

Art. n° A 26 – La RIGENERAZIONE: TUTTO DACCAPPO

CONCETTI FONDAMENTALI

Nel Lessico Treccani, alla voce “Rigenerazione”, si legge: “Il riprodursi, in un organismo animale o vegetale, di parti, organi o tessuti traumatizzati o perduti, sperimentalmente o accidentalmente”.

In PEARSE V. e J. e BUCHSBAUM M. e R. (Invertebrati viventi – Zanichelli, Bologna, 1993) leggiamo: “Capacità di rinnovare tessuti e riparare danni, almeno fino ad un certo punto, ... (capacità) universale nel mondo animale”.

Un altro moderno trattato (STORER T. I. et al. – Zoologia – Zanichelli, Bologna, 1982) dice semplicemente “Sostituzione o riparazione di parti perdute per mutilazione o per altre cause”.

Analogamente, in “Encarta”(Microsoft): “Capacità di un organismo vivente di fare ricrescere una parte del corpo che è stata danneggiata o persa”.

Addirittura, in certi Invertebrati, l'intero organismo può venir riprodotto da un frammento di esso, come vedremo.

Anche le piante sono in grado di rigenerare fusti, foglie e fiori, almeno finché le radici sono ancora attive, vitali.

Fin qui, si descrive la rigenerazione come la capacità di riparare una perdita, qualunque ne sia la causa.

Al di là di queste definizioni sintetiche, conviene però ampliare questo concetto precisando che, per rigenerazione, si può intendere la capacità di tutti gli esseri viventi di **generare** (da un uovo, una spora, una gemma o simili) di **riprodurre** (in più esemplari, senza processi sessuali) e **conservare** (anche dopo un trauma) la propria struttura e la propria forma.

Dunque:

- 1) “generare”, a partire da un germe, un individuo adulto completo, e qui si comprende nella definizione di rigenerazione anche l'intero sviluppo embrionale;
- 2) “riprodurre”, creare altri individui simili all'originale, al di fuori del normale processo sessuale (riproduzione agamica/vegetativa);
- 3) “conservare”, cioè riparare una perdita e ricostruire la parte mancante. E questo sarebbe il significato più stretto di “rigenerazione”.

Allora, occorre ampliare il concetto di rigenerazione poiché, sia nel mondo animale che in quello vegetale, nel normale sviluppo embrionale, inteso come trasformazione di un uovo fecondato in embrione e poi in adulto, si presenta sempre la formazione di organi nuovi partendo da una cellula non differenziata¹, priva di strutture particolari.

E ancora: da un individuo è possibile ottenere altri individui per sviluppo autonomo di parti ancora integre di un “genitore”: è la cosiddetta “riproduzione vegetativa”, che avviene per **scissione** del “genitore” in più parti o per **gemmazione** da abbozzi (“gemme”) che emergono dall'organismo di partenza. Di questo riparleremo.

La rigenerazione è dunque la capacità di un vivente di: 1) Svilupparsi da una sola cellula, 2) Produrre altri individui simili a sé senza ricorrere alla sessualità. 3) Riparare le perdite (spontanee o traumatiche). Dunque, comunque, capacità di formare parti nuove, tessuti od organi: morfogenesi².

¹ Differenziamento = Trasformazione di una cellula, tessuto od organo dalla condizione iniziale (struttura e funzione comune a tutte le cellule o tessuti all'inizio dello sviluppo) alla condizione finale (struttura e funzioni mature in vista del funzionamento generale dell'organismo adulto). Passaggio da un'organizzazione omogenea (primitiva o embrionale) ad una multiforme, matura ed eterogenea.

² Morfogenesi: da “*morphé*” = forma, e “*genesis*” = nascita. Processo di formazione degli organi e delle strut-

Nel caso 1) (sviluppo di un embrione da un uovo fecondato = “ontogenesi”³), si parte da una cellula totipotente.

Nel caso 2) (suddivisione di un organismo maturo in più individui o produzione di un nuovo individuo da un organo di un “genitore”), si parla di proliferazione di un intero individuo.

Nel caso 3) (riparazione di una perdita), si parte da tessuti già differenziati e maturi per produrne dei nuovi. È questa la rigenerazione in senso stretto.

Tutti questi fenomeni, a volte contemporanei, si possono riassumere nel concetto seguente: capacità o tendenza di tutti gli esseri viventi a creare, moltiplicare, riformare e conservare la propria forma adulta ed integra.

Per entrare con qualche dettaglio nel nostro argomento, cominciamo allora da un breve sguardo allo **sviluppo embrionale**⁴ in generale (caso 1).

Si può dire che ogni gruppo di specie simili, piccolo o grande, mostra una diversa modalità di sviluppo; ci basti fermarci ai fenomeni generali.

Cominciamo col dire che, tranne poche eccezioni, forse dovute ad un tardivo adattamento a condizioni d’ambiente particolari, ogni essere vivente si sviluppa a partire da un uovo fecondato (“zigote”⁵), risultato della fusione di due “gameti”⁶ con valore sessuale diverso. In fondo, lo zigote è una semplice cellula, dotata di un nucleo normale e di qualche struttura speciale nel citoplasma⁷ (edi in questa serie l’art. n° 25 [“Cellule e tessuti”]). Nello zigote non esistono strutture o abbozzi di nessun genere che possano far pensare agli organi che, durante lo sviluppo, ritroveremo nell’embrione e poi nell’adulto. Si tratta di materiale “non differenziato” (vedi la nota 1) alla pagina precedente), omogeneo, non strutturato.

Il fatto che, da un materiale così indifferenziato, si formi un organismo adulto, completo di tutti i suoi organi (“organogenesi” o “morfogenesi”), rappresenta un fenomeno molto complesso ed uno dei problemi più articolati di tutta la biologia.

Agli inizi del ‘600 era diffusa la teoria del “**preformismo**” secondo cui tutte le strutture dell’embrione sarebbero “preformate”, anche se invisibili, nell’uovo o nello spermatozoo. Il medico inglese William Harvey (1578–1657), poi il tedesco Kaspar Friedrich Wolff (1734–1794) ed altri introdussero invece il concetto di “**epigenesi**”⁸, oggi generalmente accettato, secondo cui le strutture embrionali si formano, gradualmente, da materiale indifferenziato.

Durante lo sviluppo embrionale si osserva sempre (tranne casi patologici o traumatici) che ogni organo si forma al posto giusto, nel giusto numero, con la giusta struttura: alla fine “tutto funziona”.

Ecco il grande problema: perché ogni porzione dell’uovo, nel suo successivo accrescimento, costruisce la “giusta” struttura, anche se il materiale di partenza non contiene alcuna struttura visibile? Come fa un materiale omogeneo a diventare finemente, e correttamente, strutturato? Quali sono le informazioni che ogni territorio dell’uovo riceve per svilupparsi (al posto giusto, una volta sola, senza duplicazioni) nel modo corretto?

Qui occorre introdurre il concetto di **correlazione**.

Sia pure riferendosi al mondo vegetale, C. Cappelletti (Trattato di Botanica – 3^a ediz. –

ture definitive in un organismo in via di sviluppo o di rigenerazione. Consiste in una forte sintesi proteica in vista delle strutture differenziate dell’organismo adulto.

³ Dal greco: “*eimi*” (participio passato: “*on ontos*”) = essere, e da: “*gignomai*” = nascere.

⁴ In senso più stretto, lo sviluppo embrionale è solo la prima fase dell’ontogenesi, che termina colla schiusa dell’uovo o con il parto. Tale fase deve essere seguita da uno sviluppo post-embriionale, fino alla condizione adulta. Infatti, dopo la schiusa dall’uovo od il parto vi sono specie con prole autosufficiente (“prole atta” – pulcini e gazzelle, ad es.) e non autosufficiente (“prole inetta” – molti uccelli e felini, ad es.), per cui la prima fase dello sviluppo embrionale dovrebbe estendersi fino al conseguimento dell’autosufficienza.

⁵ Dal greco antico: “*zigotos*” = aggiogato/accoppiato.

⁶ Dal greco “*gameo*” = sposare.

⁷ Dal greco “*kitos*” = cavità, e “*plasma*” = cosa plasmata, forma. Il citoplasma è il contenuto di ogni cellula, escluso il nucleo.

⁸ Epigenesi: Sviluppo graduale di strutture differenziate a partire da materiale embrionale morfologicamente omogeneo. Da: “*epi*” = sopra, di più, e da: “*genesis*” = nascita.

UTET, Torino, 1975, pag. 1110 e segg.) ne dà una definizione che chiarisce bene il concetto:

“Fra le singole cellule che si riuniscono per formare un organismo superiore differenziato, devono esistere correlazioni molto strette, senza le quali un organismo pluricellulare è inconcepibile: le correlazioni hanno importanza decisiva nei processi dello sviluppo, che grazie ad esse si svolgono in modo coordinato. Le neoplasie (tumoriali), come quelle che si osservano nel cancro del melo, denotano che le correlazioni non sono per nulla rispettate e da ciò l’irregolarità della loro forma.”

Una tale definizione si attaglia perfettamente anche al mondo animale e, come vedremo, anche ai fenomeni della rigenerazione.

Da notare che il concetto di correlazione, come sviluppo coordinato, è implicito nel fatto che un organismo mostra (salvo casi patologici o traumatici) ogni organo nel corretto numero e nella corretta sede, ed inoltre non cresce mai oltre una certa soglia: anche gli organismi che sembrano “a crescita illimitata” (pesci, anfibi, rettili, piante perenni) non sono immortali: esiste una senescenza ed una taglia limite.

Entrare nei dettagli sarebbe impossibile in questa sede, ma le “correlazioni” sono da intendere come influenze reciproche fra cellule e tessuti che spingono ogni parte dell’embrione ad evolvere in una direzione precisa, senza errori di posizione, di orientamento, di struttura, ecc.

Queste “influenze” sono certamente di natura chimica – anche se non sono da escludere influenze meccaniche, nel senso che ogni territorio embrionale perlomeno comprime quelli vicini. Tali sostanze si possono comprendere nel concetto di “enzimi”⁹, cioè di catalizzatori¹⁰ biologici. Questo significa che ognuno dei primi blastomeri¹¹ dell’embrione è spinto a trasformarsi in un certo modo ed inibito dal trasformarsi in modo diverso a causa delle sostanze provenienti dalle cellule vicine. Una specie di “gioco di squadra” per cui ogni elemento agisce in modo da coordinare ogni proprio cambiamento in vista di un risultato finale che riguarda tutto l’insieme. La formazione di un adulto risulta da una rete fittissima di coordinamenti fra ogni sua parte, in ogni momento dello sviluppo.

Per intenderci, quando una certa regione dell’embrione forma un certo osso in una certa posizione, per es., qualcosa gli impedisce di formarne un altro, magari diverso ed in diversa posizione. Rete fittissima di induzioni e di inibizioni. Una specie di attivazione e disattivazione selettiva, in una sequenza programmata da geni diversi.

Una delle teorie formulate in passato, ancora valida in linea di massima, è quella dei “gradienti assiali” di Child¹² secondo cui, lungo l’asse cefalo-caudale dell’embrione, si forma un **gradiente**, una variazione graduale, nella concentrazione di certi enzimi, attivatori o inibitori, che dirigono l’organogenesi¹³ coordinata. Vi sarebbero anzi due gradienti di due diversi enzimi o gruppi di enzimi: uno con un massimo dal lato del capo, l’altro dal lato della coda.

Altri autori ipotizzano un gradiente dell’attività metabolica complessiva, legato alla sintesi delle proteine specifiche di ogni territorio, o un gradiente degli enzimi ossidasi, od un gradiente cefalo-caudale dello stesso potere rigenerativo, con **dominanza** della regione cefalica.

⁹ Dal greco: “en” dentro, e “zime” = fermento.

¹⁰ Dal greco: “kata” = in basso, sotto, e “lisis” = scioglimento. Un catalizzatore è una sostanza che accelera od inibisce una reazione chimica senza parteciparvi direttamente, cioè senza consumarsi.

¹¹ Blastomero: da: “blasté” = germe, e “mèros” = parte. Ognuna delle cellule derivate dalla divisione dell’uovo dopo la fecondazione. Tali cellule si possono considerare cellule staminali o totipotenti, poiché sono teoricamente in grado di trasformarsi in un qualsiasi tipo cellulare dell’organismo adulto.

¹² Charles Manning Child, biologo americano (1869–1954).

¹³ Organogenesi: processo di differenziamento ed accrescimento degli organi durante lo sviluppo embrionale. È sinonimo di “morfogenesi” (pagina 1, nota 2).

