in grado di ricostituirsi a vescicola e di rigenerare tutte le strutture dello zooide. Tali fenomeni non sono ancora stati studiati al livello citologico.

È anche interessante notare che queste gemme a sviluppo ritardato possono maturare anche se nelle colonie la generazione adulta è entrata da tempo in regressione. Contrariamente a quanto si era ritenuto precedentemente (Sabbadin, 1955), anche tutte le tappe dell'organogenesi possono essere percorse da tali gemme in assenza di genitori funzionanti. I prodotti della degenerazione di questi ultimi sono sufficienti ad assicurare la sopravvivenza delle colonie e la maturazione delle loro gemme.

La tendenza generale delle colonie a dare individui di dimensioni progressivamente maggiori con il passare delle generazioni, già dimostrata da Berrill (1941 b, c, 1947) e dovuta secondo tale A. al fatto che con il passare delle generazioni si ha un progressivo aumento delle dimensioni degli abbozzi iniziali delle gemme, è stata confermata su base statistica. È certo tuttavia che le dimensioni finali delle gemme e degli adulti dipendono anche da altri fattori. Come i poteri blastogenetici, anche esse sono infatti fortemente influenzate dalla competizione che si stabilisce fra gli individui portati dallo stesso genitore e dalla condizione di vitalità dei genitori. Se sperimentalmente si fa sì che in ciascuna colonia maturi una sola gemma per generazione, questa usufruirà da sola di tutti i prodotti di nutrizione convogliati dal genitore e più tardi di tutti i prodotti della sua regressione, e al momento della maturazione presenta dimensioni maggiori di quelle delle gemme della serie di controllo di pari generazione. Tale differenza si accentua poi allo

stadio adulto, in cui l'individuo deve sostenere il carico di una sola gemma della generazione successiva.

Quando le colonie si trovano in condizioni di sofferenza, gli adulti possono regredire prima ancora di aver completato il loro accrescimento. Le loro gemme giungono alla maturità con dimensioni minori e minore risulta anche il loro accrescimento finale. Lo stesso risultato è stato del resto ottenuto sperimentalmente obbligando le gemme a percorrere buona parte dello sviluppo quando il genitore non era più funzionante : le dimensioni raggiunte da tali gemme e dagli adulti da esse derivati erano notevolmente inferiori alle dimensioni medie raggiunte dagli individui della serie di controllo.

Gli esperimenti hanno permesso di analizzare anche più a fondo i rapporti fra le diverse generazioni delle colonie. Abitualmente coesistono 3 generazioni. La regressione della generazione adulta coincide con il passaggio alla maturità funzionale della generazione successiva e con la comparsa degli abbozzi di una nuova generazione sulle pareti delle gemme della generazione più giovane. Alcuni AA. hanno supposto l'esistenza di un rapporto di causa ad effetto fra passaggio alla maturità funzionale di una generazione e regressione della generazione precedente : quest'ultima non sarebbe più in grado di far fronte alle esigenze nutritive della prima, se non dissolvendosi e venendo riassorbita da essa. La validità di tale ipotesi appare ora dimostrata sperimentalmente : i blastozooidi che nelle serie sperimentali portano alla maturità un'unica gemma persistono più a lungo in condizioni di funzionalità (maggiore durata dello stadio 9). Il fenomeno è particolarmente evidente nella 4ª serie sperimentale, nella quale i blastozooidi adulti per lungo tempo devono nutrire un'unica gemma e ancora lontana dalla maturità.

È stato d'altra parte dimostrato (Sabbadin, 1955) che quando per condizioni esterne sfavorevoli la generazione adulta anticipa la sua regressione, si ha un anticipo nella maturazione della generazione successiva, che può ritenersi provocato dalla improvvisa messa a disposizione di grandi quantità di sostanze nutritive dai blastozooidi in dissoluzione. In questi casi nelle colonie per un tempo più o meno lungo figurano due sole generazioni di individui ed è questa semplificazione strutturale che consente alla colonia di sopravvivere. Una riprova sperimentale si è avuta nel 4º esperimento. Nelle colonie di questa serie l'unica gemma di cui è stato consentito lo sviluppo raggiungeva lo stadio 8, immediatamente precedente alla maturazione, quando il genitore in genere era già in regressione. Tale stadio in questi casi ha avuto una durata più breve di quella riscontrata negli individui della serie di controllo. Il fenomeno inverso si è verificato nelle prime 3 serie sperimentali. Nei numerosi casi in cui la persistenza allo stato funzionale degli individui di ogni generazione adulta venne allungata, la maturazione della generazione successiva avvenne con ritardo (maggiore durata dello stadio 8). Tale ritardo talora fu così rilevante che alla 2ª generazione bloccata allo stadio

