

Prof. Dott. G. CEI
Istituto di Zoologia - Università di Firenze

BIBLIOTECA
JORGE D. WILLIAMS

COLECCION HERPETOLOGICA
Y BIBLIOTECA
Dr. José Miguel Ceí

IL VALORE EVOLUTIVO
DI CERTE MODIFICAZIONI A CARATTERE FILETICO
DELL'APPARECCHIO DELLA VISTA NEI MAMMIFERI

Estratto da
Rivista di Historia Naturalis
del dicembre 1947

TIPOCALCOGRAFIA CLASSICA
FIRENZE

In un suo breve e interessante scritto (1) su l'interesse evolutivo e genetico delle alterazioni degenerative degli occhi nei vertebrati sotterranei o cavernicoli, lo STOCKARD ebbe ad esporre già nel 1924 alcune opportune considerazioni, che desidero in parte di riportare integralmente. A proposito dell'origine delle forme degradate ipogee, egli diceva infatti: «... All the blind vertebrates living in dark and protected places have close relatives with perfectly developed eyes living in the light. The blind form in every case, I believe, is a vater, less well-developed animal than its nearest relative...». E più oltre soggiungeva: «... These blind animals may not have inherited a specific eye character, but may rather have inherited a more or less definite change in their developmental rate or capacity during a period peculiarly critical for the developmental expression of the eye. A single mutation may have been responsible. The darkness has not on any substantial ground been shown to be a causal factor in such conditions. If these animals represent a genetic type of subnormal development then it is rather logical to presume that they will timidly seek cover and come to reside in dark places, while the bolder and more fully developed near relative would have no such tendency to seek the shelter of caves...».

Riferisco questi succinti spunti teorici dal lavoro dello STOCKARD, prima di passare ad una analisi riassuntiva del significato filetico di taluni dati di fatto emersi da una serie di ricerche comparative che da qualche tempo sto conducendo sulle strutture dell'apparocchio della vista e dei suoi annessi in vari gruppi di Mammiferi con tendenze degradative e ipogee, non tanto con lo scopo di costituirne una sorta di premessa generica alla successiva interpretazione delle mie osservazioni, quanto nell'intento di mettere in luce un così chiaro giudizio sull'effettiva portata delle cause ambientali nei confronti della specializzazione per la vita sotterranea, giudizio formulato da uno sperimentatore valente. I miei risultati, dal punto

di vista morfologico, mi portano per altro ad annettere una notevole importanza alle cause interne quali fattori predominanti nella genesi e nel destino filetico dei caratteri, anche quando essi ci appaiano improntati ad un indirizzo ortogenetico evidente.

Il valore sistematico di taluni caratteri specializzati, i fenomeni di ortogenesi parallela in rapporto allo smistamento filetico dei caratteri stessi e l'esame dei diretti rapporti intercorrenti tra l'evoluzione adattativa di un *phylum* e l'ambiente, sono dunque gli aspetti generali del problema più ristretto della degradazione degli organi della vista che qui ci interessa e su cui rapidamente ci intratterremo nelle pagine seguenti, limitatamente ai gruppi che furono oggetto del nostro studio, vale a dire i Roditori e gli Insettivori. Prima tuttavia di rivolgere più attentamente la nostra attenzione a questi due particolari ordini di Mammiferi, credo sia utile di riassumere altresì in generale quanto si conosce circa la distribuzione delle forme degradate o microftalme nell'intera classe, onde completare, con un quadro abbastanza ampio dell'argomento, la nostra analisi più limitata.

Inizieremo dai Monotremi, che comprendono soltanto una forma semiacquatica, il singolare *Ornithorhynchus anatinus*, e alcune forme scavatrici mirmecofaghe, gli Echidni. È evidente come non si possa parlare nel loro caso di animali strettamente ipogei e neppure con occhi degradati. Gli occhi degli Echidni soprattutto, e in parte quelli di *Ornithorhynchus*, accusano piuttosto, secondo GRESSER e NOBACK (2), delle spiccate caratteristiche non mammalogiche. Vi fu descritta nei primi una sclerotica contenente tuttora una larga lamina convessa di cartilagine, «a coppa», carattere insolito nei Mammiferi ma ordinario nei Pesci, negli Afibi e nei Sauropsidi. Grossi noduli di cartilagine esisterebbero altresì nella sclerotica di *Ornithorhynchus*.