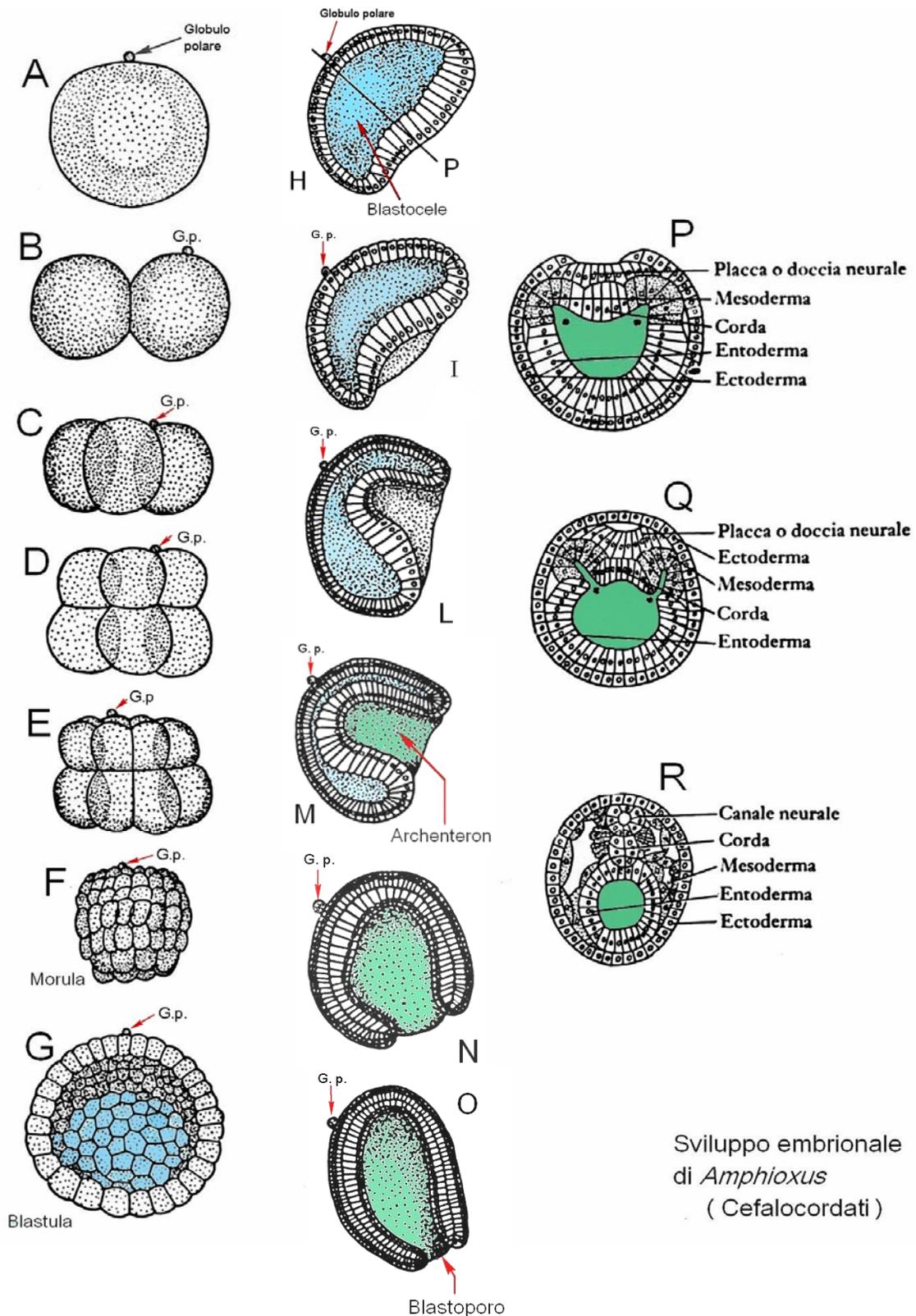


Fig. 1 – Schema dello sviluppo embrionale comune a molti animali. Le figure da G ad O comprese mostrano una sezione longitudinale dell’embrione; da P ad R si vede una sezione trasversale.

Si può parlare di “**gastrula**” dallo stadio L in poi.

“G.p.” indica il globulo polare, che è una delle tre cellule che si formano durante la maturazione di ogni uovo, e che degenerano presto. “P” (nel dettaglio H) indica l’asse cefalo-caudale dell’embrione.

Pensiamo ora che tutti i blastomeri, derivando per semplice divisione dall’uovo fecondato, rappresentano un clone, nel senso che contengono tutti lo stesso corredo di cromosomi, quindi di DNA. Sappiamo che il DNA, attraverso molecole di RNA messaggero (mRNA), dirige la formazione di molecole proteiche specifiche. Ogni abbozzo di ogni tessuto od organo acquista le proprietà strutturali

e funzionali che gli competono poiché nel citoplasma di ogni sua cellula si formano le proteine corrispondenti: basti pensare alle fibrille contrattili del tessuto muscolare, all'osteina delle cellule ossee, ecc. Sembra che tale fenomeno sia regolato da uno specifico gruppo di geni, detti geni omeotici. Questi presiedono alla sintesi di particolari enzimi, che hanno un effetto di controllo sull'attività delle altre cellule, e ne determinano la specializzazione in un senso piuttosto che in un altro. In particolare, la specificazione delle strutture del corpo degli animali pluricellulari lungo l'asse antero-posteriore (dalla regione cefalica a quella caudale) avviene durante lo sviluppo ad opera dell'attivazione differenziata di un particolare insieme di geni omeotici, chiamati geni *hox*¹⁴.

NB: la sintesi proteica diretta dal mRNA non altera le sequenze del DNA.

Conviene ora descrivere sommariamente lo sviluppo embrionale degli animali prendendo come esempio quello dell'Anfiosso (Cefalocordati), che una volta era comune anche nel Mediterraneo col nome di "zumpariello" o "lancetta" – è una specie di pesciolino assai primitivo, di una decina di centimetri di lunghezza – senza scheletro, ma dotato per tutta la vita di corda dorsale¹⁵.

Abbiamo già detto che ogni gruppo di specie simili segue un diverso percorso embrionale, ma qualche dettaglio nello schema di sviluppo embrionale dell'anfiosso potrà darci comunque una visione generale del fenomeno.

Ora, quando la prima cellula di un organismo pluricellulare comincia a dividersi ripetutamente per mitosi, essa origina una masserella compatta di cellule (**morula**¹⁶): vedi la fig. 1, F.

Crescendo, all'interno di questa massa si forma una cavità e, a poco a poco, tutti i blastomeri si dispongono alla periferia in strato unico, attorno a questa cavità centrale, chiamata **blastocoele**¹⁷ (fig. 1, G–M). A questo punto, l'embrione forma una vescica chiamata **blastula**¹⁸.

Col tempo, il blastocoele si riduce più o meno completamente poiché la parete della blastula s'infossa dal lato che diverrà la coda dell'animale ("polo vegetativo")¹⁹ (fig. 1, I – M). In questo modo la blastula diventa una vescica a doppia parete (**gastrula**²⁰) ma, nel punto dell'invaginazione, rimane un foro detto **blastoporo** (fig. 1, M – O). I due strati cellulari della gastrula si chiamano **foglietti** (ectoderma²¹ ed endoderma²², rispettivamente esterno ed interno) ed in questo stadio si dice che l'embrione è "didermico". La cavità interna della gastrula rappresenta l'abbozzo dell'intestino e si chiama **archenteron**²³.

In seguito, dal tetto dell'archenteron, si staccano due masse laterali inizialmente a forma di sacca, da cui avranno origine molti organi interni; si parla di un "terzo foglietto", intermedio agli altri due, detto **mesoderma**²⁴. L'animale diventa "triblastico". Tranne i Celenterati ed i Poriferi (spugne), tutti gli animali attraversano un fase triblastica.

¹⁴ Il fatto che questo processo sia controllato da geni simili in animali molto diversi, dai plattelminti all'uomo, suggerisce un'origine evolutiva comune di tutti questi animali. Benché le piante non presentino lo stesso modello di sviluppo, l'organizzazione spaziale di molte parti delle piante superiori è specificata in modo analogo da un differente insieme di geni, chiamati **mads**.

¹⁵ Possiamo pensare che i Cefalocordati siano simili a qualche antenato "cordato" dei Vertebrati.

¹⁶ Dal latino "*morum*" = mora, per la somiglianza col frutto del rovo.

¹⁷ Blastocoele, da "*blastos*" = germe, embrione, e "*koilon*" = cavità.

¹⁸ Blastula: forma iniziale nello sviluppo di un uovo quando le sue cellule si dispongono in strato unico in modo da delimitare una cavità interna vuota e formare una specie di vescica chiusa. Questa fase di sviluppo è assente solo nei mammiferi Placentati o "Euteri" (Mammiferi, con esclusi Marsupiali e Monotremi).

¹⁹ Vegetativo: questo aggettivo, usato nel campo dell'embriologia, indica la parte dell'uovo e dell'embrione ("polo") che darà origine all'intestino ed è sede di minore attività metabolica. In esso le cellule hanno maggiori dimensioni e contengono una maggior quantità di tuorlo. Questo "polo vegetativo" darà origine all'endoderma (nota 22, qui sotto) ed al mesoderma (nota 24, qui sotto).

²⁰ Dal greco "*gastra*" = vaso, coppa.

²¹ Ectoderma: lo strato esterno, strato unico di cellule, di molti embrioni animali (nello stadio di gastrula), che darà origine all'epidermide, al tessuto nervoso, a molti organi di senso.

²² Endoderma: lo strato interno, cellule in strato unico, di molti embrioni animali (nello stadio di gastrula), che darà origine all'apparato digerente, fegato e pancreas compresi.

²³ Da: "*arkhaios*" = antico, primitivo, e: "*enteron*" = intestino.

²⁴ Mesoderma: massa di tessuto, inizialmente di aspetto epiteliale, che si origina da invaginazione dello strato esterno (ectoderma) dell'embrione, nello stadio di gastrula e, durante la formazione dell'archenteron, dalla porzione dorsale di questo. Nel successivo corso dello sviluppo, esso origina tutti i tessuti di sostegno (connettivi, cartilagine, osso), i muscoli, il sistema circolatorio, il sangue, le ghiandole sessuali, ecc.

Fu nell'Ottocento, in particolare nel 1817, che vennero identificati i tre foglietti embrionali, e ciò si deve al naturalista lettone Christian Ivanovič Panzer.

Nella fig. 1, P– R sono indicate tre sezioni trasversali dell'embrione di Anfiosso, con l'indicazione dei tre foglietti e di alcuni organi. Da un'introflessione dell'ectoderma (fig. 1, P) si origina la “doccia neurale”, un solco dorsale che evolverà nell'asse nervoso principale (fig. 1, R, “canale neurale”). Dal tetto dell'archenteron si forma un altro cordone longitudinale, la corda dorsale, che, nei Vertebrati, verrà in seguito sostituita dalla colonna vertebrale. Nell'anfiosso essa rimane per tutta la vita.

Dunque, da cellule che possiamo definire staminali, e che sono all'inizio virtualmente totipotenti, cioè virtualmente capaci di differenziarsi in qualsiasi tipo cellulare, nasce ogni organo dell'adulto.

In seguito al differenziamento, le modificazioni delle caratteristiche delle cellule sono spesso irreversibili; pertanto, una cellula nervosa umana non può più trasformarsi in un globulo rosso o regredire allo stadio di cellula embrionale immatura.

Questa regola, come vedremo, soffre di eccezioni. Specie nel mondo vegetale, singole porzioni di tessuto o singole cellule, separate dalla pianta e perciò indipendenti da ogni legame di correlazione, rigenerano la pianta completa (più oltre parleremo del caso quasi miracoloso della begonia).

Come abbiamo detto, il complesso dei fenomeni di correlazione comprende anche azioni inibitorie per cui qualunque territorio embrionale o adulto, estratto dall'organismo di appartenenza, diventa libero di esprimere tutte le sue potenzialità e può ritornare totipotente. Questo concetto, come vedremo, ci conduce a certi aspetti della rigenerazione in senso stretto.

Ora passiamo al **punto 2**), già accennato alle pagine 1 e 2: produrre da un individuo adulto (qualche volta anche da un embrione) uno o più, talvolta numerosissimi, individui, sia allo stato larvale che adulto. Si tratta di un tipo di **moltiplicazione** indicata come **agama**²⁵ (senza ricorso ai normali processi di sessualità) o **vegetativa**, che si verifica fra gli animali come fra le piante, e che consente un rapido aumento numerico della specie.

Una specie di alternativa alla sessualità, che ne annulla alcuni aspetti limitanti. Infatti, rappresentano limiti della sessualità la necessità di produrre uova, di vivere all'interno di una popolazione relativamente numerosa, di trovare un partner adeguato (salvo i rari casi di ermafroditismo), ecc. Per una riproduzione non sessuata (o “agama”), invece, basta un singolo individuo, anche isolato, per produrne altri, anche numerosissimi. La riproduzione agama o “vegetativa” si afferma infatti nel mondo vivente come metodo di moltiplicazione rapida, in genere in ambienti favorevoli. La sessualità per contro si è affermata in misura quasi totale poiché, in base al rimescolamento dei caratteri dovuto all'incontro di gameti provenienti da individui diversi, ed in base a complessi rimaneggiamenti cromosomici durante la maturazione dei gameti (meiosi), offre alla specie una variabilità nei discendenti che non esiste nella riproduzione agama: lì tutti gli individui hanno lo stesso corredo genico, formano un clone. Qui, sono diversi e possono meglio adattarsi ad un ambiente mutevole.

L'insieme dei casi della riproduzione agama, la possibilità di produrre direttamente un intero individuo da parte di un altro o di una sua parte, ci avvicina di più al concetto base della rigenerazione: fenomeni analoghi si osservano infatti in casi nel terzo gruppo, che approfondiremo subito dopo.

Vediamo ora alcuni esempi.

— SCHIZOGONIA²⁶ (o sporulazione²⁷): nei Protozoi Sporozoi, si ha la moltiplicazione di

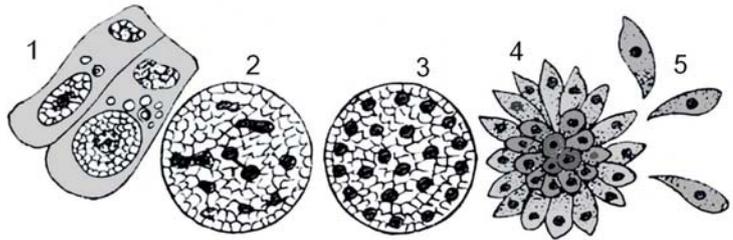
²⁵ Dal greco: “*agamia*” = celibato.

²⁶ Da: “*schizo*” = separare, scindere, e “*gonìa*” = generazione.

²⁷ Sporulazione: in senso stretto è una modalità di riproduzione non sessuata per cui i nuovi individui si formano da cellule isolate (spore) prodotte, spesso in gran numero, da un individuo genitore. Nelle piante inferiori, la formazione di spore è una modalità di riproduzione molto diffusa. In molti protozoi (Foraminiferi, Radiolari e Sporozoi), le spore (= individui figli) si formano all'interno di una cellula-madre per ripetute divisioni mitotiche.

certi parassiti, come il plasmodio della malaria, nella fase di trofozoite, in cui si formano molte cellule all'interno di una cellula-madre per successive divisioni del nucleo di essa. Le cellule-figlie possono essere anche migliaia, nel qual caso saranno molto piccole e dovranno attraversare un successivo periodo di accrescimento.