8 se ne poté affiancare una 3ª allo stesso stadio. In tal modo nelle colonie per un tempo più o meno lungo poterono coesistere 4 o addirittura 5 generazioni. Per tutto il tempo in cui la generazione adulta si mantenne funzionale, venne dunque inibita la maturazione della generazione seguente. La presenza di 2 generazioni adulte nella stessa colonia, mai verificatasi nei controlli, si dimostrò un fatto del tutto eccezionale anche per le serie sperimentali.

Questa maggiore durata degli stadi 8 e 9 fu in parte responsabile del maggiore accrescimento finale delle gemme e degli adulti.

Gli esperimenti eseguiti permettono dunque di affermare che le colonie dei botrilli sono sistemi dotati di estesi poteri di autoregolazione. Ampie variazioni nell'intensità della blastogenesi, nell'entità dell'accrescimento e nella durata del ciclo vitale sono i meccanismi di tale autoregolazione, strettamente connessi fra loro, che si mettono in moto ad ogni rottura dell'equilibrio interno delle colonie, determinata da condizioni ambientali sfavorevoli o provocata sperimentalmente.

CONCLUSIONI

1) Nei botrilli, in condizioni normali, la gemmazione è costantemente bilaterale. Soltanto sperimentalmente, e in pochi casi, si sono ottenuti individui che hanno dato una sola gemma, facendoli sviluppare in assenza dei genitori.

2) Vi è una costante asimmetria dei poteri blastogenetici dei due lati, che si manifesta sia nel numero di gemme prodotte, sia nel numero di gemme capaci di proseguire il loro sviluppo fino alla maturità funzionale. Il lato destro è più produttivo del lato sinistro. Ma sono stati ottenuti sperimentalmente molti individui con « *situs inversus viscerum* », nei quali si è verificata costantemente anche l'inversione dei poteri blastogenetici: il lato sinistro è divenuto più produttivo del lato destro.

3) Nelle singole colonie i poteri blastogenetici variano fortemente da generazione a generazione e fra gli individui della stessa generazione. Essi subiscono una riduzione ogniqualvolta, per condizioni ambientali sfavorevoli, nella colonia si manifestano fenomeni di sofferenza. Lo stesso si verifica in quegli individui che vengono indotti a svilupparsi tardivamente da condizioni di atrofia.

Delle gemme portate dallo stesso zooide le destre e le anteriori hanno poteri blastogenetici e capacità di sviluppo maggiori di quelli delle gemme sinistre e rispettivamente di quelli delle gemme posteriori. Ciò è dovuto ad una competizione per il nutrimento che si stabilisce fra gemme sorelle. Lo dimostra il fatto che gemme bloccate nello sviluppo e in condizioni di atrofia possono riprendersi in qualsiasi momento qualora si estirpino le gemme sorelle più sviluppate.

Se nelle colonie si provoca sperimentalmente la maturazione di un solo individuo per generazione, si ottengono zooidi che danno un numero maggiore di gemme.

4) Gemme asportate incompletamente ad un qualsiasi stadio sono in grado di rigenerare tutte le strutture, ricominciando lo sviluppo dallo stadio a vescicola (stadio 3).

5) I poteri blastogenetici dello zooide sembrano esaurirsi nella segregazione bilaterale del disco gemmante : se questo viene rimosso non si constata neoformazione di gemme. Essi sembrano dunque strettamente localizzati nel tempo come nello spazio.

6) L'accrescimento finale degli individui non è rigidamente predeterminato dalle dimensioni iniziali degli abbozzi delle gemme da cui traggono origine. Come i poteri blastogenetici, esso è fortemente influenzato dalla competizione fra individui generati da uno stesso zooide, dalle condizioni di vitalità dei genitori e dal carico di gemme portate da ciascun individuo. Ciò è stato dimostrato sperimentalmente agendo su ciascuno di questi fattori.