I Marsupiali, noti per il loro polimorfismo filetico, accanto a molti tipi corridori, saltatori, arrampicatori e arboricoli, hanno invece

prodotto una vera stirpe ipogea, con organi visivi totalmente degradati, sottocutanei: quella delle Talpe marsupiali, o *Notoryctidae*, confinate nelle pianure aridissime, intuocate e sabbiose dell'Australia centro-settentrionale. Anche per gli occhi rudimentali piccolissimi di *Notoryctes*, con retina a strati irricognoscibili, con vitreo e cristallino assenti e con sclero-corioidea e cornea indistinte, potremo segnalare bensì come interessante reliquato arcaico la presenza dei noduli cartilaginei scleroticali (SWEET) (3).

Gli Oritteropi (*Tubulidentata*), i Pangolini (*Pholidota*) e gli *Xenarthra* del Nuovo Mondo (Armadilli, Bradipi e Formichieri) non sembrano offrirci alcun esempio di elementi esclusivamente sotterranei o comunue con apparecchio della vista atrofico. Anche gli occhi del famoso *Chlamydomorphus* dei distretti sabbiosi dell'Argentina e della Bolivia, tra gli Armadilli, non risultano affetti, per quanto si sa, da speciali segni di degradazione.

Passando ai Cetacei, potremmo paradossalmente dir di loro col ROCHON-DUVIGNEAUD che « non è in realtà il loro occhio che è divenuto troppo piccolo nel suo sviluppo quanto il loro corpo che si è fatto troppo grande » (4). In queste forme fluviali o pelagiche, a parte l'enorme sproporzione rispetto alla mole corporea, talora gigantesca, gli organi visivi sono d'altronde presso che normali, anatomicamente parlando, con l'unica ma interessantissima e quasi incomprensibile eccezione del *Platanista gangetica*, il delfino « cieco » dei grandi fiumi fangosi dell'India, in cui l'ANDERSON (5) descrisse occhi minutissimi e totalmente regrediti, privi di cristallino, con cornea appiattita dotata di strutture ghiandolari, con sclerocorioidea indistinta e con nervo ottico atrofico, rappresentato appena da un esilissimo cordoncino. D'altre famiglie e ordini a vita acquatica, quali i Siremidi e i Pinnipedi, non appaiono finora conosciuti fatti evidenti di degradazione dell'apparecchio della vista. Lo stesso possiamo osservare per la totalità dei Carnivori, per i numerosi tipi degli Ungulati, tra cui son note le mediocrissime attitudini visive dei Rinoceronti e dei Tapiri, e per i Primati. Particolare è il caso dei Chiroteri. Essi posseggono globi oculari molto modesti, ma relativamente più voluminosi di quelli umani, in rapporto alla loro gracilissima statura. La struttura anatomica non vi offre niente di eccezionale, nè si hanno fatti apprezzabili di degenerazione o di atrofia. Tuttavia quei minuscoli volatori notturni, dotati di speciali capacità sensoriali, forse in relazione a un ipotetico « sesto senso », localizzato, credesi, nella regione dei canali semicircolari, non par-

rebbero servirsi quasi affatto dei propri organi della vista nella loro vita di relazione; nè lascerebbero alcun dubbio in proposito le celebri esperienze di SPALLANZANI, recentemente controllate dal ROBILLINAT.

Ed eccoci infine ai Roditori e agli Insettivori, ove sembra aver trovato la sua più alta espressione quanto v'era di tendenze filetiche nei Mammiferi verso una specializzazione estrema per la vita nel sottosuolo e insieme verso la regressione accentuata, spesso con carattere ortogenetico, delle strutture dei loro apparecchi visivi. Spalacidi, Batyergidi, talune forme di *Microtinae* e di Ottodontini tra i primi, Talpidi, Crisocloridi e alcuni Sorecidi e Centetidi tra i secondi, non mancano pertanto di presentarci un quadro assolutamente uniforme del proprio *habitat* e dei propri costumi. Così i tortuosi cunicoli degli *Spalax* non diversificano da quelli ben noti delle Talpe, delle Crisocloridi e delle analoghe gallerie dell'*Anurosorex assamensis*; così l'esistenza sotterranea degli Eterocefali di Somalia, dei *Georhynchus* e degli *Heliophobius* del Capo non sembra certo assumere apetti diversi da quella degli Ctenomi del Brasile o degli altri Ottodontini scavatori del Sud America.