Fig. 2 – Esempio di sporulazione nello Sporozoo *Eimeria*. 1 = Due cellule intestinali dell'ospite (la scolopendra *Lithobius*) col parassita (fase di trofozoite) in accrescimento. 2 – 3 = Il nucleo del parassita (in fase schizonte) si frammenta. 4 = Da ogni nucleo si forma un individuo separato (merozoite) che poi si libera (5).



— STROBILAZIONE²⁸: suddivisione di un animale complesso in segmenti ripetuti, destinati ad accrescersi in adulti.

Un caso, che verrà esaminato a proposito della rigenerazione in senso stretto, è quello di certi vermi piatti (Platelminti) ed Anellidi Policheti marini in cui un individuo si suddivide in due o più segmenti a mezzo di strozzature. Ogni segmento “preforma” le parti mancanti (per es. il capo nel segmento caudale) e poi si stacca dal precedente (vedi le figg. 4 e 5 qui sotto e la fig. 24 a pag. 15).

Altro caso ben noto è quello di molte meduse (Celenterati Scifozoi) che, nel loro ciclo vitale, attraversano prima di tutto una forma di polipo, sessile (fissato al fondo). Il polipo maturo si divide in una serie di segmenti discoidali (“èfire”²⁹) che poi si staccano, si capovolgono ed evolvono in meduse mature (figura seguente).

Fig. 3 (sotto, a destra) – Ciclo biologico della medusa *Rhizostoma*. A = Planula, la prima larva, ciliata e natante, planctonica, emersa dall'uovo. B = Scifistoma: la larva che perde le ciglia (nota 47 a pag. 19) e si fissa al substrato. C = Scifistoma con strobilo suddiviso in segmenti discoidali (èfire) destinati a liberarsi. D = Medusa adulta, derivata dalla maturazione di un'èfira.



Il termine strobilazione diventa quindi sinonimo della scissione multipla (vedi sotto), come si osserva in alcuni vermi Platelminti ed Anellidi Policheti.

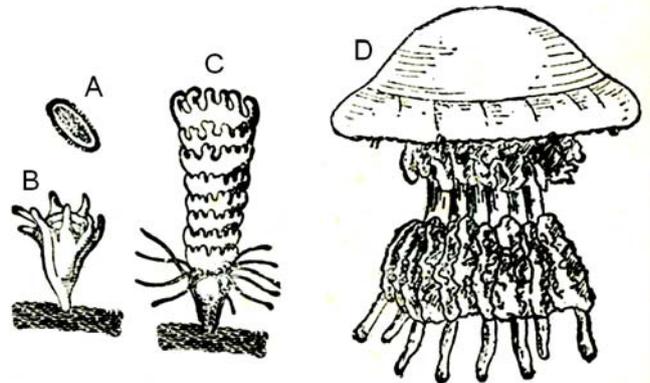


Fig. 4 (a sinistra) – Anche qui si sconfinava dal concetto di strobilazione a quello di scissione multipla: il *Microstomum*, a vita libera, predatore di idre, è un Platelminta Turbellario che può segmentarsi in una catena di individui (fino ad 8 o 16), ognuno con un abbozzo di faringe (frecce rosse), cervello, ed altri organi essenziali. Ogni individuo si chiama, con un termine generico, “zoòide”³⁰.

²⁸ Dal greco: “*strobilos*” = pigna, trottola. Nel mondo vegetale, il termine “strobilo” si riferisce alle pigne delle Conifere. Nel mondo animale, a tutt'altra cosa.

²⁹ Dal nome di una ninfa dei mari.

³⁰ Zoòide: così si indica il singolo individuo degli animali coloniali (vari Celenterati, in particolare Idrozoi, Tunicati coloniali, ecc.). In tali colonie, nate per proliferazione di un individuo iniziale, i singoli zooidi, collegati al progenitore da uno stolone, possono assumere forme e funzioni molto diversificate, in un vero e proprio polimorfismo, con accentuata divisione del lavoro. Il termine zoòide si può usare anche nel caso delle figure 4 e 5, di strobilazione o scissione multipla.

Fig. 5 – In un altro Turbellario (*Rhodax evelinae*), la catena degli individui “scissionisti” si può allungare parecchio e, via via che i nuovi nati si staccano dal “genitore”, anche qui si riformano gli organi principali, come la faringe (frecche rosse).

— SCISSIONE (o Scissiparità, dal latino “*scissus*” = suddiviso, e “*parere*” = partorire): un individuo si può semplicemente dividere in due.

Nel caso delle planarie (Platelminti, di cui parleremo più avanti), un individuo si può strozzare spontaneamente circa a metà del corpo e poi dividere in due; la metà posteriore, più piccola dell’anteriore, è priva di capo, ma lo rigenera in fretta.

In quel caso, la scissione agamica si alterna spesso con una normale fase sessuale.

Frequente la scissione negli esseri più “primitivi”, o almeno più semplici: i batteri e le Cianoficèe, senza attraversare il complicato stadio della mitosi, semplicemente si dividono in due individui subeguali. Anche fra i Protozoi è frequente la scissione semplice, anche se la presenza di un doppio nucleo (come nei Ciliati) può complicare le cose.

Fig. 6 (a destra) – Scissione del Protozoo Sarcodico *Amoeba*.

Anche un lombrico, tagliato in due, può dare due individui completi, ma qui si rientra nel caso della rigenerazione (vedi oltre). Del tutto spontanea è invece la scissione, anche multipla, di molti Invertebrati; ben nota è quella di alcuni Platelminti Rabdoceli, come la *Catenula*.

Fig. 7 – *Merismopedia* sp.: alga azzurra (Cianoficea). Ogni individuo si divide semplicemente in due ed i “figli” rimangono uniti da una capsula gelatinosa comune.

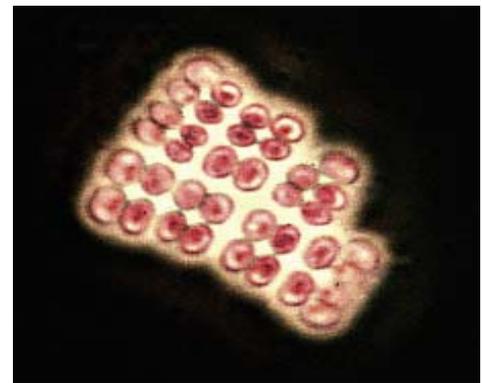
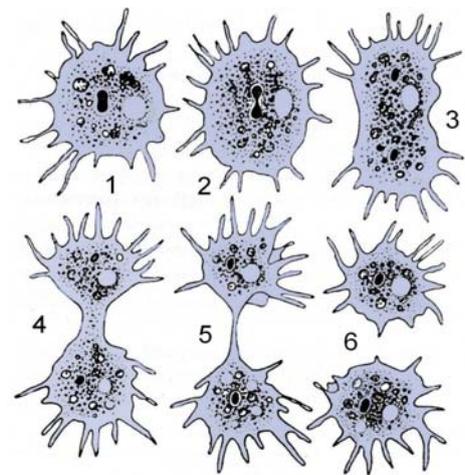
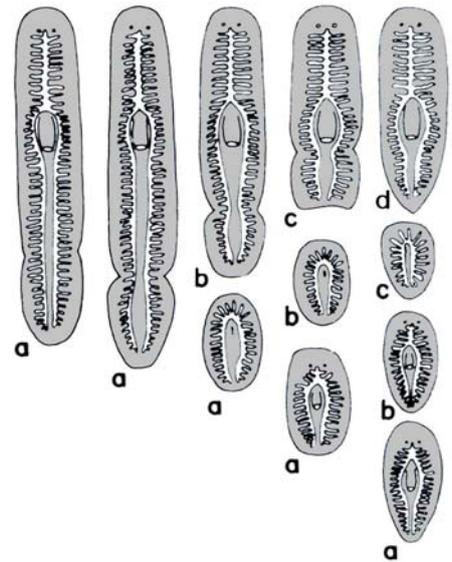
(400:1 – foto in contrasto di fase interferenziale Wild “Varicolor”)

– GEMMAZIONE

Questo è un caso assai più diffuso, e con modalità assai variabili. Differisce dalla scissione poichè gl’individui prodotti non sono due, ma in numero spesso assai maggiore. Inoltre, la differenza di dimensioni fra “figlio” e “genitore” è assai più marcata.

Fig. 8 (a destra) – Nei Saccaromiceti, funghi unicellulari “inferiori” come il “lievito di birra”, la moltiplicazione avviene facilmente per gemmazione: ogni individuo può produrre un’escrescenza (“gemma”, indicata con G) che si accresce ed infine si stacca dalla “madre”.

(400:1, contrasto di fase)



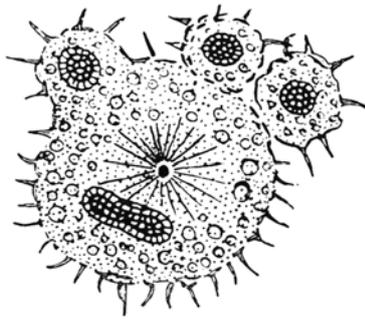


Fig. 9 (a sinistra) – Un radiolario (Protozoi) divide più volte il proprio nucleo (in basso a sinistra) ed ogni nucleo-figlio sporge dalla parete cellulare portandosi dietro una parte del citoplasma fino a staccarsi e diventare indipendente.

Fig. 10 (a destra) – Ben più nota è la gemmazione dell'idra; si tratta di un piccolo polipo (*Hydra*, Celenterati Idrozoi) che vive nelle acque dolci, fissato ad un substrato tramite un "piede". Si nutre catturando piccole prede con i suoi tentacoli urticanti. Esso si riproduce per via sessuata, in quanto ogni tanto, dalla parete del corpo, spuntano ovari e testicoli (figura a lato). Ma spesso produce gemme, inizialmente piccole, come escrescenze del corpo, che a poco a poco crescono fino a diventare simili ad un piccolo adulto, e poi si staccano e diventano indipendenti.

Nella figura, si vedono diverse gemme (G) in successive fasi d'accrescimento.

Ripareremo delle idre per via del loro grande potere rigenerativo.

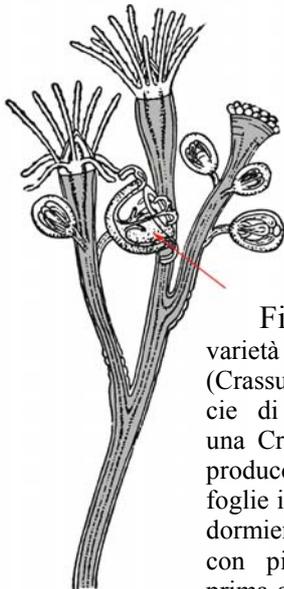
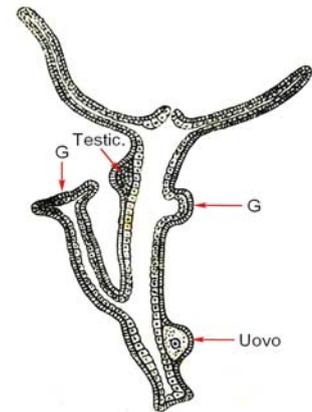


Fig. 11 (a sinistra) – La *Bouganvillia*, altro Idrozoo sessile e marino, produce le piccole meduse (la freccia rossa ne indica una prossima al distacco) per gemmazione dagli steli.

Fig. 12 (a destra) – Una varietà coltivata di *Kalanchoe* (Crassulacee), come altre specie di *Bryophyllum* (sempre una Crassulacea) e certe felci producono sui margini delle foglie intere file di gemme non dormienti che si sviluppano con piccole foglie e radici prima ancora di staccarsi e poi attecchiscono a terra.



Fig. 13 – Una delle gemme della figura precedente, subito prima di staccarsi, in cui si vedono bene le piccole foglie e le radici.

Un tale comportamento di moltiplicazione vegetativa rende queste piante rapidamente infestanti.

Esistono anche piante superiori (Fanerogame), come qualche specie di ranuncoli, una Crucifera (*Cardamine*) ed una Graminacea (*Poa*), che si riproducono esclusivamente o quasi per bulbilli³¹.



Finora, abbiamo parlato di gemme esterne all'organismo genitore. Ma esistono spesso gemme interne. Specialmente nelle larve di parassiti, ogni larva può produrne al suo interno molte altre, ed in questo modo diventare rapidamente invasiva.

³¹ Il bulbillo ha la funzione di una gemma e la struttura di un normale bulbo che si forma, in piccole dimensioni, all'interno del bulbo principale dell'individuo, o all'ascella delle foglie o nella sua infiorescenza.

Fig. 14 – Una parte del ciclo biologico del Platelmina Trematode *Fasciola*, parassita cosmopolita delle vie biliari di vari Mammiferi. 1 = uovo. 2 = larva “miracidio”. 3 = larva “sporocisti” contenente vari abbozzi dell’altra forma larvale (“redie”). 4 = Redia con figlie redie all’interno. 5 = Redia con altre forme larvali (“cercarie”).

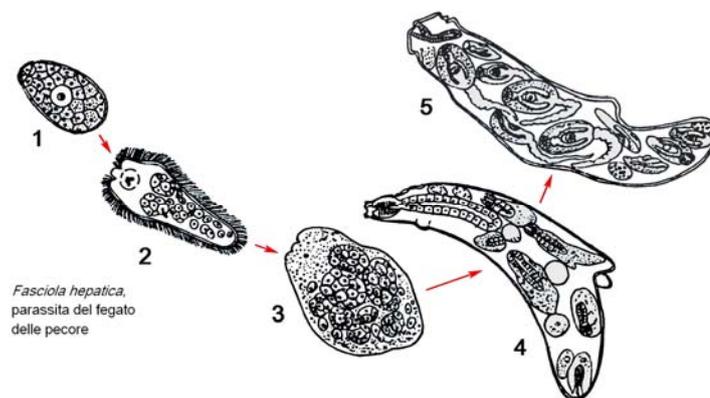


Fig. 15 – Un altro Platelmina Trematode (lo *Schistosoma*, parassita delle vene dei Mammiferi), non diverge molto dal suo compatriota. All’interno di una forma larvale si formano numerose altre larve, anche qui sotto forma di cercarie.