7) Le colonie in cui sperimentalmente viene fatta maturare una sola gemma per generazione danno zooidi che persistono più a lungo allo stato funzionale. In condizioni sfavorevoli invece la generazione adulta anticipa la sua regressione. Ciò conferma l'ipotesi che a determinare la degenerazione degli zooidi adulti concorre la loro incapacità di far fronte alle esigenze nutritive delle gemme nell'ultimo stadio del loro sviluppo.

8) Quando la regressione della generazione adulta viene anticipata o ritardata, si verifica rispettivamente un anticipo o un ritardo nella maturazione della generazione seguente. Ciò determina un'alterazione nella composizione delle colonie e nel ritmo di ricambio delle generazioni. Nel primo caso infatti il numero delle generazioni coesistenti si riduce a 2, in luogo delle 3 abituali, e nel secondo caso nella colonia si possono accumulare 4 ed eccezionalmente 5 generazioni.

9) La polarità e la simmetria delle gemme corrispondono a quelle del genitore che agisce nei loro riguardi da centro organizzatore. Gemme sviluppatesi al di fuori dell'influenza del genitore presentano frequentemente un'inversione dell'asse perlaterale che si manifesta con « *situs inversus viscerum* », che una volta comparso tende a perpetuarsi nelle successive generazioni della colonia. La maggioranza di tali gemme tuttavia presentano anch'esse « *situs viscerum* » normale. Questo appare pertanto come un carattere determinato attraverso un meccanismo di « doppia assicurazione ».

In Redazione il 30 gennaio 1958.

RIASSUNTO

Un gruppo di 75 giovani colonie di *Botryllus schlosseri* fu suddiviso in 5 lotti, di cui uno servì come controllo e gli altri per scopi sperimentali, e precisamente per studiare le modalità dello sviluppo, della gemmazione e dell'accrescimento degli zooidi e le relazioni che intercorrono fra le 3 generazioni di individui coesistenti abitualmente nelle colonie. Le colonie dei lotti sperimentali furono trattate in modo tale che ad ogni generazione un solo individuo poteva raggiungere la maturità funzionale. Ciò fu ottenuto con l'asportare tutte le gemme, meno una, di ciascuna generazione per più generazioni successive, a differenti stadi di sviluppo.

Gli esperimenti hanno dato i seguenti risultati :

1) Gli animali di controllo gemmarono sempre ad entrambi i lati. Solo in pochi casi si ottenne sperimentalmente la produzione di una sola gemma, sul lato destro, in quegli zooidi il cui sviluppo si era svolto in massima parte durante la regressione dei loro genitori. In realtà anche nei controlli i poteri blastogenetici sono asimmetrici, poiché ogni qualvolta essi danno un numero di gemme differente sui due lati, il lato destro è più produttivo del sinistro. Ma furono ottenuti sperimentalmente molti zooidi con « *situs viscerum* » invertito, nei quali si verificò costantemente anche l'inversione dei poteri blastogenetici, poiché in tutti il lato sinistro divenne più produttivo del destro.

2) Nelle colonie le capacità blastogenetiche degli zooidi variano fortemente da generazione a generazione e anche entro una stessa generazione. Esse dipendono in larga misura dalla posizione che gli zooidi occupano rispetto alla parete del genitore : sono più alte negli zooidi del lato destro e negli anteriori. Ciò vale anche per le capacità di sviluppo delle gemme, molte delle quali regrediscono senza giungere allo stato funzionale. Queste differenze nel numero di gemme prodotte e nel numero di gemme capaci di svilupparsi sono dovute alla competizione che si stabilisce fra gemme portate dallo stesso genitore : le gemme atrofiche sono sempre in grado di riprendere lo sviluppo se vengono asportate le gemme sorelle più sviluppate ; gli zooidi delle serie sperimentali nelle quali tale competizione non si verifica, producono un numero medio di gemme maggiore di quello dei controlli, talvolta 3 gemme sullo stesso lato, e le loro gemme presentano maggiori capacità di sviluppo.

3) Gemme asportate incompletamente ad un qualsiasi stadio di sviluppo sono in grado di ricostituire una vescicola chiusa, primo passo dello sviluppo normale di una gemma, e intraprendere successivamente di nuovo una normale organogenesi. Questo può avvenire anche se i loro genitori non sono più in condizioni di funzionalità. Fu appunto in queste ed altre simili gemme sviluppatesi tardivamente al di fuori dell'influenza dei genitori, che in molti casi si verificò l'inversione del « *situs viscerum* ». Una volta comparso in una colonia, il « *situs inversus viscerum* » si mantiene nelle successive generazioni. La determinazione di questo carattere viene discussa nel testo.