Quanto però alle condizioni di degradazione dell'apparato visivo occorre subito precisare che in tutte le suddette forme, ecologicamente equivalenti, non si riesce affatto a trovar tracce di una qualche azione induttrice ambientale comune, tale da render ragione, in un diretto rapporto di causa-effetto, di eventuali e uniformi modificazioni strutturali (per arresto di sviluppo o per regressione), ivi insorte in aderenza al principio della naturale congruenza della specializzazione con l'*habitat*. Vi è nota invece una *diversità fortissima nelle strutture degradative specializzate dell'occhio e dei suoi annessi*, sia pure in tipi perfettamente rassomiglianti per altre e vistose conseguenze morfologiche e caratterizzati da identica ecologia. Diversità che dà per altro chiari segni di essere piuttosto dettata da fattori sistematici intrinseci, corrispondendo entro certi limiti, in ogni stirpe, a particolari deviazioni degenerative dei vari organi dell'apparecchio visivo attorno ad un dato piano fondamentale d'organizzazione riferibile ad un tipo morfologico « medio e non specializzato », caratteristico di ciascun grande gruppo.

Ciò può essere meglio spiegato con qualche esempio. Nei Roditori il cristallino, enorme e quasi sferico, con scarso potere d'accomodamento, sembra generalmente accompagnarsi, anche partendo da forme normali non degradate (*Mus*, *Rattus*, *Sciurus*, *Jaculus*, *Cavia*, ecc.) alla *decisa riduzione dello spazio riempito dall'umore*

acquoso della camera anteriore, sì che lievissima vi risulta spesso la distanza tra la cornea e la capsula della lente. Ora, in tutte quante le loro forme più o meno degradate, questa caratteristica anatomica non soltanto si mantiene ma si accentua (vedi fig. 1). Ridottissima già nelle Arvicole, in *Heterocephalus glaber*, in *Georchychnus hottentotus*, negli *Ctenomys*, nelle numerose specie di Topi del bambù (*Khizomys*) e in talune forme di Topi del bambù radicolosi africani (*Tachyoryctes ruddi badius*), la camera anteriore sembra rendersi in certi casi addirittura virtuale (*Tachyoryctes cheesmani*, *Octodon degus*), aderendo allora il cristallino alla superficie posteriore della cornea. Essa giunge finalmente ad obliterarsi del tutto negli *Spalax* (vedi fig. 1), dalle palpebre saldate, in cui più non esistono soluzioni di continuità tra la rozza cornea appiattita e la lente, ridotta ormai a un ammasso informe di cellule disordinate, con larghi spazi interposti pieni di detriti in disfacimento (6).

Ma se questa è la netta tendenza ortogenetica dei roditori microftalmi, dovremo d'altra parte rilevare come essa segua delle vie diametralmente opposte negli Insettivori. Vi si può infatti segnalare, partendo da tipi all'incirca normali, la costante persistenza di una spaziosa camera anteriore, esagerata anzi in talune forme dal crescente aumento della curvatura corneale, che può condurre in definitiva al vistoso fenomeno della « cheratoconia » della Talpa (vedi fig. 1). V'è dunque da chiedersi quale sia stata l'eventuale azione selettiva dell'ambiente, nell'uno o nell'altro senso dell'ortogenesi. Se tra i mutanti originari la cernita naturale fosse stata per qualche recondito motivo favorevole a degli Spalacidi con disposizione all'obliterarsi della camera anteriore, perchè nelle stesse regioni, e presso a poco nei medesimi ambienti ecologici sotterranei (Balcani, Russia, Asia Minore), essa avrebbe raggiunto degli effetti opposti nei Talpidi o nei Soricidi, che avrebbero visto al contrario prevalere delle linee genetiche con esagerazione della convessità della cornea e dello spazio della camera anteriore? Perchè tali tendenze esagerative fletiche opposte ci risultano peculiari rispettivamente dei Roditori e degli Insettivori, tanto che non ci consta fin qui esistere fra i primi alcun tipo con cornea cheratoconica, nè tra i secondi alcun tipo, neppure tra le degradatissime Crisocloridi, con camera anteriore assente e con cornea saldata al cristallino? Senza volere punto negare il meccanismo della selezione naturale delle linee pure genetiche, è senza dubbio una strana scelta quella che ha ristretto ad un solo *phylum* tutte le possibilità di sopravvivenza per

i portatori di un così definito carattere degradativo, confinando invece ogni possibilità positiva per i portatori del carattere opposto addirittura in tutte le famiglie, generi e specie ipogee di un altro e ben distinto ordine! Viene pertanto da pensare che una selezione così apertamente sistematica debba essersi probabilmente esercitata su di un materiale genetico già di per sé orientato verso una propria direzione evolutiva, essendo verosimilmente regolata da cause interne la comparsa dei nuovi caratteri e l'ampiezza della loro variabilità, che riteniamo entro certi limiti non casuali, ma caratteristici e peculiari per ogni gruppo, nelle loro possibilità fletiche.