Questi casi di “gemmazione interna” si possono paragonare a quelli di “poliembrionia”, di cui ripareremo e, estensivamente, a quelli di sporulazione o schizogonia (vedi pag. 6).

Nel campo delle gemme interne può rientrare il caso delle “**cisti**”, di cui ripareremo a pag. 24.

Nel campo dei fenomeni di gemmazione dobbiamo ora esaminare il caso delle specie coloniali che si moltiplicano tramite **stoloni**³². Dal prolungamento del peduncolo dell’individuo si origina un cordone di tessuto molle che produce numerose gemme. Le gemme si sviluppano in altrettanti individui che rimangono collegati al progenitore e formano tutti insieme una “**colonia**”. Per es., nei Celenterati Idrozoi coloniali marini, i polipi (“idranti”) sono collegati fra loro da un’unica rete di tubuli, in continuazione con le loro cavità gastrovascolari (derivate dal loro celenteron³³). Comunque la si veda, una di queste colonie rappresenta un **cormo**³⁴, con unità morfologica e funzionale: il suo metabolismo è comune a tutti gli zooidi (vedi la nota 30 a pag. 7).

Gli individui così originati non sono sempre identici: si hanno colonie “polimorfe” in cui ogni individuo o zoide acquisisce forma e strutture diverse in direzione di altrettante funzioni: “gastrozoidi”, addetti alla cattura delle prede e quindi alla nutrizione, “gonozoidi” addetti alla produzione dei gameti, “dattilozoidi” urticanti a forma digitiforme, destinati alla difesa della colonia, ecc.

Le colonie tendono a ramificarsi secondo vari schemi, comuni alla ramificazione delle piante, e la colonia può assumere dimensioni enormi, spesso radicata al substrato. Quando lo strato esterno degli stoloni (“perisarco”) si calcifica, l’intera colonia può assumere un aspetto petroso con tanti forellini (figure seguenti), da ognuno dei quali emerge un polipetto colla sua corona di tentacoli, che gli servono a catturare elementi del plancton e nutrirsi. In questo modo si originano le masse più o meno compatte delle madrepore e dei coralli (Celenterati Antozoi), delle

³² Dal latino: “*stolo*” = germoglio, pollone. Nei Tunicati, Briozoi, Celenterati, ecc., lo stolone è un prolungamento basale, un’escrescenza, capace di allungarsi e di produrre in tutta la sua lunghezza molte gemme destinate ad evolvere in individui adulti. In botanica, il concetto è simile: rami striscianti alla superficie o sotto terra, che si sviluppano dalla base del fusto e, lungo il loro percorso, possono produrre foglie e radici e dare origine ad altre piantine (patate, fragole, viole, ecc.). Anche i muschi, passando dalla forma iniziale di **protonema** filamentoso ramificato (simile ad un’alga) a quella delle piantine adulte, procedono per gemmazione multipla.

³³ Il celenteron è la cavità digerente unica dei Celenterati, al centro del corpo sacciforme dell’individuo. Ha un solo sbocco verso l’esterno, che serve da bocca e da ano. Si può paragonare all’archenteron dello stadio di gastrula nello sviluppo di molti animali (vedi la fig. 1, M).

³⁴ Dal greco: *kormos* = ceppo. Si usa questo termine in zoologia proprio per indicare le colonie derivate da un unico individuo iniziale, per gemmazione. In botanica, il cormo è l’organismo adulto delle Fanerogame e delle Crittogame vascolari, distinto in foglie, fusto e radici (si parla perciò di “Cormofite”).

millepore (Celenterati Idrozoi) e dei Briozoi, all'origine delle barriere coralline. Altre colonie (Tunicati, come le salpe ed i pirosonidi) restano molli e galleggianti, con numero variabile di zooidi, fino a centinaia.



Figg. 16/17/18 – Frammento di colonia di madrepora (*Alcyonium*).

A sinistra: schema (5 ×). In centro: microfoto (20 ×). A destra: 80 ×.

Si noti la struttura porosa della massa carbonatica che forma lo scheletro della colonia: risparmio di materiale. Ogni foro ospita un polipetto (tutti uguali: colonia non polimorfa).

Fig. 19 (a destra) – Schema d'inizio di una colonia di *Clavelina* (Tunicati Ascidiacei).

Dalla base del peduncolo del progenitore si sviluppa una rete di stoloni che tenderanno ad accrescersi in zooidi adulti.

In queste colonie, gli individui sono tutti uguali riguardo a struttura e funzione.

Quella specie di gabbia che si vede in alto all'interno del progenitore è il "cestello branchiale", l'organo della respirazione.

Interessante è il caso di alcuni Idrozoi marini, sessili (fissi al fondo), che formano colonie polimorfe.

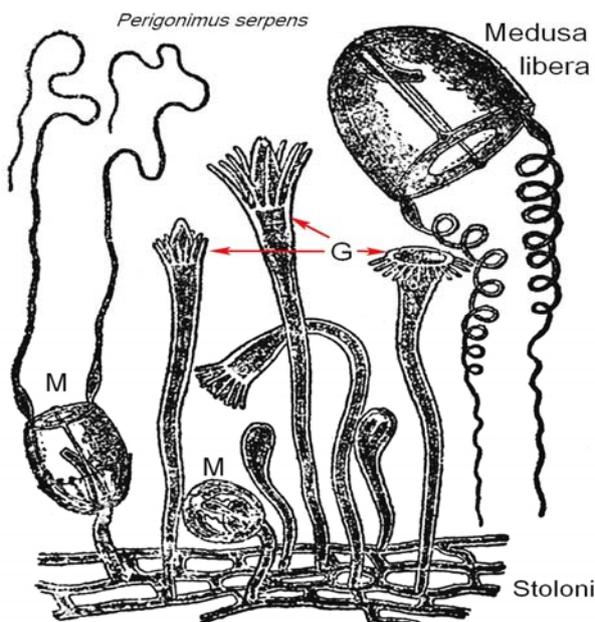
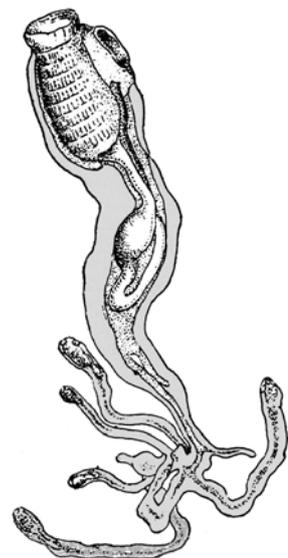


Fig. 20 (a sinistra) – Colonia di *Perigonimus*, un Celenterato Idrozoo, ovviamente polimorfa: G = Gastrozoidi. M = meduse in via di sviluppo. Si vede bene la rete degli stoloni in anastomosi³⁵, che s'infiltrano fra i detriti del fondo.

³⁵ Anastomosi, dal greco *anastomoo* = aprire un'imboccatura; indica la fusione e ramificazione di elementi allungati, in modo da formare una rete.

Ancora più interessanti sono quegli Idrozoi Sifonofori marini, che formano colonie galleggianti, anch'esse fortemente polimorfe.

Figg. 21 (subito a destra) – Schema di una colonia nascente di Sifonoforo. Il progenitore è una forma medusoide il cui ombrello si è trasformato in una vescica cava, galleggiante (pneumatòforo: **Pn** in figura); la colonia si muove gonfiando ed espellendo acqua da individui cavi (nectozoi: **Nc** in figura), e si riproduce per via sessuata a mezzo di appositi zooidi produttori di gameti (gonozoidi: **Go**); essa cattura le prede a mezzo di filamenti urticanti (filamenti pescatori: **Fp**) e le digerisce all'interno di zooidi digerenti (gastrozoide: **Gz**).

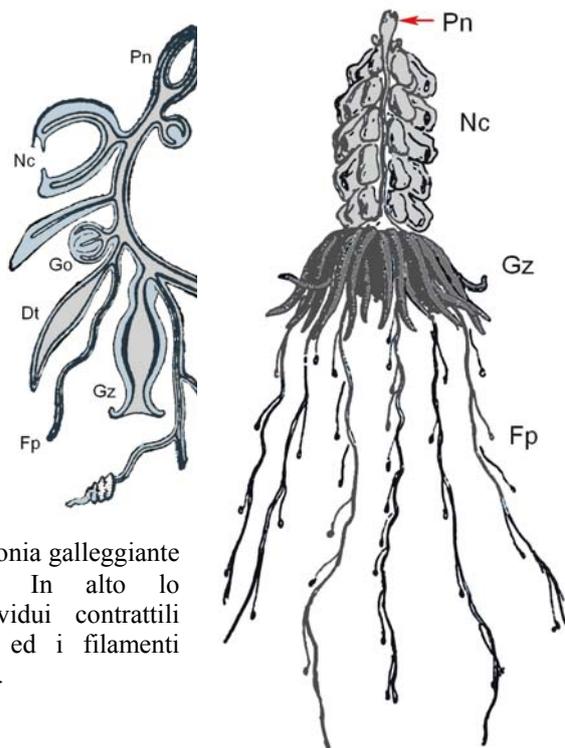


Fig. 22 (all'estrema destra) – Colonia galleggiante di *Physophora*, altro Sifonoforo. In alto lo pneumatoforo (Pn); sotto, gli individui contrattili nuotatori (Nc), i gastrozooidi (Gz) ed i filamenti urticanti per la cattura del plancton (Fp).

— FRAMMENTAZIONE

Come forma estrema di moltiplicazione numerica della specie, c'è il caso di quegli organismi che scelgono la via più breve: disfare il proprio corpo in piccoli frammenti, e da ognuno riprodurre un adulto. Chi può, può.

Qualche caso del genere si verifica in alcune planarie (Platelminti) d'acqua dolce (*Phagocata*) e terrestri: ogni frammento del genitore forma una piccola cisti, lì si riorganizza – come avviene nel caso della morfallassi, di cui parleremo – e ne nascono altrettanti piccoli individui. Analogamente avviene nel *Bipalium kewense*, sempre un Platelminia terrestre, di origine asiatica.

Anche in alcune specie di Nemertini (vermi marini con corpo depresso con proboscide), così come in attinie ed anemoni di mare (Celenterati Antozoi) avviene qualcosa di simile, purché i frammenti provengano dalla base del peduncolo.

Questa modalità si avvicina alla poliembrionia (vedi subito sotto).

— POLIEMBRIONIA

Vi sono casi in cui, da un uovo fecondato, possono originarsi due o più embrioni distinti per una precoce divisione dell'embrione in uno stadio generalmente molto iniziale.

Fra i Vertebrati, è noto il caso dell'armadillo³⁶ (*Tatusia novemcincta*, Mammiferi Cingulati) che sforna regolarmente parti quadrigemellari, e specie affini fino a dieci-dodici gemelli, tutti dello stesso sesso.

Anche i gemelli monovulari nell'uomo (sempre dello stesso sesso) sono un altro caso. Hanno ovviamente lo stesso patrimonio genetico. I parti gemellari (uni- o monovulari) sono (erano, prima dell'introduzione della fecondazione artificiale) poco più dell'uno per cento di tutti i parti, e di questo uno per cento, circa un terzo era uniovulare. Si ricordi però (le famose sorelle Dionne) che si può arrivare fino a cinque gemelli uniovulari.

Fra le vespe, le uova della *Litomastix*, parassita di altri insetti, possono dare centinaia di larvette.

Se però pensiamo al caso della gemmazione interna (figg. 14 e 15, pag. 10), non è difficile capire che queste distinzioni sono spesso artificiose, utili solo a fini didattici.

³⁶ Dallo spagnolo "armado" = armato, per via della sua corazza di piastre ossee dermiche.

Finora, al punto 1), abbiamo descritto (sommariamente) come tutti gli organi di un vivente adulto, in modo organico e coordinato, possano derivare, attraverso lo **sviluppo embrionale**, da un'unica cellula indifferenziata totipotente (l'uovo fecondato). Un adulto da un uovo.

Abbiamo anche visto, al punto 2), come un intero individuo completo possa venire generato da un procedimento non sessuato, attraverso varie modalità di riproduzione vegetativa (scissione, gemmazione, ecc.). Due o molti individui da un altro adulto (o da una larva), con rapida moltiplicazione numerica della specie.

In entrambi i casi, ciò avviene in maniera spontanea, nel corso del normale ciclo vitale della specie.

Dobbiamo ora passare al **punto 3)**, già accennato alla pag. 2: la **rigenerazione in senso stretto**: riparazione di un danno, o ricostruzione di una parte andata perduta.. È l'argomento che dà il titolo al presente articolo.

Abbiamo detto, fin dall'inizio, che per rigenerazione s'intende di solito: *la capacità di riparare una perdita, qualunque ne sia la causa*, accidentale o spontanea. E questo in tutto il mondo vivente, come caratteristica essenziale della materia vivente, della sua "omeostasi"³⁷.

Prima di procedere, è bene distinguere la rigenerazione dalla **cicatrizzazione**³⁸, fenomeno comune al mondo animale e vegetale. La cicatrizzazione è la semplice riparazione di una ferita, data dalla produzione di un tessuto di guarigione che copre le parti rimaste esposte e le protegge dall'ambiente. La si può definire una "rimarginazione", vale a dire la copertura di un tessuto rimasto scoperto o la saldatura dei lembi di una ferita.

Il tessuto cicatriziale, specie fra le piante, assume l'aspetto di un **callo**, una zona sclerotica, spesso di tessuto morto, comunque non soggetto ad ulteriore sviluppo. Un "tappo".

È ovvio che un tale processo blocca i tessuti circostanti nella loro eventuale potenzialità di ricostruire l'organo perduto. Del resto, la cicatrizzazione è generalmente un processo veloce, di prima istanza, mentre la rigenerazione richiede la lenta neo-formazione di un tessuto in attiva proliferazione: un "**blastema**"³⁹, che deve organizzarsi secondo uno schema di sviluppo ben preciso. La cicatrizzazione sembra quindi in conflitto con la rigenerazione, e lo è in tanti casi reali: la precede e la blocca.