4) L'accrescimento finale delle gemme dipende pure dalla competizione fra gemme della stessa generazione e inoltre dalle condizioni di vitalità dei genitori. L'accrescimento finale degli adulti e la durata della loro permanenza allo stato funzionale dipendono dal numero di gemme che essi portano. Una maggiore durata dello stato funzionale in una generazione ritarda la maturità nella generazione successiva. Ciò altera la composizione della colonia : la durata del ciclo vitale degli individui viene aumentata, e si può verificare la coesistenza di 4 ed eccezionalmente 5 generazioni. Questo fenomeno è l'opposto di quello che si verifica nelle colonie in

condizioni sfavorevoli ; in tal caso infatti il numero di generazioni spesso si riduce a 2 : gli adulti vanno incontro ad una dissoluzione prematura e ciò determina il passaggio anticipato alla maturità funzionale delle gemme della generazione successiva.

Si può concludere che le colonie di *Botryllus schlosseri* sono sistemi altamente autoregolativi, nei quali i poteri regolativi vengono realizzati per mezzo di ampie variazioni nella produttività di gemme, nell'accrescimento e nella durata del ciclo vitale degli zooidi e anche, in una certa misura, nel numero di generazioni che possono coesistere nella colonia.

RÉSUMÉ

ANALYSE EXPÉRIMENTALE DU DÉVELOPPEMENT DES COLONIES DE BOTRYLLUS SCHLOSSERI (PALLAS) [ASCIDIACEA].

Un group de 75 jeunes colonies de *Botryllus schlosseri* fut partagé en 5 lots, dont l'un servit de témoin et les autres pour étudier les modalités du développement, de la blastogénèse et de la croissance des zooïdes et les relations entre les trois générations d'animaux qui coexistent habituellement chez les colonies. Les colonies des lots expérimentaux furent traitées de telle façon qu'un seul zooïde par génération pouvait atteindre la maturité fonctionnelle. On y arriva en enlevant tous les bourgeons de chaque génération, sauf un, pour plusieurs générations successives, à différents stades de leur développement.

Ces expériences ont donné les résultats suivants :

1) Les témoins ont bourgeonné toujours des deux côtés. Seulement dans quelques cas un seul bourgeon du côté droit fut produit par ces zooïdes expérimentaux qui avaient achevé la plus grande partie de leur développement pendant la regression de leurs parents. En effet les pouvoirs blastogénétiques sont asymétriques chez les témoins aussi, puisque toutes les fois que leurs deux côtés produisent un nombre différent de bourgeons le côté droit est plus productif que le gauche. Mais on a pu obtenir expérimentalement beaucoup de zooïdes à « *situs viscerum* » inverti, et chez eux on a verifié constamment l'inversion des pouvoirs blastogénétiques : le côté gauche était devenu plus productif que le droit.

2) Les pouvoirs blastogénétiques sont très variables dans une même génération aussi bien que d'une génération à l'autre. Ils dépendent à un haut degré de la position que les zooïdes occupent sur le corps du parent : ils sont plus grands chez les zooïdes du côté droit et chez les antérieurs. Il en est de même pour ce qui concerne les capacités de développement des bourgeons, dont bon nombre regressent sans parvenir à l'état fonctionnel. Ces différences dans le nombre de bourgeons produits et dans le nombre de bourgeons capables de se développer sont dues à la compétition entre les bourgeons engendrés par le même parent : les bourgeons atrophiés sont toujours à même de reprendre leur développement si l'on enlève les bourgeons les plus développés ; les zooïdes des lots expérimentaux, chez lesquels une telle compétition n'a pas lieu, produisent en moyenne un nombre de bourgeons plus grand que celui des témoins, parfois trois bourgeons du même côté, et leurs bourgeons présentent de plus grandes capacités de développement.

3) Les bourgeons qui ont été enlevés incomplètement à un stade quelconque sont capables de reconstituer una vésicule close, le premier pas du développement normal d'un bourgeon, et d'entreprendre ensuite de nouveau une organogénèse normale. Cela peut se vérifier même si leurs parents ne sont plus fonctionnels. L'inversion du « *situs viscerum* » se vérifia dans beaucoup de cas précisément chez de

tels bourgeons qui s'étaient développés tardivement hors de l'influence de leurs parents. Lorsqu'il s'est établi dans une colonie le « *situs inversus viscerum* » se maintient dans les générations suivantes. La détermination de ce caractère est discutée dans le texte.