Caso abbastanza significativo è pure quello degli Eteroccfali delle sabbie desertiche somale, dei quali ebbi in esame un buon numero di esemplari. Bestiole schiettamente ipogee, microftalme, ma dotate di un globo oculare che nelle sue microscopiche dimensioni non accusa per nulla quei cospicui fatti d'arresto di sviluppo così abituali in forme ad *habitat* poco diverso, quali le Talpe, gli *Anurosorex* o gli Spalaci. Il cristallino cellulare, il vitreo interamente vascolare, la retina a strati nucleari disordinati e confusi non si scorgono in *Heterocephalus*, del pari che nel vicino *Georchychnus*, dai costumi molto più epigei (7). L'ambiente eremico sotterraneo parrebbe quindi non aver permesso nei Batyergidi, in contrasto con quanto è avvenuto in tanti altri *phyla*, alcuna possibilità di conservazione di tali caratteri degradativi; supposto tuttavia che le caratteristiche idioplasmatiche del *phylum* stesso ne abbiano quasi mai consentita la realizzazione e la comparsa, per lo meno con una frequenza e con una penetranza paragonabili a quelle che debbono essere state presentate dalle Talpe e dalle Crisocloridi. Quest'ultime esistono del resto su larga parte dell'areale geografico dei Batyergidi; *Georchychnus* o *Bathyergus* e *Chrisochloris*, ad esempio, vivono assieme nel sottosuolo del Natal.

Una ortogenesi *sui generis* parrebbe ancora indicata, non certo in senso adattivo ambientale, dallo strano obliterarsi della camera anteriore dell'occhio per lo meno in qualche individuo di *Octodon degus*, animaletti terricoli argentini, viventi di preferenza alla superficie delle pampas. Mentre si può al contrario riscontrarne la persistenza, accompagnata dalla presenza d'umor acquoso, di un cristallino grande fibroso e di una retina presso che normale, in esemplari di *Ctenomys brasiliensis*, il famoso « Tuco-Tuco » descritto già da CARLO DARWIN come un deciso tipo di scavatore esclusivamente sotterraneo, con occhi assai anormali e presumibilmente degradati.

Altro carattere, invece, non facilmente spiegabile, se non forse come raro esempio di atavismo, e da me riscontrato nello *Spalax typhlus* e in *Heterocephalus glaber* (8), è la presenza nella sclerotica di entrambi di una sorta di anello cartilagineo attorno al punto d'ingresso del nervo ottico, anello complicato addirittura nel primo da un vero e proprio rudimentale « calice » di tessuto osseo, struttura istologica finora ignota nella sclerotica dei Mammiferi. Non si possono azzardare spiegazioni filogenetiche di questo curioso reperto, ma è assai degna di rilievo la ricomparsa proprio nei roditori ipogei microftalmi, di un carattere ancestrale non mammalogico, relativamente comune nei Monotremi e osservato tra i Marsupiali soltanto tra i loro tipi specializzati talpoidi. Allo stato attuale delle ricerche non mi risulta comunque esservi tracce di noduli cartilaginei anche nella sclerotica degli insettivori.

Allorchè noi parliamo di *ortogenesi* nei fenomeni degradativi dell'occhio dei Mammiferi, anche nell'ambito ristretto di un *phylum*, sarà forse opportuno precisare come non rientri certamente nelle nostre vedute l'attribuire a questa il significato letterale di *una serie continua di forme evolutive* interessate tutte dalla progressiva reazione di un loro carattere o complesso di caratteri nei riguardi di una azione naturale qualsiasi, induttrice o selettiva, o di una definita tendenza evolutiva interna del loro organismo. Preferiamo meglio identificare nelle « convergenze » evolutive di talune forme o d'interi gruppi sistematici degli esempi evidenti della cosiddetta *ortogenesi parallela*, capace di produrre in un singolo ramo o in vari rami indipendenti, purchè potenzialmente depositari di una ben riconoscibile « direzione filetica » degli stadi morfologici simili e più o meno avanzati nella loro specializzazione, confrontabili quindi e talora ordinatamente « seriabili », come se effettivamente rappresentassero degli elementi di passaggio di un medesimo ampio fenomeno trasformista.