Nelle piante arboree, la cicatrizzazione avviene ad opera di meristemi⁴⁰, ma con modalità diverse a seconda del tessuto che venga messo a nudo. Il "callo" circostante la ferita formerà prima o poi i tessuti che gli sono propri: legno e libro, che salderanno i lembi e chiuderanno la ferita stessa; in genere si forma poi all'esterno il tessuto di protezione per eccellenza dei vegetali: il sughero.

Una regola generale riguardo alla rigenerazione è questa: il processo è più attivo nelle specie meno evolute, forse perché i loro tessuti sono meno differenziati. Ma vi sono eccezioni. Per es., in certi Anellidi Oligocheti terrestri (come i lombrichi, ne accenneremo ancora), la rigenerazione è molto attiva, mentre nei loro stretti cugini Irudinei, come la sanguisuga, è quasi assente.

Comunque, è noto che il potere rigenerativo, se presente, è sempre maggiore negli individui

³⁷ Da: "*omoio*" = simile, e "*stasis*" = stare diritto. Capacità del vivente di conservare le proprie caratteristiche al variare di quelle dell'ambiente.

³⁸ Dal latino: "*cicatrix*". Indica la produzione di tessuti speciali, adatti a chiudere una ferita, ma con funzioni riempitive, assai ridotte rispetto a quelle del tessuto originario, tanto più quanto più specializzate erano queste ultime.

³⁹ Blastema: da: "*blastē*" = germe. Tessuto a carattere embrionale, che rimane a lungo in stato indifferenziato, ma può proliferare e diventare capace di (ri)produrre un organo od un arto completo. Nel caso della rigenerazione, il blastema si forma estemporaneamente, al seguito del trauma, in funzione della ricostruzione dell'organo perduto.

⁴⁰ Meristema: da "*meristos*" = diviso. Tessuto vegetale (per estensione, anche animale) multipotente o totipotente, deputato all'accrescimento della pianta. Comprende cellule non specializzate in grado di dividersi e differenziarsi per tempi anche illimitati. A parte i tessuti embrionali, vi sono meristemi ("apicali") nelle gemme, agli apici vegetativi di fusto, rami e radici, e meristemi "laterali" o "secondari" delle piante legnose fra legno e libro ("**cambio**") e fra felloderma e sughero ("**fellogeno**", nella corteccia).

giovani e maggiore quanto più la specie è passibile di riproduzione asessuata-vegetativa. Per es., le planarie, con potere rigenerativo enorme, sono anche capaci di moltiplicazione vegetativa per gemmazione o scissione. Dimostrazione della continuità fra questi vari fenomeni.

Occorre poi citare i casi di rigenerazione continua, nel senso della normale sostituzione spontanea degli elementi cellulari più vecchi nei tessuti labili. In molti tessuti degli animali, specialmente epiteli, connettivi, ecc., si verifica una normale senescenza e morte delle cellule, che vengono regolarmente sostituite da cellule nuove, derivate da cellule giovanili, a carattere embrionale, capaci di dividersi illimitatamente. Pensiamo alla desquamazione dello strato corneo della nostra epidermide (fenomeno della “forfora”), che rimane integra ad opera del sottostante strato germinativo (“strato di Malpighi”); pensiamo alla muta delle penne negli uccelli, alla muta del tegumento intero nei serpenti e negli Insetti (la cosiddetta “spoglia” o “esuvia” o “exuvie”⁴¹). Così per gli epiteli che tappezzano la superficie interna del nostro tubo digerente e respiratorio, le cellule del tessuto osseo (rinnovate per divisione degli osteoblasti), ecc. Si potrebbe pensare alla rigenerazione anche nel caso dei denti da latte dell’uomo, che vengono sostituiti dai denti definitivi. Ma questi ultimi nascono da abbozzi separati, presenti fin dalla nascita, e non si tratta quindi di ricostruzione.

Riflettiamo ora: quando la rigenerazione, con qualunque strategia, forma un organo nuovo (o una parte di individuo), di solito si tratta di omomorfosi⁴²: si formano gli organi giusti, al posto giusto, nel numero corretto. Si ritorna così al concetto di correlazione e di sviluppo coordinato che avevamo sviluppato parlando dello sviluppo embrionale (pag. 2). In quest’ultimo caso, si parte da un’unica cellula – l’uovo fecondato – mentre nella rigenerazione si parte da un individuo, sia pure malconcio. Se l’organo rigenerato è quello giusto, significa che le cellule che hanno proliferato sono state coordinate dagli stessi meccanismi che dirigono la proliferazione dei blastomeri embrionali (nota 11, pag. 3).

Senza entrare in altri dettagli, ricordiamo i concetti di **preformismo ed epigenesi** (o epimorfosi)(pag. 2) che permettono d’interpretare lo sviluppo embrionale, come pure la rigenerazione: un nuovo organo si può sviluppare in due modi. Primo caso: da una gemma preformata, come quando si taglia un ramo da un cespuglio e si sveglia una gemma adiacente, oppure un pezzo di patata, interrato, può rigenerare l’intera pianta a partire da uno degli “occhi”, che non sono altro che gemme dormienti. Si può parlare qui di tipico preformismo: l’abbozzo c’era già.

Nel secondo caso, si può partire da un tessuto indifferenziato (“**blastema**” – nota 39 alla pagina precedente), destinato a differenziarsi in modo coordinato. Avremo l’**epigenesi** con significato leggermente diverso da quello della nota 8 a pag. 2.

In questo caso, anzi, in ogni caso, vi saranno i meccanismi genici e/o enzimatici col loro codazzo di gradienti, induzioni, attivazioni, inibizioni, determinazioni regionali, ecc.

Negli animali, il blastema (detto “rigenerativo”) si può formare da cellule totipotenti sparse nel mesenchima⁴³, del tipo dei “neoblasti” degli Anellidi, delle “cellule interstiziali” dei Celen-terati, degli “archeociti” delle spugne, e così via. Nei vegetali, un blastema è alla base del “callo” ed è di origine meristemica (nota 40 alla pagina precedente) con caratteri inizialmente parenchimatici⁴⁴.

Sperando che sia chiaro il concetto, molto varie e numerose sono le manifestazioni della rigenerazione. Si può solo illustrare qualche esempio, commentandolo criticamente.

⁴¹ Dal latino: “*exuere*” = spogliare. Nel caso dei rettili si tratta dello strato corneo dell’epidermide; negli Artropodi, dell’esoscheletro.

⁴² Omomorfosi: da “*homos*” = simile, e “*morfosis*” = formazione. Indica la ricostruzione di un organo simile a quello perduto. Da non confondere col termine matematico “omeomorfosi”.

⁴³ Mesenchima = da: “*mesos*” = medio, e “*enchein*” = versare dentro”. Termine generico che indica un tessuto embrionale derivato o associato al mesoderma (nota 24 a pag. 5), di struttura connettivale, con una proporzione variabile di sostanza intercellulare. Darà origine a svariati tessuti interni.

⁴⁴ Parenchima = da: “*para*” = presso, e “*enchein*” versare dentro. Tessuto con cellule globose, poco differenziate, di forma isodiametrica, spesso senza spazi intercellulari.

A) Il caso probabilmente più estremo di rigenerazione è quello della dispersione delle cellule del “predecessore”.

Alcune alghe marine, sbattute dalle onde, possono dividersi in frammenti capaci ognuno di ricrescere fino a riformare una pianta matura.

In organismi più semplici (spugne, Idrozoi), sperimentalmente, è possibile frammentare e setacciare i frammenti per isolare le singole cellule. Queste si aggregano in masse di ricostituzione e rigenerano facilmente. Pur essendo omogeneizzate, queste cellule ripristinano i rapporti di correlazione ed il loro sviluppo successivo è coordinato. Così, anche spontaneamente, grumi di cellule midollari del cavolo rapa possono rigenerare un nuovo individuo.⁴⁵

B) Un caso meno estremo è quello della ricostruzione di un individuo completo, magari di dimensioni ridotte, da parte di un segmento, a volte piccolo, del predecessore.

Questa modalità è presente nelle Idre d’acqua dolce (Celenterati Idrozoi) e specie affini, che sono poco differenziate, diblastiche (la parete del loro corpo sacciforme è formata solo da due strati cellulari).

Le idre hanno eccezionali poteri di rigenerazione: quando un’idra viene tagliata in pezzi sufficientemente grandi, da ognuno di essi può svilupparsi un nuovo individuo; altrettanto fanno piccoli pezzi di idra messi a contatto fra loro finché si fondono. Le cellule della regione della testa (idra) tendono a sviluppare nuovamente il capo ed i tentacoli, mostrando che la polarità (vedi pag. 21) rimane anche a livello cellulare.

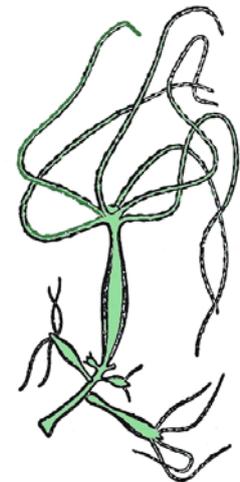


Fig. 23 – Abbiamo già parlato dell’idra (fig. 10, pag. 9) e del suo potere di gemmazione, che si alterna con la riproduzione sessuata. Ciò non le impedisce di rigenerarsi anche da frammenti.

Il color verde di alcune specie è dovuto a certe alghe unicellulari (zoochlorelle) che vivono, da simbiotici, all’interno delle sue cellule.

L’idra è carnivora e si nutre catturando con i suoi tentacoli urticanti piccoli organismi acquatici. È quello che fanno molte specie simili, marine soprattutto.

A pag. 8 avevamo già accennato alla capacità del lombrico (*Lumbricus terrestris*, Anellidi Oligocheti, terrestre) di rigenerarsi da ogni pezzo, se viene tagliato ripetutamente con tagli trasversali.

Fig. 24 – Un altro Anellide Polichete (*Mirianira*), presenta un analogo potere rigenerativo, ma si può riprodurre spontaneamente per scissione (vedi pag. 8) formando catene di parecchi individui che si completano parzialmente anche prima di separarsi.

I numeri della figura indicano la successione di comparsa dei vari individui della catena (disegnati con fondo sempre più scuro secondo l’ordine della loro comparsa).

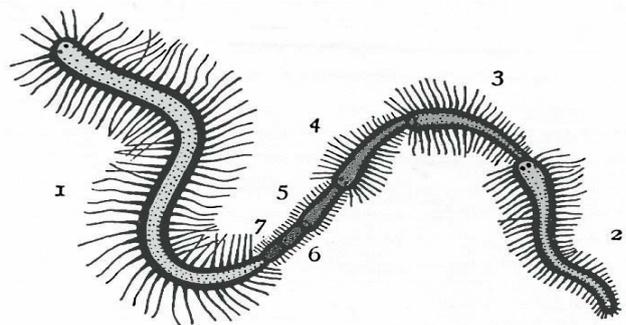
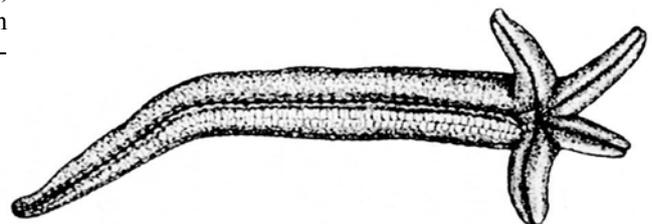


Fig. 25 – Una stella di mare (*Linckia multiflora*, Echinodermi Asteroidei) si dimostra molto attiva: un solo braccio può rigenerare l’intero, anche se inizialmente con un aspetto anomalo.

È capitato che, per proteggere gli allevamenti di ostriche, qualcuno abbia pensato di cercare le stelle nei paraggi, tagliarle a pezzi e ributtarle in mare. Peccato che ogni pezzo abbia rigenerato una stella intera ed il rimedio abbia peggiorato le cose.



⁴⁵ In altri casi, Protozoi (unicellulari) o cellule prelevate da organismi pluricellulari possono essere coltivate in ambienti nutritivi opportuni e moltiplicarsi senza limiti; in quei casi non si verifica alcuna correlazione: ogni cellula fa per sé ed esprime tutte le sue potenzialità dividendosi senza fine; salvo cause accidentali o traumatiche, è immortale. La sostanza vivente tende di per sé ad un accrescimento (volumetrico o numerico) illimitato.

Nelle piante il potere rigenerativo è altrettanto sviluppato, qualche volta fino a limiti estremi. Una parte di queste possibilità dipende dal fatto che molte piante (Crittogame e Fanerogame) mostrano, in condizioni di vita del tutto naturali e per tutta la durata della vita, la presenza di **gemme** e di tessuti embrionali (meristemi – nota 40 a pag. 13).

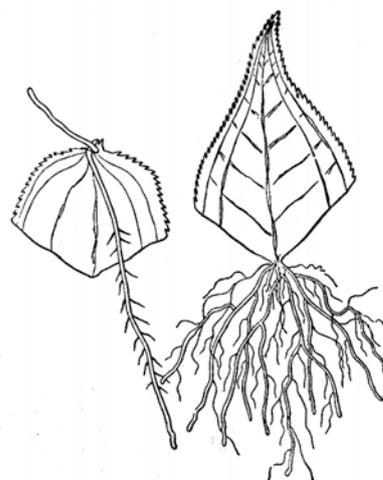
In botanica, la gemma è un organo formato da tessuti meristemati capace di svilupparsi rapidamente in foglie e rami. Basta pensare alle patate (*Solanum tuberosum*, Solanacee).



Fig. 26 (a sinistra) – Tutti sanno che un pezzo di patata, fornito di gemme (“occhi”), può riprodurre una pianta intera se interrato.

La patata è un tubero che nasce dall'estremità di un fusto interrato, uno stolone. Come fusto, sia pure in versione particolare, ha tutto il diritto di possedere gemme.