4) La croissance finale des bourgeons dépend, elle aussi, de la compétition entre les bourgeons de la même génération et en outre des conditions de vitalité de leurs parents. La croissance finale des zooïdes adultes et la durée de leur permanence dans l'état fonctionnel dépendent du nombre de bourgeons qu'ils portent. La durée plus longue de l'état fonctionnel chez une génération retarde la maturité chez la génération successive, ce qui entraîne une altération dans la composition des colonies : la durée du cycle vital augmente et 4 ou exceptionnellement 5 générations peuvent arriver à coexister. Le phénomène contraire se vérifie lorsque les colonies se trouvent dans des conditions défavorables : dans ce cas les générations coexistantes se réduisent à deux : les zooïdes adultes subissent une dissolution prématurée, ce qui entraîne la maturation anticipée de la génération successive.

Il faut en conclure que les colonies de *Botryllus schlosseri* sont des systèmes hautements autorégulatifs, chez lesquels les pouvoirs de régulation sont réalisés au moyen de grandes variations dans la productivité de bourgeons, dans la croissance et la durée du cycle vital des zooïdes et aussi, jusqu'à un certain point, dans le nombre de générations qui peuvent coexister dans les colonies.

SUMMARY

An experimental analysis of the development of the colonies of BOTRYLLUS SCHLOSSERI (Pallas) [Ascidiacea].

A culture of 75 young colonies of *Botryllus schlosseri* was divided into 5 groups, one of which served as control and the others for experimental purposes : namely to study the developmental, blastogenic and growth patterns of the zooids and the relationships among the three generations usually coexisting in the colonies. Experimental colonies were treated in such a way that a single zooid per generation was allowed to reach the functional state. This condition was achieved by cutting out all the buds but one of each generation throughout many successive generations, at different stages of development.

The experiments led to the following results :

1) Bud formation in control animals occurred always bilaterally. In a few cases a single bud on the right side arose from those experimental zooids whose greatest part of development took place after their parents had undergone regression. As a matter of fact, blastogenic powers are asymmetrical also in controls, since whenever an unequal number of buds is produced on the two sides, the right one is more productive than the left. But many experimental zooids with inverted « *situs viscerum* » were obtained, in which also a constant inversion of the blastogenic potentialities of the two sides occurred, for in all of them the left side became more productive than the right.

2) The bud productivity of the zooids varies greatly from generation to generation and also within the same generation. It depends to a great extent on the position on the parental body at which blastozooids are produced : those of the right side and the anterior ones are characterized by higher blastogenic powers. The same is true also of the developmental capacities of the buds, many of which regress without reaching the functional state. The differences in bud production and

developmental capacities are due to the competition among the buds carried by the same parent : atrophic buds can always resume development if the more developed ones are removed; the experimental zooids, which do not suffer from competition, present an average bud production higher than that in controls, sometimes with 3 buds on one side, and their buds have wider developmental capacities.

3) Buds, which have been incompletely removed at any stage of development, can reconstitute a close vesicle, the first step in the normal development of a bud, and afterwards undertake again a normal organogenesis. This may occur even if the parent is functional no more. It was in these and in other buds with a similar delayed development taking place beyond the influence of parents that in many instances the reversal of « *situs viscerum* » occurred. When first established in a colony, « *situs inversus viscerum* » is maintained in successive generations. The determination of this character is discussed.

4) The final growth of buds is also dependent on the competition within the generation and moreover on the viability conditions of parents. The final growth and the duration of the functional state in adults is influenced by the number of buds. The higher length of the functional state in one generation delays the maturing of the buds in the following generation. Thus the composition of the colonies is altered : the whole life span of the individuals is increased, and 4 and exceptionally 5 generations of them can coexist. This phenomenon is the opposite of the one occurring in the colonies under unfavourable conditions ; when this happens, the number of generations is often reduced to two : adults undergo premature dissolution and this brings about the earlier attainment of the functional state in the buds of the following generation.

It may be concluded that the colonies of *Botryllus schlosseri* are highly self-regulative systems, in which the regulative powers are performed through wide variations in the bud productivity, in the growth and life span of the animals, and also, to a certain degree, in the number of coexisting generations.