Esempi sufficientemente dimostrativi ne vengono qua offerti dalla serie degli apparecchi della vista degli Spalacidi, famiglia rappresentata da tre soli generi — *Rhizomys*, *Tachyoryctes*, *Spalax* — ognuno dei quali costituisce infatti un « livello » indipendente di graduale degradazione, sempre secondo un piano filetico comune d'involutione e di arresto di sviluppo (ved. fig. I). Morfologicamente è facile passare dalla fase di *Rhizomys* alla fase di *Tachyoryctes* e quindi a quella di *Spalax* (crescente microftalmia; progressiva persistenza del vitreo primitivo; ipertrofia crescente dei corpi ciliari e dell'iride; successiva riduzione a tipo embriona-

le della corioidea; passaggio da un cristallino fibroso ben differenziato a un cristallino meno differenziato, con parziali caratteri degenerativi, e a un cristallino cellulare amorfo; passaggio da una retina a strati ben definiti a una retina con notevole confusione e confluenza dei vari strati nucleari e a una retina semi-embriionale, con completo arresto di sviluppo; trasformazione di una camera anteriore poco spaziosa in una camera anteriore virtuale e quindi saldatura definitiva tra cornea e cristallino; crescente rudimentalità del nervo ottico e progressiva riduzione della terza palpebra e del muscolo coanoide, con contemporanea ipertrofia della ghiandola di Harder; altrettanto facile non riuscirebbe tuttavia di collegare a vicenda nella filogenesi questi generi contemporanei, tanto distinti per posizione tassonomica. Essi occupano oggi tra l'altro dei territori del tutto separati (Asia sud-orientale, Africa orientale, Russia e Mediterraneo orientale), sebbene in passato certe loro forme affini primitive fossero presenti nell'Europa occidentale (*Rhizospalax* dell'Oligocene superiore della Limagne borbonese nel Dipartimento dell'Allier) e centrale (*Miospalax* del Miocene di Baviera), nella Cina settentrionale (Spalacidi del Pliocene e del Post-Pliocene di Choukoutien) e nelle regioni himalayane dell'India settentrionale (*Rhizomys* estinti miocenici e pliocenici, *Protachyoryctes tatroti* del Pliocene del Punjab).

Sembra perciò verosimile che per semplice *parallelismo evolutivo* ciascuna delle tre stirpi attuali degli Spalacidi abbia raggiunto con forme analoghe il proprio stadio odierno di specializzazione, realizzando nel tempo una sorta di « smistamento » o di « segregazione filetica » di taluni caratteri degradativi comuni, presenti probabilmente — ai lontani albori del loro ramo sistematico — nel « potenziale » ortogenetico originario, caratteristico del loro stipite indifferenziato ancestrale. Degno di interesse sarebbe del pari un esame comparativo degli organi della vista negli Ottodontini, veri sostituti ecologici neotropicali degli Spalacidi. Non è improbabile che vi si possa incontrare tutta una gamma di singole fasi di ortogenesi parallela, forse equivalenti a quelle ora ricordate e disposte secondo l'ordine *Octodon-Octodontomys* — *Abacomys-Ctenomys* e fino agli *Spalacopus* ipogei dei terreni arenosi e steppici del Cile, descritti come straordinariamente degradati, privi di padiglioni auricolari e di coda.

Nel quadro di un'ortogenesi parallela non mancano ancora di collocarsi le successive tappe dell'involutione dell'occhio, rispettivamente nei Sorecidi e nei *Talpidi* (9). La seconda di queste famiglie rivela comunque delle tendenze

degradative assai più spinte che nei Sorecidi, la cui serie progressiva, indicata dalle forme di *Chimarrogaie*, di *Crocidura*, di *Sorex*, di *Blarina* e di *Anurosorex*, attinge presso a poco con quest'ultimo le condizioni morfologiche della *Desmana moschata*, indubbiamente la talpa dagli occhi meno degenerati che fin qui si conosca, almeno per un certo numero di caratteri (volume relativo del globo, cristallino, retina, corioidea). Sempre nei confronti dei Sorecidi e dei Talpidi citerò infine lo sviluppo ortogenetico della ghiandola di Harder nei primi, che conduce in *Anurosorex* a una *vistosissima ipertrofia* (vedi fig. 2, 1 e 2), mentre nei secondi, a partire dallo stadio evolutivo della *Desmana*, in cui permangono alcuni lobi ghiandolari acinosi in prossimità del bulbo, si finisce col giungere al contrario al tipo di organizzazione della nostra *Talpa* e generi affini, ove si registra negli adulti secondo il LOEWENTHAL (10) una vera atrofia della ghiandola harderiana, fortemente spostata rispetto al globo oculare e addirittura addossata con pochi lobuli residui alla ghiandola parotide (vedi fig. 2, 3). Siamo con ciò ugualmente in un'ordine di fatti evolutivi difficilmente spiegabili col puro intervento delle selezioni naturali. Quello che ha valore selettivo in un *phylum* sembra non averlo nell'altro e viceversa. Inutile aggiungere che tanto gli *Anurosorex* che le Talpe (*Parascaptor leucura*) da me studiati provenivano tutti dalla medesima località, la Birmania, nè starò più oltre ad insistere sulla identità naturale quasi completa dei loro *habitat*.