Fig. 27 (a destra) – La begonia (*Begonia*, Parietali, Begoniacee, perenne, coltivata a scopo ornamentale) gode di meritata fama presso chi si occupa di rigenerazione. Una sola foglia, o un pezzo di foglia, se messo a terra, può riprodurre l'intera pianta.



Sulla stupefacente capacità della begonia occorre però riflettere, precisando alcuni aspetti della rigenerazione che si collegano in pieno con quanto si era già detto a proposito dello sviluppo embrionale e della riproduzione vegetativa.

Per allargare il concetto, definiamo prima di tutto alcuni fenomeni basilari.

– **Accrescimento** = Processo di aumento del volume di un organo o di un organismo. Può verificarsi solo con assimilazione di materiali utili dall'ambiente. È uno degli aspetti fondamentali dello sviluppo ma, col procedere di questo, aumenta anche il differenziamento (nota 1 a pag. 1) e, prima o poi, l'accrescimento si arresta. Infatti, anche se esistono forme viventi con accrescimento illimitato (piante perenni, alcuni pesci, anfibi e rettili), si raggiunge prima o poi una “taglia limite”.

L'accrescimento può verificarsi per aumento progressivo, moltiplicazione, del numero delle cellule – (come agli inizi dello sviluppo embrionale, **iperplasia**, vedi la nota 57 a pag. 23) o per aumento del volume delle singole cellule (come avviene nei tessuti perenni – tessuto muscolare, nervoso, ecc. – **ipertrofia**, nota 58).

– **Regolazione**: fenomeno generale nello sviluppo embrionale e nella rigenerazione, per cui ogni cellula o tessuto controlla il proprio sviluppo in direzione di tessuti e funzioni definitive, sotto l'influenza degli altri tessuti dell'individuo. In questo senso, si tratta di un sinonimo di “Correlazione” (vedi pag. 2-3). In senso più ristretto, la regolazione è la capacità di un uovo, di un embrione o dell'abbozzo di un organo di adattarsi ad un ambiente alterato in modo da condurre comunque ad uno sviluppo embrionale normale; in questo senso ristretto, la regolazione consente ad un uovo o un embrione che abbia perduto la propria integrità di riorganizzare o rimaneggiare il materiale residuo per portare ad un organismo completo, ristabilendo i normali rapporti fra i diversi organi; ciò avverrebbe senza formazione di materiale nuovo, come invece avviene nel caso della rigenerazione. Il fenomeno della regolazione giustifica il termine “uova regolative”, che si trova contrapposto a quello di “uova a mosaico” in cui, fin dall'inizio, ogni parte dell'uovo è invece determinata a svilupparsi verso un particolare organo e solo verso quello.

– **Determinazione** = Nello sviluppo embrionale, processo di riduzione delle potenzialità di sviluppo iniziali verso lo stabilirsi irreversibile delle potenze formative; come dire: graduale specializzazione delle cellule in struttura e funzione. È il contrario di “plasticità”. Nello sviluppo embrionale, i blastomeri (nota 11, pag. 3) divengono sempre più strutturati e **determinati** nelle loro funzioni. In altre parole, la determinazione è la graduale e definitiva stabilizzazione della struttura finale di ogni territorio dell'embrione. Con ciò ha fine il potere regolativo di quel

territorio, che può differenziarsi solo in modo rigido ed autonomo. Si può dire in altre parole che un tessuto diventa determinato quando acquista la capacità di auto-differenziarsi. Anche se un uovo o un territorio embrionale è inizialmente “regolativo”, capace di portare ad uno sviluppo organico anche in seguito a qualche mutilazione, prima o poi diventa determinato, e non può più fare marcia indietro: il suo destino è segnato.

Un esperimento assai indicativo per chiarire il concetto di determinazione è stato eseguito sulla gastrula (fig. 1, M-O, pag. 4) di Anfibi. Nel dorso dell’embrione, il foglietto esterno (ectoderma), è destinato a svilupparsi come strato esterno del futuro individuo (epidermide) ma, nella sua parte centrale, formerà una piega longitudinale (doccia neurale) che si richiude a formare un tubo (canale neurale) ed evolverà poi nel sistema nervoso centrale (neurasse).

Ebbene, se preleviamo un pezzo di tessuto (trapianto) da quest’ultima zona della gastrula e la impiantiamo nella zona opposta, ventrale, i casi sono due: se l’embrione è giovane, il trapianto evolve secondo la posizione che ha appena assunto: in epidermide ventrale. Dunque era ancora multipotente, non era ancora determinato, si è adattato.

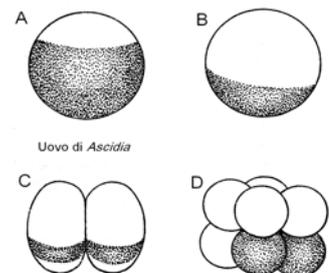
Se invece l’embrione è più vecchio, il trapianto produce l’organo che avrebbe prodotto se fosse rimasto al suo posto: un tubo neurale. Dunque, da multipotente è diventato determinato; si evolve secondo l’origine, secondo la sua posizione iniziale e non cambia più strada. Le sue potenzialità si sono ridotte drasticamente. La determinazione ha bloccato il suo sviluppo in una direzione irreversibile.

Ora, la formazione di un nuovo organo, l’organogenesi (nota 13 a pag. 3), deve partire comunque da un uovo (nello sviluppo embrionale), da un abbozzo o una gemma (nella riproduzione vegetativa), da un tessuto indifferenziato o blastema (nota 39 a pag. 13) (nella rigenerazione). Dunque, si parte da una situazione iniziale, embrionale, poco o punto differenziata, per arrivare ad una struttura definitiva, differenziata, che tende a creare o ripristinare un complesso organico ed ordinato⁴⁶.

Ecco quindi perché, fin dall’inizio, abbiamo messo in connessione i fenomeni della rigenerazione con quelli dello sviluppo embrionale e della riproduzione vegetativa. In ognuno di questi casi devono operare i meccanismi dell’accrescimento, dello sviluppo coordinato, della regolazione e della determinazione, che abbiamo appena esaminato. Se un tessuto iniziale qualunque riesce a maturare nella giusta direzione, significa che il suo sviluppo ha tenuto conto (o ha subito influenze determinanti) di tutti i tessuti e gli organi circostanti. Una crescita armonica non sarebbe possibile senza una fitta rete di attivazioni ed inibizioni: ogni parte deve essere coordinata con tutte le altre. Influenze geniche? ormonali? enzimatiche? Ai posteri l’ardua sentenza. Ma questo insieme di correlazioni deve esistere, per l’embrione, per la gemma, per l’abbozzo, per il blastema.

Naturalmente, nulla è perfetto. Anche nelle condizioni più naturali, i meccanismi dello sviluppo embrionale, della riproduzione vegetativa o della rigenerazione possono sbagliare; come vedremo, sono ben noti i casi di anomalie, mostruosità, ecc. Succede nelle migliori famiglie.

⁴⁶ In realtà, anche in un uovo apparentemente privo di strutture, si osserva una qualche differenza regionale, in grado di distinguere un polo “animale” da uno “vegetativo”. Tale “asse polare” può dipendere dalla direzione della gravità, dal punto di attacco dell’uovo, dalla distribuzione del tuorlo e simili, ma esso si conserverà nell’embrione in tutto il suo sviluppo futuro. Sembra poi che la polarità, la non-omogeneità, dell’uovo si affermi solo dopo la penetrazione dello spermatozoo e riguardi la micro-struttura del citoplasma. Nella figura a lato è indicata la concentrazione di particolari enzimi (ossidasi) in un uovo, subito prima della fecondazione (A) e dopo di essa, durante le prime divisioni (B, C e D).

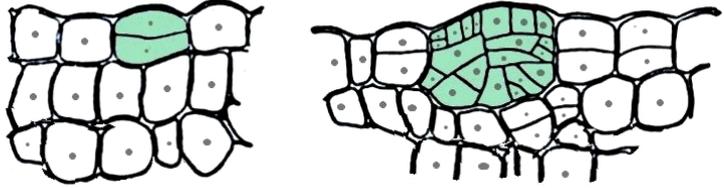


Ripareremo presto del concetto di polarità.

Notiamo l’aggettivo “animale” che, in questo contesto, indica la parte dell’uovo e dell’embrione (“polo”) che darà origine al capo ed è sede di maggiore attività metabolica. In esso le cellule hanno minori dimensioni e minori quantità di tuorlo. Questo “polo animale” darà origine all’ectoderma (vedi la nota 19 a pag. 5).

Torniamo al caso della begonia, che ci dà un bell'esempio di questi fenomeni.

Fig. 28 – A sinistra, una cellula epidermica isolata si sta dividendo in seguito alla mutilazione della foglia. A destra, la stessa cellula sta proliferando a formare un blastema rigenerativo.



All'esame microscopico, vediamo l'inizio della formazione della nuova pianta da una singola cellula. E questo sarebbe già una forma estrema di rigenerazione. Ma il bello sta nel fatto che quella cellula era già del tutto differenziata e determinata: da tempo era stata avviata nella precisa direzione "cellula epidermica, con cuticola, ecc.". Come ha fatto a cambiare idea?

Constatiamo: 1) Quella cellula era inizialmente (nell'embrione precoce) totipotente.

2) Crescendo all'interno di un organismo completo, le sue potenzialità iniziali, più o meno totali, si sono gradualmente ridotte fino al suo specifico destino finale (determinazione progressiva).

3) Nell'intero organismo di cui faceva parte all'inizio, qualche meccanismo di attivazione ha diretto il suo sviluppo in quella particolare direzione, e solo in quella.

4) Sempre in quel contesto, un analogo meccanismo inibitorio le ha impedito di svilupparsi in qualunque altra direzione. La determinazione è un intreccio di attivazioni ed inibizioni.

5) I tagli nella foglia hanno isolato quella cellula e le sue contermini dalla rete di correlazioni in cui esse si sono sviluppate e differenziate fino a quel momento.

6) Da quel momento, quel gruppo di cellule è diventato libero: ha ripreso possesso di tutte le sue potenzialità iniziali ed ha potuto dare origine ad un blastema indifferenziato, capace di produrre quanto serve alla futura pianta.

Questo è un chiaro esempio di quante e quali siano le continue interazioni esistenti fra tutte le parti di un organismo, fin dagli inizi della sua esistenza (uovo, gemma, abbozzo e simili), quelle che si possono riassumere col termine "correlazioni".

Senza queste correlazioni, non si potrebbe capire come da un uovo possa venir fuori una gallina, e solo quella, o da un seme, una quercia.

Abbiamo già accennato alle uova ed agli embrioni iniziali "a mosaico" e "regolativi". Ritorniamo ai concetti appena esposti: un uovo "a mosaico" è composto da parti che, fin dall'inizio, vedono segnato il loro destino finale, sono già determinate. Non possono cambiare direzione strada facendo. Invece, un uovo o un embrione "regolativo", almeno all'inizio, anche se isolato o separato in parti, può dar luogo ad uno sviluppo normale: è capace di "regolarsi" poiché le sue varie parti non sono ancora "determinate".

Ovviamente, col procedere dello sviluppo, la capacità regolativa, prima o poi, diminuisce e la determinazione prende il sopravvento. Il passaggio fra le due fasi è graduale, avviene in momenti diversi dello sviluppo embrionale a seconda della specie, ma è ineluttabile.

Anche qui vi sono eccezioni: i fenomeni rigenerativi delle planarie e pochi altri casi, che vedremo, sono tali da far pensare che in qualche caso il potere regolativo, la totipotenza, il potere rigenerativo, si prolunghino per tutta la vita. Ogni regola ha le sue eccezioni.

Torniamo ai fenomeni di riproduzione vegetativa nelle piante. Alcuni di questi sono ampiamente sfruttati in agricoltura e giardinaggio: basti pensare alla falciatura, alla potatura, e simili.

In maggior dettaglio, pensiamo alla talea.

Fig. 29/30 (a destra) – Un ramo, staccato dalla pianta (T – talea) e messo a terra può mettere radici e foglie (B – barbatella).

Si può favorire la sua crescita mettendolo in terra prima ancora di staccarlo dalla pianta (a destra). In questo caso sconfinna nella propaggine (sotto),

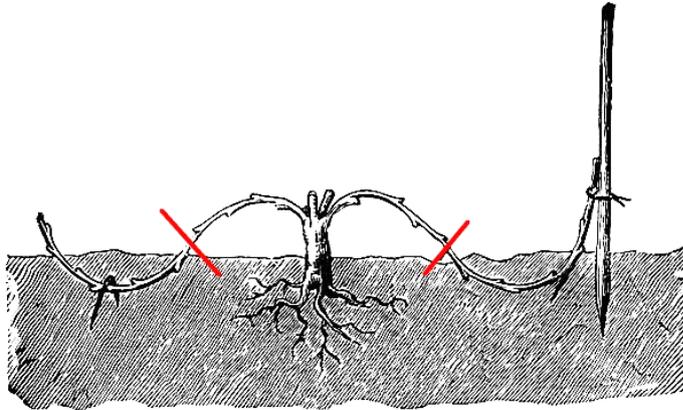
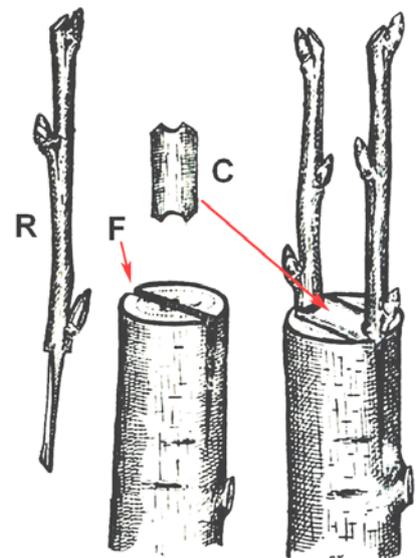
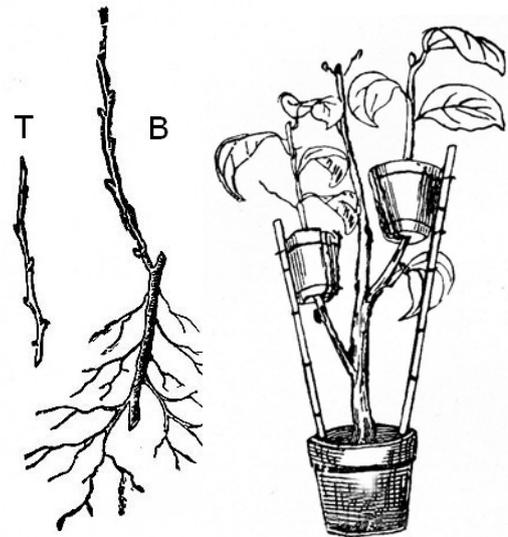


Fig. 31 (sopra) – Propaggine. Un ramo piegato e parzialmente interrato senza staccarlo dalla pianta può mettere radici, rendendo poi possibile il suo distacco dalla pianta madre (i tagli sono indicati da linee rosse).