ZUSAMMENFASSUNG

Experimentelle Analyse der Entwicklung der kolonien von BOTRYLLUS SCHLOSSERI (Pallas) [Ascidiacea].

Eine Gruppe von 75 Kolonien von *Botryllus schlosseri* wurde in 5 Untergruppen geteilt, von denen eine zur Kontrolle und die anderen experimentellen Zwecken dienten, und zwar um die Art der Entwicklung, der Knospung und des Wachstum der Zooiden zu studieren und die Beziehungen zu untersuchen, welche zwischen den drei Generationen von Individuen bestehen, die in den Kolonien gewöhnlich zusammenleben. Die Kolonien der Untergruppen, die für Experimente bestimmt waren, wurden so behandelt, dass in jeder Generation nur ein Individuum die funktionelle Reifung erlangen konnte. Das wurde erreicht, indem man alle Knospen ausser einer in jeder Generation für mehrere aufeinander folgende Generationen zu verschiedenen Entwicklungsstadien entfernte.

Die Experimente haben folgende Ergebnisse erbracht :

1) Die Kontrolltierchen knospten auf beiden Seiten. Nur in wenigen Fällen konnte man experimentell die Produktion einer einzigen Knospe erreichen, und zwar auf der rechten Seite, bei jenen Zooiden, deren Entwicklung sich grösstenteils während der Rückentwicklung ihrer Elterntierchen abgespielt hatte. In Wirklichkeit sind die blastogenetischen Fähigkeiten asymmetrisch auch in den Kontrolltieren, denn wann sie eine verschiedene Zahl von Knospen auf den zwei Seiten her-

vorbringen, ist die rechte Seite produktiver als die linke. Aber man bekam experimentell viele Zooiden mit invertiertem « *situs viscerum* », bei welchen in kostanter Weise auch die Inversion der blastogenetischen Fähigkeit stattfand, denn bei allen wurde die linke Seite produktiver als die rechte.

2) In den Kolonien wechselt die blastogenetische Fähigkeit der Zooiden sehr stark von Generation zu Generation und auch in der eigenen Generation. Dies hängt in starkem Mass ab von der Lage, die die Zooiden in Bezug auf die Wand des Elterntierchens einnehmen : sie sind höher in den vorderen Zooiden und in jenen der rechten Seite. Das gilt auch für Entwicklungsfähigkeit der Knospen, von denen sich viele rückentwickeln, ohne das funktionelle Entwicklungsstadium zu erreichen. Diese Unterschiede in der Zahl der hervorgebrachten Knospen und der Zahl der entwicklungsfähigen Knospen ist zurückzuführen auf den Widerstreit, der zwischen den Knospen besteht, die vom gleichen Elterntierchen getragen werden : die atrophischen Knospen haben immer die Fähigkeit die Entwicklung neu aufzunehmen, wenn die stärker entwickelten Schwesternknospen entfernt werden ; die Zooiden der experimentellen Serien, bei denen ein solcher Widerstreit nicht stattfindet, bringen durchschnittlich eine Zahl von Knospen hervor, die grösser ist als jene der Kontrollgruppe, manchmal drei Knospen auf derselben Seite, und ihre Knospen zeigen grössere Entwicklungsfähigkeiten.

3) Zu verschiedenen Entwicklungsstadien unvollständig entfernte Knospen sind imstande ein geschlossenes Bläschen zu bilden (erster Schritt der Normalentwicklung einer Knospe) und nacheinander neuerdings eine normale Organogenese zu unternehmen. Das kann geschehen, auch wenn ihre Elterntierchen nicht im Funktionszustand sind. Gerade in diesen und anderen ähnlichen Knospen, die sich spät und ausserhalb des Einflusses der Elterntierchen entwickelt hatten, war es, dass sich in vielen Fällen die Inversion des « *situs viscerum* » zeigte. Wenn in einer Kolonie der « *situs viscerum inversus* » einmal auftritt, erhält er sich in den nachfolgenden Generationen. Die Bestimmung dieses Charakters wird im Text erörtert.