Numerosi e suggestivi casi d'ortogenesi parallela possono inoltre descriversi negli annessi dell'occhio tanto dei Roditori che degli Insettivori, di cui ebbi in esame molte decine di generi e di specie, nel corso di ricerche comparative sulla presenza e sulla differenziazione della terza palpebra o nittitante e dell'apparato ghiandolare che l'accompagna (ghiandola di Harder e ghiandola nittitante) (11). Mentre il LOEWENTHAL, che già studiò il problema nei Topi, nelle Arvicole, nei Ratti, nelle Cavie, negli Scoiattoli, nei Conigli e nei Ricci preferiva interpretare l'evoluzione morfologica di questi organi come la conseguenza adattativa di un semplice processo ortogenetico improntato a « un trasformismo ordinato e causale » (12), io non sono affatto riuscito a connettere lo sviluppo della ghiandola nittitante e stenoalveolare e la sua progressiva differenziazione dalla più primitiva ghiandola di Harder con una loro effettiva congruenza con un ambiente particolare o specializzato.

Tra i Roditori possiedono pertanto (vedi fi-

gura 3) notevoli ghiandole nittitanti i Leporidi e le Marmotte, nettamente terricoli e scavatori, certe specie di Dipi (*Jaculus*, *Zapus*), veri saltatori e corridori di steppa aperta, i Ghiri (*Myoxidae*) e taluni Scoiattoli (*Sciuridae*), simplicidentati tipicamente arboricoli. Le stesse ghiandole mancano per altro negli Scoiattoli volanti (*Pteromyidae*, *Anomaluridae*) e nei *Dendromyidae*, elementi per loro definizione arboricoli, negli *Hystriidae* terrestri e negli *Erethizontidae* arrampicatori arboricoli, negli *Xerus*, nei *Citillus*, nella maggior parte degli Istricomorfi e nei Muridi, tutti scavatori terricoli, nelle *Alactaga* e nei Gerbilli tra i corridori d'ambiente eremico. Tra gli Insettivori si hanno cospicue ghiandole della terza palpebra nelle Tupaie orientali, in prevalenza arboricole, e degli abbozzi di lobuli stenoalveolari assai meno evoluti negli Erinaceidi paleartici; abbozzi mancanti bensì nei Sorecidi, e nei Centetidi di Madagascar, vere forme « vicarianti ecologiche » dei nostri ricci nella grande isola australe.

Ove se ne escluda dunque l'eventuale sviluppo in rapporto ad una particolare specializzazione ambientale, la comparsa e la distribuzione della ghiandola nittitante in questi due ordini di Mammiferi parrebbe come al solito ricondurci ad un probabile manifestarsi ordinato nella loro filogenesi di una medesima tendenza evolutiva, limitata — come già prima dicemmo — nelle sue conseguenze terminali morfologiche dal « potenziale ortogenetico » originario, proprio dei remoti antenati dei Roditori e degli Insettivori. Leporidi, Marmotidi e Myoxidi avrebbero avuto così in sorte del pari che le Tupaie, nella segregazione filetica dei determinanti dei molti loro caratteri sistematici, l'attitudine genetica a realizzare una ghiandola nittitante relativamente perfezionata. Livelli morfologici abbastanza elevati avrebbe pure attinto lo stesso processo ortogenetico nei Ricci, negli Sciuridi e nei Dipodidi, attraverso stadi successivi e indipendenti di passaggio, tuttora riconoscibili. Ma in certe forme, quali i *Lemmus* tra i Muridi o gli *Ctenomys* tra gli Ottodontidi, non si sarebbe superata la fase assai più modesta della comparsa di qualche « isolotto » stenoalveolare sieroso tra i lobuli acinosi del parenchima della ghiandola di Harder; altri gruppi poi, ancor più numerosi, sarebbero stati contrassegnati fin dalle origini dalla completa mancanza di un qualunque stadio di differenziazione.