Fig. 32 – Innesto “a spacco”. La “marza” (R) viene forzata in una fessura del tronco ospite (F) e rigenera nuovi rami. La parte scoperta della fessura viene chiusa con un pezzo di corteccia opportunamente sagomato (C).

Notare che, in tutti questi casi, gli organi rigenerati vengono dai meristemi di una gemma o da quelli corticali, come il cambio (vedi la nota 40 a pag. 13).



Appena si parla di rigenerazione, poi, saltano fuori le planarie: piccoli vermi piatti, Platelmini Turbellari, acquatici, anche marini, non parassiti, carnivori. Abbiamo già notato il loro potere di riproduzione vegetativa (ne abbiamo accennato alle pagine 8, 12, 14 e 18).

Vi sono anche specie del terreno umido. Sono relativamente evoluti poiché possiedono un capo distinto con un piccolo cervello ed organi di senso, come due o più occhi semplici. L'epidermide è ciliata⁴⁷, il che consente loro il nuoto e lo strisciamento. La riproduzione è sessuata (sono ermafroditi) o vegetativa, per scissione, o entrambe.

Su questi animali sono stati eseguiti innumerevoli studi sperimentali che hanno messo in evidenza le caratteristiche salienti del loro potere rigenerativo.

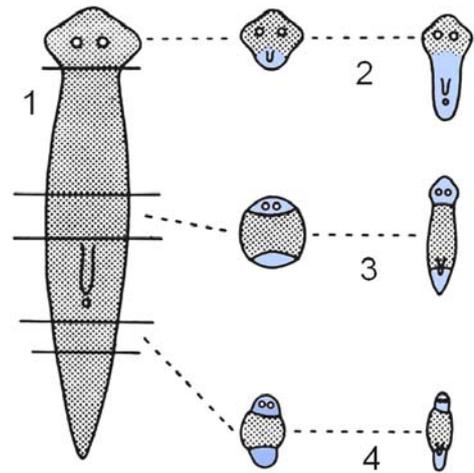
⁴⁷ Le ciglia di questi animali, come quelle dei Protozoi Ciliati e di altri animali (sono presenti anche nell'albero respiratorio dell'uomo), sono fitti filamenti alla superficie esterna delle cellule, dotati di movimenti ritmici, che meritano loro il nome di “ciglia vibratili”.

Fig. 33 – Questa figura consente di rilevare qualche dettaglio.

– Il potere rigenerativo appare tanto più forte quanto più il pezzo tagliato è vicino al capo: una manifestazione dei gradienti di cui alla pag. 3.

– La rigenerazione del capo è tanto più fedele all'originale quanto più rispetta lo stesso gradiente. Se il pezzo è troppo piccolo o troppo vicino alla coda, la rigenerazione può essere incompleta o con polarità invertita. Anche qui, questione di gradienti?

– La porzione in via di rigenerazione diventa più grande se è stata prelevata vicino al capo, sempre secondo quel gradiente.



La polarità

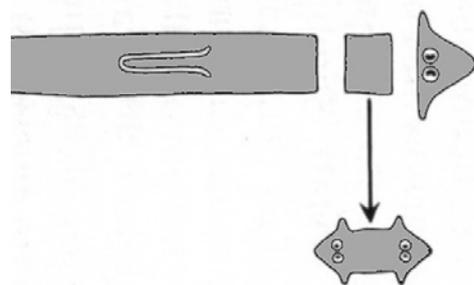
Qui viene spontaneo chiedersi: la parte rigenerata si forma sempre rispettando la polarità, l'orientamento, dell'originale? Risente della disposizione nello spazio che aveva prima del taglio, rispetto all'organismo da cui è stata asportata? O si riorganizza in modo indipendente?

Di solito, la risposta è sì, l'orientamento è conservato. Ma ...

Proprio nel caso delle planarie, molti sperimentatori hanno provato a ricavare da una planaria adulta un segmento molto piccolo. La rigenerazione può avere luogo, ma il pezzo vicino al capo ... “perde la testa”, nel senso che tende a crescere con due teste, ai due estremi, con orientamento opposto.

Fig. 34 – In questo caso, si può pensare che il gradiente cefalo-caudale⁴⁸ sia troppo omogeneo all'interno della piccola porzione asportata e non riesca a dirigere una corretta rigenerazione. Non vi sarebbe una sufficiente differenza fra le due superfici di taglio.

Se si rifà l'esperimento nella sezione caudale, può avvenire qualcosa di molto simile: l'animale che si rigenera avrà due code e nessuna testa.

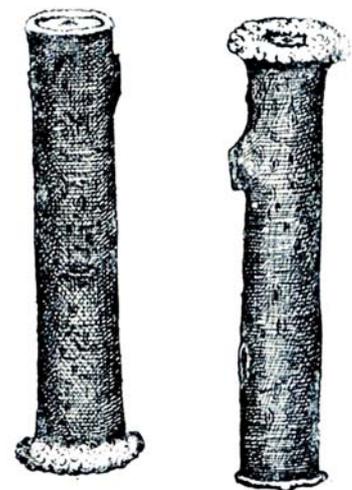


Anche nelle piante, la polarità delle parti rigenerate rispetta spesso quella originale.

Fig. 35 – Un troncone di ramo di pioppo o salice, posto in condizioni adatte, forma rapidamente un callo ai due estremi, che in seguito potranno rigenerare radici dalla parte inferiore e rami da quella superiore, ma comunque l'estremo più basso si riconosce per aver prodotto un callo assai più vistoso (a sinistra nella figura).

Se un simile troncone viene fatto rigenerare ponendolo in posizione capovolta (a destra in figura), il callo più grosso si forma ancora all'estremo che era inferiore e la rigenerazione di radici e rami avverrà con qualche anomalia.

Ma il problema della conservazione della polarità è stato indagato con mezzi più sofisticati, vale a dire con la tecnica dei trapianti. Non si tratta qui della rigenerazione di un tutto da parte di un frammento (caso **B**), ma è bene concludere con gli esempi che seguono il discorso sulla conservazione della polarità.



Nella figura seguente, è illustrato un esperimento eseguito quasi un secolo fa da Harrison su embrioni di Anfibi Urodela acquatici (salamandre e tritoni).

⁴⁸ Vedi alla fine di pag. 3.

Fig. 36 – In A è schematizzato l'embrione integro, da cui viene estratto un trapianto (cerchietto bianco) da un'area destinata a formare una zampa; in esso sono indicati l'asse cefalo-caudale (A = anteriore, P = posteriore) e quello dorso-ventrale (D = dorsale e V = ventrale).

Subito dopo, il trapianto viene innestato sul fianco di un embrione di pari età, invertendo l'asse dorso-ventrale (B). In seguito, da qui si sviluppa un arto normale, normalmente orientato (D). L'inversione del trapianto lungo l'asse D-V non ha avuto effetto.

Se però il trapianto viene innestato invertendo il suo asse cefalo-caudale rispetto all'ospite (C), l'arto rigenerato risulta anch'esso invertito (E, freccia rossa). L'asse cefalo-caudale del trapianto ha avuto la prevalenza.

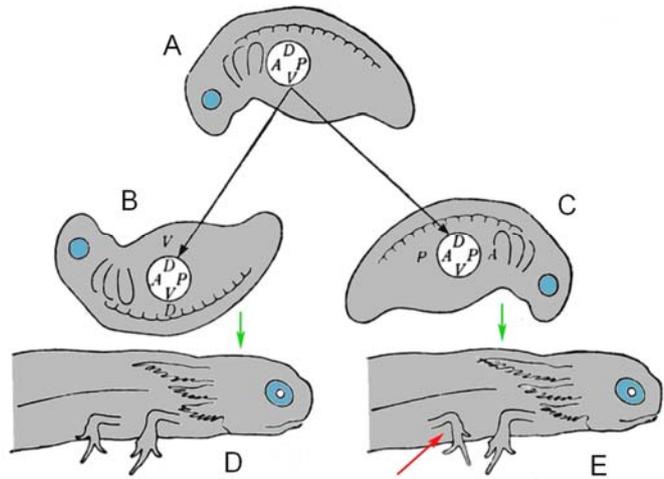
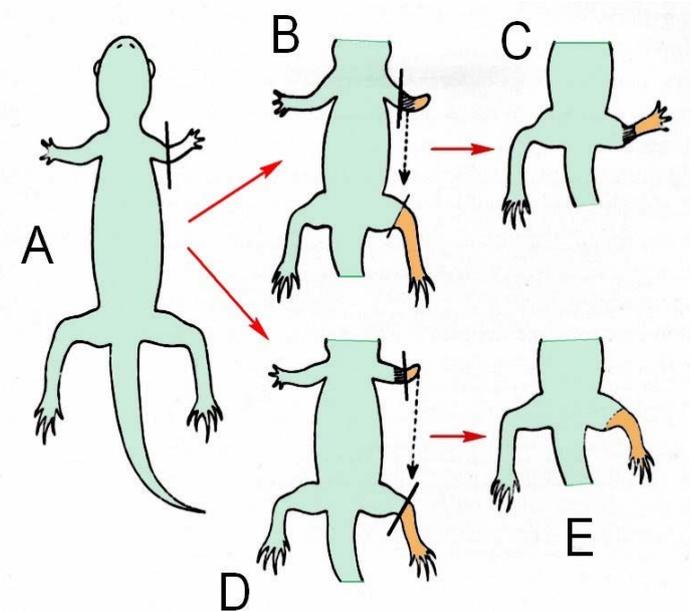


Fig. 37 – Sempre su un tritone, risulta che non tutte le parti dell'abbozzo rigenerativo sono equivalenti.

In A, viene amputato un arto anteriore (in bianco). In suo luogo, si forma un abbozzo di rigenerazione (B – regione grigio-arancione).

Tale abbozzo viene di nuovo amputato per intero ed innestato in luogo dell'arto posteriore, appena amputato. Ciò che se ne rigenera sarà un arto a carattere anteriore, orientato in coerenza con un arto anteriore (C): l'orientamento ed il destino originale del trapianto è stato conservato.

Se invece viene asportato solo l'apice dell'abbozzo (zona arancione) ed innestato in luogo di un arto posteriore (D), l'arto rigenerato alla fine sarà ad orientamento corretto (E): il trapianto del solo apice dell'abbozzo non ha saputo imporre la sua destinazione originale e si è adattato alla posizione anomala in cui è stato posto. La posizione domina sull'origine.



C) Il caso di rigenerazione più facile da descrivere è quello di un individuo che ricostruisce una parte che sia stata staccata (spontaneamente o accidentalmente); in questo caso, la parte staccata non è superiore a metà del proprio corpo. È questo il significato che si attribuisce di solito al termine “rigenerazione”, in senso stretto, nel senso di “restituzione”⁴⁹.

Prima di entrare nei casi particolari di questa forma di rigenerazione, conviene accennare ad un fenomeno singolare: la **Morfallassi** (Morgan).

Pensiamo a cosa succede durante il ciclo vitale degli insetti “a metamorfosi completa” (olometaboli), come Coleotteri, Lepidotteri (farfalle), Imenotteri (formiche, api e vespe), ecc.: dopo la lunga fase della vita larvale (bruco, nel caso delle farfalle), l'insetto si libera del tegumento e si trasforma in ninfa⁵⁰ o “pupa”⁵¹ (crisalide⁵², nel caso delle farfalle). Da questo, si svilupperà poi l'adulto.

La ninfa ha un aspetto completamente diverso da quello della larva o dell'adulto, ma in essa si verifica un completo riassetto strutturale: gli organi della larva si disaggregano, si sdifferenziano, e ne nasce una pappetta di cellule disordinate, indifferenziate, totipotenti, quasi

⁴⁹ Restituzione: ripristino della struttura di un organo lesionato o degenerato; ciò comporta in linea di massima un nuovo differenziamento. – Si ha un significato analogo a rigenerazione quando, in seguito a mutilazioni, vengono riformati organi interi. Es.: radici e gemme rameali in seguito a talea, o da gemme dormienti preesistenti o *ex novo*.

⁵⁰ Dal latino “*nubere*” = velare, ricoprirsi di un velo.

⁵¹ Dal latino: “*pupa*” = bambola, per l'aspetto, spesso rotondeggiante.

⁵² Dal greco “*khrysos*” = oro, per la lucentezza dell'esoscheletro in alcune specie.

un ritorno allo stadio di embrione precoce. Il termine “morfallassi” viene infatti dalla radice “*morfè* = forma e “*allaxis*” = mutamento. Non viene dunque a sparire nulla, c’è solo una “riduzione⁵³”, una perdita di struttura.

Ebbene, da questo miscuglio di cellule scombinata, poco a poco, durante il periodo ninfale, si organizzano tutti gli organi dell’adulto, che non hanno nulla a che fare con quelli della larva. Dalla spoglia ninfale uscirà un adulto, più o meno perfetto. Il passato è dimenticato.