4) Das endgültige Wachstum der Knospen hängt auch ab vom Widerstreit der Knospen derselben Generation und ausserdem vom Vitalitätszustand der Elterntierchen. Die längere Dauer des funktionellen Zustandes in einer Generation verspätet die Reifung in der nachfolgenden Generation. Dies ändert die Zusammensetzung der Kolonie : die Dauer des Lebenszyklus der verschiedenen Individuen wird vergrössert und man kann manchmal die Koexistenz von vier und ausnahmsweise auch fünf Generationen feststellen. Dieses Phaenomen ist das Gegenteil von dem, was sich zeigt in Kolonien unten ungünstigen Bedingungen; in einem solchen Falle reduziert sich die Zahl der Generationen nämlich auf zwei : die erwachsenen Zooiden gehen einer frühzeitigen Auflösung entgegen und das bedingt den verfrühten Übergang zur funktionellen Reifung der Knospen der nachfolgenden Generation.

Man kann schliessen, dass die Kolonien von *Botryllus schlosseri* selbstregulative Systeme sind, in denen die regulativen Fähigkeiten mittels weiter Änderungsmöglichkeit der Produktivität der Knospen, des Wachstums und der Dauer des Lebenszyklus der Zooiden und auch der Zahl der Generationen, die in einer Kolonie koesistieren können, realisiert werden.

BIBLIOGRAFIA

Abbott D. P.: Asexual reproduction in the colonial ascidian *Metandrocarpa Taylori* Huntsman. Univ. Calif. Publ. Zool. *61*, 1-78, 1953. — **Bancroft F. W.:** Variation and fusion of colonies in compound Ascidians. Proc. Calif. Acad. of Sci.,

s. III, 3, 137-86, 1903. — **Berrill N. J.:** Cell division and differentiation in asexual and sexual development. J. Morph. *57*, 353-427, 1935 a. — **Id.:** Studies in Tunicate development. IV. Asexual reproduction. Phil. Trans. Roy. Soc., London, B, *225*, 327-379, 1935 b. — **Id.:** The development of the bud in *Botryllus*. Biol. Bull. Woods Hole *80*, 169-184, 1941 a. — **Id.:** Size and morphogenesis in the bud of *Botryllus*. Biol. Bull. Woods Hole *80*, 185-193, 1941 b. — **Id.:** Spatial and temporal growth patterns in colonial organisms. Growth *5*, Suppl., 89-111, 1941 c. — **Id.:** The developmental cycle of Botrylloïdes. Quart. J. micr. Sci. *88*, 393-407, 1947. — **Id.:** The gonads, larvae and budding of the polystyelids Ascidians *Stolonica* and *Distomus*. J. Mar. Biol. Ass. U. K. *28*, 633-650, 1949. — **Id.:** *Tunicata*. Ray Society, London, 1950. — **Della Valle A.:** Sur le bourgeonnement des Didemnides et des Botryllides et sur le type enterocoelien des Ascidies. Arch. Ital. Biol. *2*, 50-72, 1882. — **Oka A.:** Uber die Knospung der Botrylliden. Zeitschr. wiss. Zool. *54*, 521-547, 1892. — **Pizon A.:** Histoire de la blastogénèse chez les Botryllides. Ann. Sc. Nat., s. VII, Zool. *14*, 1-386, 1893. — **Sabbadin A.:** Osservazioni sullo sviluppo, l'accrescimento e la riproduzione di *Botryllus sclosseri* (Pallas) in condizioni di laboratorio. Boll. Zool. *22*, 243-263, 1955. — **Id.:** Studio sperimentale della gemmazione in *Botryllus schlosseri* (Pallas). Rend. Accad. Naz. Lincei, s. VIII, *20*, 379-385, 1956 a. — **Id.:** Osservazioni sull'accrescimento delle gemme e degli zooidi di *Botryllus schlosseri* (Pallas) in condizioni normali e sperimentali. Rend. Accad. Naz. Lincei, s. VIII, *20*, 485-491, 1956 b. — **Id.:** « *Situs inversus viscerum* » provocato sperimentalmente in *Botryllus schlosseri* (Pallas). Rend. Acc. Naz. Lincei, s. VIII, *20*, 659-666, 1956 c. — **Id.:** Effetti dell'estirpazione delle gemme sulla durata del ciclo vitale in *Botryllus schlosseri* (Pallas). Boll. Zool. *23*, 331-342, 1956 d. — **Watterson R. L.:** Asexual reproduction in the colonial Tunicate, *Botryllus sclosseri* (Pallas) Savigny, with special reference to the development of intersiphonal bands of pigment cells. Biol. Bull. Woods Hole *88*, 71-103, 1945.