Giustamente interpretata dal SARDEMANN (13) come carattere più evoluto, assente, sembra, negli ordini più bassi dei Mammiferi, ma predominante negli Ungulati ed esclusiva nei Carni-

vori e nei Primati nei confronti della stessa ghiandola di Harder, che finisce col soppiantare, la ghiandola nittitante assegnerebbe quindi per il suo significato macroevolutivo una posizione intermedia ai Roditori e agli Insettivori, sulla base della sua distribuzione sistematica parziale in entrambi i gruppi. Significativa è anzi tra gli Insettivori la constatazione che gli esempi maggiormente evidenti delle ghiandole della terza palpebra o nittitanti vengano proprio accusati dalla Tupaie, di cui furono frequentemente posti in relazione gli incerti e polimorfi caratteri morfologici con quelli delle Proscimmie viventi e dei loro predecessori eocenici (*Plesiadapidae*).

Dell'interesse sistematico rappresentato dalle caratteristiche evolutive, normali e degradative, dell'apparecchio della vista, testimonieranno finalmente anche gli ultimi, seguenti esempi.

Nel gruppo dei Centetoidea si verifica una singolare disposizione anatomica dell'apparato diottrico che non esitai a definire come « disarmonica » (14). Accanto a una grossa lente biconvessa, regolarmente differenziata in fibre, essi conservano infatti un vitreo prettamente embrionale, con cospicui rami dell'arteria jaloidea e relativi plessi capillari pericristallinici, condizione evidentemente sfavorevole alla nitidezza della visione e connessa indubbiamente alla persistente microftalmia di questi animali, considerandosi negli adulti l'esistenza di un vitreo definitivo come « fattore essenziale del volume e della tensione dell'occhio » (15). Ora la « disarmonia del diottrico » dei Centetidi sembra effettivamente distribuita in tutto quanto il gruppo, indipendentemente dai diversi indirizzi ecologici. Essa si ritrova sia negli spinosi Tanrec terricoli, sia nel robusto *Potamogale velox* nuotatore piscivoro dei grandi fiumi e dei torrenti ovest-africani, sia negli *Oryzoryctes* ipogei delle risaie malgascce, sia nel minutissimo *Geogale aurita*, cacciatore silvicolo dei piccoli corsi di acqua.

Nella stirpe degli Erinaceidi l'ortogenesi si manifesta chiaramente nella terza palpebra, ma secondo uno schema morfologico costante, mediante i due stadi successivi di *Gymnura suilla* e di *Erinaceus* (vedi fig. 3, 2 e 3). Sebbene nella prima non si abbia ancora la differenziazione istologica della regione superiore della ghiandola di Harder in ghiandola nittitante sierosa, questa vi è già distintamente preannunziata dal precoce separarsi dai lobi acinosi harderiani di un ammasso lobulare anteriore, con propri sbocchi dei condotti escretori. Si ha in entrambi i generi una ghiandola accessoria stenoalveolare, identica, e nella stessa posizione anatomica;

analogo ne è poi l'aspetto topografico della ghiandola di Harder, ove si eccentui l'eccezionale abbondanza di tessuto adiposo inter e intra lobulare in *Erinaceus*, che vi separa con larghi spazi di grasso interposti i tuboli acinosi.

Per terminare con i Roditori, ne ricorderemo gli *Sciuridae*, che ci presentano un gruppo di forme sud-asiatiche (*Nannosciurus*, *Heterosciurus*) sprovviste di ghiandola nittitante e un gruppo di forme olartiche (*Sciurus*, *Neosciurus*) ove si manifesta invece in pieno la comparsa dei lobuli stenoalveolari. La localizzazione sistematica e geografica di tale carattere è sintomatica: notevoli appaiono infatti le affinità tassonomiche tra i sottogeneri o generi eurasiatici e nord-americani di *Sciuridae* anche nei confronti dei congeneri o generi affini del gruppo degli Scoiattoli orientali.

Concludendo la nostra rapida scorsa attraverso alcuni degli aspetti più caratteristici della specializzazione dell'apparecchio della vista nei Mammiferi, vorremmo porre soprattutto in evidenza l'interesse sempre vivo che il criterio morfologico può continuare a destarci e gli utili elementi di valutazione che esso non cessa ancora di offrirci, nel vasto e tanto oscuro campo della macroevoluzione. Questo pure in un'epoca in cui, nel dominio della ricerca, il problema della funzione sembra decisamente imporsi, e con giuste ragioni, sull'ormai classico problema della forma.

Forma e funzione non sono del resto che due aspetti inscindibili di un'unica realtà biologica, e il loro intimo substrato evolutivo a niente altro riconduce se non a delle trasformazioni ordinate, progressive e irreversibili, di quell'insieme di « edifici » biochimici, così complessi e così caratteristici, costituenti la vera natura « sistematica » di ogni vivente. Edifici biochimici a loro volta condizionati, ci sia permesso di aggiungere col FLORKIN, a proposito dei suoi recenti e geniali concetti sull'evoluzione biochimica (16), « par la nature et la propriété de ses éléments submicroscopiques et moléculaires ».

È perciò là, nei multiformi e innumerevoli modelli biochimici della vita, fino dalle sue ignote origini in instancabile movimento di modificazioni e di degradazioni irreversibili nello spazio e nel tempo, che debbono ricercarsi le basi materiali organiche delle successive realizzazioni filogenetiche del binomio forma-funzione. All'aspetto molecolare e submolecolare specifico di ogni idioplasma finisce col richiamarsi, in ultima analisi, quello che spesso schematicamente e praticamente ricordammo come « piano fondamentale di organizzazione », come

quel modello « interno », cioè, che condiziona inevitabilmente in ogni *phylum* lo « smistamento » e la comparsa dei caratteri e il loro destino ortogenetico, spesso nel quadro non accidenta-

le di convergenze e di parallelismi morfologici, e pur sottostando alle leggi quantitative genetiche entro un intervallo non troppo ampio delle loro trasformazioni.

(1) STOCKARD C. R.: *The structure of the vertebrate eye as an index of developmental deficiencies: with the bearing on recent inheritance studies.* American Natur., LVIII, 654, 1924.

(2) GRESSER E. B. and NOBACK C. V.: *The eye of the Manotreme, Echidna hystrix.* Journ. of Morph. 53, 1935.

(3) SWEET G.: *Contribution to our knowledge of the anatomy of Notoryctes typhlops Surtl.* 3. The eye. Q. J. Micr. Sc. London, 2, 50, 1906.

(4) ROCHON-DUVIGNEAUD A.: *Les yeux et la vision des Vertébrés.* Masson, Paris, 1943.

(5) ANDERSON J.: *Anat. and Zool. Researches Exped. to Western Yunnan.* London, 1878.

(6) HANKE V.: *A. Ophthalm.* 57, 1900.
— SZAKÁLL J.: *Das Auge der Blindmaus.* Math. Natw. Bericht. Ungh. Leipz. 20, 1905.

— CEI G.: *Ortogenesi parallela e degradazione degli organi della vista negli Spalacidi.* Monit. Zool. Ital., LV, 7-12, 1946.

(7) CEI G.: *L'occhio di Heterocephalus glaber Rüpp.* Monit. Zool. Ital., LV, 7-12, 1946.

— *Note oftalmologiche comparative sopra alcuni piccoli Mammiferi delle collezioni del Museo Civico di Storia Naturale di Genova.* Ann. Mus. Civ. Genova, (in corso di pubblicazione).

(8) CEI G.: *Sur la présence de tissu osseux et de tissu cartilagineux dans la sclérotique de quelques Mammifères placentaires.* Bull. Hist. appl., Lyon, 6, 1946.

(9) CEI G.: *Morfologia degli organi della vista negli insettivori. II. Sorexidi e Talpidi.* Arch. Ital. Anat. Embr., LII, 1, 1946.

(10) LOEWENTHAL N.: *Weitere Beobachtungen über die Entwicklung der Augenhöhlendrüsen.* Anat. Anz., 49, 1916-17.

— *Les glandes de l'orbite chez les Muridés; le Campagnol et la Taupe.* C. R. Ass. Anat. Paris, 26, 1931.

— *Contribution à l'étude des rapports mutuels et des transformations des glandes de l'orbite chez les Mammifères.* Arch. Anat. Hist. Embr. Strasbourg; 14, 1931.

— *De la signification des lobules glandulaires qu'on rencontre à la limite externe de l'orbite chez la Taupe.* Arch. Anat. Embr. Strasb., 15, 1932.

(11) CEI G.: *Prime notizie e considerazioni sull'occhio di Idiurus zenkeri e su i suoi organi accessori.* Atti Soc. Tosc. Sc. Nat., LIII, 1946.

— *La différenciation de la glande nyctitante et sa signification phylétique dans les Insectivores et les Rongeurs.* Mammalia, Paris, XI, 1947.

(12) LOEWENTHAL N.: *De la différenciation d'une glande nyctitante vraie chez les Rongeurs.* Bull. Hist. appl. Lyon, X, 1933.

(13) SARDEMANN: *Zool. Anz.*, 7, 1884.
— *Berich, Natur. Gesell. Freiburg*, 3, 1887.

(14) CEI G.: *Morfologia degli organi della vista negli insettivori. I. Centetidi e Potamogalidi.* Arch. Ital. Anat. Embr., LII, 1, 1946.

(15) ROCHON-DUVIGNEAUD A.: (op. citata).

(16) FLORKIN M.: *L'évolution biochimique.* Masson, Paris, 1944.