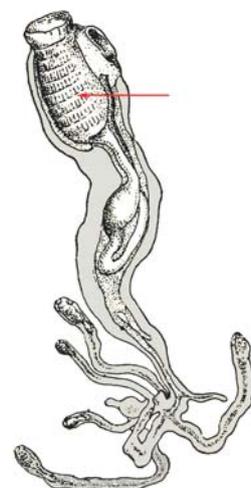
Fig. 38 – Le tre fasi del ciclo vitale del maggiolino⁵⁴ (*Melolontha melolontha*, Coleotteri Scarabeidi). La larva, al centro, vive sotterra per almeno tre anni e si nutre di radici. La ninfa (a destra) emerge in primavera. L’adulto (a sinistra) si nutre di foglie e fiori, ed è dannoso quasi quanto la larva. Ha un volo pesante; le elitre sono rosso-brune e non ricoprono tutto l’addome.



Qui è rappresentato un maschio, riconoscibile dalle antenne a ventaglio (gli Scarabeidi venivano perciò chiama-ti anche “Lamellicorni”).

(Fig. 19) – Un caso altrettanto evidente di morfallassi è quello del Tunicato *Clavelina*, che abbiamo già visto come esempio di colonia da gemmazione a pag. 11 (fig. 19).

La morfallassi traumatica si verifica, per es., nella *Clavelina*, un Tunicato Ascidiaceo marino, parente delle salpe e dei pirosonidi. Il corpo dell’animale è sacciforme; al suo interno l’acqua viene fatta circolare ad opera di file di cellule ciliate⁵⁵ in modo da assicurare la respirazione nelle branchie, disposte in un sacco a forma di barilotto (“cestello branchiale”, freccia rossa nella figura a fianco).



Ebbene, se si estrae il sacco branchiale e lo si pone in un mezzo nutritivo adatto, quell’organo attraversa una fase di morfallassi e, solo dopo, rigenera un animale completo.

NB: il corpo dei Tunicati è rivestito di una *tunica* il cui componente fondamentale, la tunicina, è simile alla cellulosa delle pareti cellulari dei vegetali (un caso di “convergenza”?).

Una morfallassi si verifica spontaneamente in molti Invertebrati marini, oltre ai Tunicati (nelle Spugne, Idrozoi, Briozoi): quando l’ambiente è sfavorevole – estivazione, ibernazione, intossicazione, denutrizione – essi si sdifferenziano profondamente, salvo poi rigenerare.

Dunque, nella morfallassi non si rigenera una parte mancante, ma si costruisce ex novo un adulto, a partire da un blastema totale. Il collegamento colla rigenerazione esiste in quanto, come già sappiamo, un blastema rigenerativo è assimilabile ad un abbozzo embrionale in via di sviluppo. Si può vedere la morfallassi come un caso estremo di “regressione”: genericamente, una retrocessione ad uno stato indifferenziato. In senso più stretto, è sinonimo di **riduzione**.

Dobbiamo poi distinguere, nella rigenerazione traumatica o accidentale, “recuperativa”, una serie di diverse modalità:

— **Omomorfo** (vedi la nota 42 a pag. 14): è il caso ideale, quando l’organo è restituito alla sua struttura originaria.

— **Eteromorfo**: da: “*heteros*” = altro, diverso. Rigenerazione traumatica di un organo diverso da quello perduto (le lucertole, quando perdono la coda, possono rigenerare al suo posto

⁵³ Riduzione: scomparsa del differenziamento cellulare e riduzione della massa di un tessuto o organo in seguito a condizioni d’ambiente sfavorevoli. Normalmente è seguita dalla rigenerazione con **restituzione** delle strutture originali.

⁵⁴ Nel linguaggio comune, questo nome è attribuito a molte altre specie di Coleotteri che sfarfallano in primavera, come la coccinella, la cetonia, ecc., ma ciò produce solo confusione.

⁵⁵ Vedi la nota 47 a pag. 19.

una zampa). In questo senso, diviene sinonimo di Neomorfosi⁵⁶.

Rientrano nella Eteromorfosi i casi di **iperplasia**⁵⁷, e di **ipertrofia**⁵⁸.

In senso più ristretto, “eteromorfosi” può indicare una rigenerazione con inversione della polarità dell’organo rigenerato rispetto all’originale.

— **Epimorfosi**: da “*epi*” = sopra, e “*morphé*”= forma. A seconda degli autori, nel campo della biologia, può avere diverso significato:

- Rigenerazione traumatica di un organo diverso da quello perduto; in questo senso, diviene sinonimo di Eteromorfosi e di Neomorfosi.

- Rigenerazione traumatica di una parte perduta, non da territori predeterminati, ma da materiali neofornati nell’animale che ha subito la perdita, da un blastema. Tali materiali nascono in genere per proliferazione di cellule totipotenti (archeociti, neoblasti, ecc.), già presenti nell’organismo (che conserva la propria struttura). Il termine Epimorfosi si può confondere, erroneamente, con quello di “Neomorfosi”, appena citato.

Rientrano nel termine di Epimorfosi sia la Omomorfosi, sia l’Eteromorfosi.

— **Iper-rigenerazione** (multipla): l’organo amputato si riforma più volte, generalmente nel luogo della ferita, anche con polarità alterata. Questa modalità di rigenerazione è più forte dell’ontogenesi (nota 3 a pag. 2), che produce un solo organo al posto giusto.

In altro senso, l’iper-rigenerazione può portare ad un organo rigenerato perfetto, ma più grande del normale. Quando si vede un granchio con una chela più grande dell’altra e del normale, può essere un caso di iper-rigenerazione (“iper-chelia”). Anche dopo la potatura, si può avere la rigenerazione di un organo di dimensioni maggiorate. Abbiamo un sinonimo di iperplasia.

— **Meromorfosi**: rigenerazione parziale dell’organo perduto. Esempio tipico quello dei pesci Teleostei, che possono rigenerare una coda, ma spesso in forma anomala. Anche la lucertola, quando perde la coda, di solito la rigenera, ma irregolare, priva di vertebre.

Non resta che citare qualche esempio di rigenerazione in senso stretto, quella traumatica.

Negli Asteroidi abbiamo già citato il forte potere rigenerativo delle stelle di mare (fig. 25, pag. 15).

Negli Anellidi e nei Nemertini (vermi terrestri, d’acqua dolce e marini), come in molti Platelmini, è frequente la rigenerazione, che si accompagna spesso alla scissione spontanea.

In molti Artropodi (Insetti, molti Crostacei, Miriapodi e ragni) possono rigenerarsi gli arti, ma preferibilmente in individui giovani: infatti, la rigenerazione avviene per gradini, parzialmente, dopo ogni muta dell’esoscheletro.

Nei Molluschi può rigenerare il capo, il “piede”, le branchie, i tentacoli.

Nei Pesci, possono rigenerare i bargigli, le squame, l’opercolo branchiale, le pinne.

Negli Anfibi Urodeli, come la salamandra ed il tritone, si può rigenerare una delle zampe o la coda. Negli anfibi Anuri (rane e rospi) si rigenera solo la coda.

Negli Uccelli può rigenerare l’astuccio corneo del becco.

Nei Mammiferi si danno casi di autotomia (vedi subito sotto) della coda, in qualche Roditore.

Autotomia⁵⁹ = “capacità di auto-amputarsi”.

Tutti sanno che una lucertola, presa per la coda, se ne libera. Ogni ragazzino si è trovato, prima o poi, con la coda di una lucertola in mano. Anche il gecko fa altrettanto.

Esistono piani di frattura preordinati in mezzo alle vertebre della coda ed il distacco avviene per una violenta contrazione di appositi muscoli.

La parte espulsa può venire rigenerata, ma spesso in eteromorfosi, con forma e struttura

⁵⁶ Neomorfosi: da: “*neos*” = nuovo, e “*morphé*”= forma. Rigenerazione traumatica di un organo diverso da quello perduto.

⁵⁷ Iperplasia: accrescimento abnorme di un organo per eccesso di proliferazione cellulare.

⁵⁸ Ipertrfia: accrescimento abnorme di un organo per aumento delle dimensioni delle singole cellule.

⁵⁹ Da: “*autos*” = se stesso, e “*tomé*” = taglio.

anomala (vdi il solito esempio della coda rigenerata della lucertola, che non contiene più le vertebre).

Analoga cosa avviene con la coda, le zampe, le chele o le antenne di molti insetti, aracnidi (ragni) e crostacei, sempre per sfuggire ad un eventuale predatore. La parte può rigenerare, specialmente se l'animale è giovane, ma non è detto che ciò avvenga in omomorfo (vedi sopra), per cui si può rigenerare una zampa al posto di un'antenna, e cose simili.

È noto anche l'“evisceramento” delle oloturie. Questi animali, detti “cetrioli di mare” per via del loro aspetto allungato ed affusolato, sono parenti dei ricci di mare e delle stelle di mare (tutti nel tipo Echinodermi); la parete del loro corpo è un sacco muscolo-cutaneo flessibile e contrattile. Se disturbati, questi animali aumentano la pressione interna con una violenta contrazione ed espellono buona parte dell'apparato digerente. Probabile azione difensiva.

Sono stati osservati casi di autotomia anche nei coralli, che sarebbero capaci di staccare spontaneamente un frammento di colonia; cadendo al fondo, il frammento si fisserebbe e produrrebbe gemme ed una nuova colonia.

Cisti (da “*kistis*” = vescica)

Appena un accenno a pag. 10, quando abbiamo descritto il fenomeno delle “gemme interne”.

Il termine “cisti”, in medicina, indica una capsula fibrosa ripiena di liquido (cisti sebacea, sierosa, ematica) o formata intorno ad un corpo estraneo, un parassita, ecc. “Cisti biliare” indica poi la cistifellea.

In zoologia ha un significato più ampio: rivestimento protettivo di una cellula od un organismo, formato in fasi particolari del ciclo vitale (“uova d'inverno” della fillossera della vite, ad es.) o per condizioni ambientali avverse (disseccamento, fase climatica fredda, ecc.). Tipiche le cisti resistenti delle spugne d'acqua dolce (“**gemmule**”), formate da poche cellule in una capsula consistente, o quelle che si formano nei tessuti del maiale quando è parassitizzato dalle larve di vermi Cestodi, come le tenie, o le cisti della *Entamoeba* (Protozoo parassita intestinale, agente di forti dissenterie).

Le cisti formate per isolare un parassita dai tessuti sani hanno natura fibrosa e rappresentano una reazione ad una situazione patologica. Nessun riferimento al nostro argomento.

Fig. 39 – *Trichinella spiralis*, un piccolo verme Nematode, lungo 1-2 mm (maschio) o 3-4 mm (femmina), parassita di muscoli toracici, come il diaframma, nel ratto ed altri Mammiferi. Qui appaiono molte evidenti cisti.



Anche le cisti che si formano attorno alle “uova d'inverno” rappresentano una difesa per una forma di vita latente, ed hanno natura proteica, meccanicamente e chimicamente assai resistente.

Invece le cisti che si formano spontaneamente quando le condizioni ambientali sono avverse c'interessano poiché l'animale, mentre si riveste di un involucro resistente ed impermeabile, va incontro ad una più o meno spiccata morfallassi (vedi pag. 21/22).

Questo tipo di cisti è stato studiato a fondo nel caso dei Tardigradi (animaletti di meno di un millimetro, con otto zampe non articolate, viventi in ambienti umidi): allo stato di cisti, i Tardigradi perdono gli arti e sopportano senza fare una piega il disseccamento (anche per mesi), il congelamento, la bollitura, l'immersione in alcool e simili. Quando l'ambiente ritorna normale, riattaccano da dove erano rimasti: assorbono acqua, riorganizzano gli organi interni ed esterni e riprendono la vita normale.

Casi analoghi si osservano in certi Platelminti Trematodi, spugne, briozoi, ecc. Ne abbiamo accennato a pag. 22, parlando della morfallassi.

Poco sopra, in questa pagina, abbiamo parlato delle “gemmule” delle spugne d'acqua dolce: gruppi di cellule poco differenziate in un involucro resistente. È significativo che questo comportamento si verifichi nelle specie d'acqua dolce, facilmente esposte al disseccamento dello

specchio d'acqua o del torrente. Per contro, le specie marine possono contare su di un ambiente conservativo, sempre sommerso; una fase "resistente" di vita latente non servirebbe.

Tumori⁶⁰ o neoplasie

Altro fenomeno che ci riporta ai concetti di accrescimento, correlazione e coordinamento è quello dei tumori, sia nel mondo vegetale che animale.

Il tumore si può definire come una formazione anomala dovuta a proliferazione cellulare senza controllo. Una specie di gemmazione interna auto-alimentata, certamente di natura patologica.

Se pensiamo all'organogenesi (nota 13 a pag. 3), allo sviluppo embrionale, a molti casi di riproduzione vegetativa, alla crescita di un abbozzo rigenerativo, sappiamo che, esclusi i casi patologici, un tessuto si sviluppa in stretto coordinamento con tutto il resto dell'organismo e ne nasce un organo normale, con la giusta struttura e le giuste proporzioni, con un accrescimento limitato, sia nel tempo che nello spazio.

Il tumore invece, rappresenta un caso di accrescimento "fuori controllo" del tessuto, che non ha una struttura coerente con il resto dell'organismo e procede con meccanismi autonomi, in sostanza, di accelerata ed incontrollata proliferazione cellulare – iperplasia dunque.

La causa della sua insorgenza sono in linea di massima "mutazioni", modificazioni genetiche irreversibili (qualche gene diventa "oncogeno"), anche di una sola cellula iniziale. Lo sviluppo seguente può dipendere da fattori ambientali "promuoventi" (radiazioni, inquinamento chimico, errore alimentare, infezioni), a loro volta causa possibile di mutazioni.

Galle⁶¹

Si tratta di escrescenze o deformazioni di vari organi vegetali dovute all'azione di vari parassiti (virus, batteri, funghi, insetti, acari, anguillule, ecc.).

Abbiamo accennato più sopra ai fenomeni di rigenerazione nelle piante ed alla formazione dei "calli". Le galle nascono dalla proliferazione anomala di un meristema e possono raggiungere notevoli dimensioni, soprattutto rispetto a quelle del parassita che le suscita.

Una organogenesi *ex novo*.

C'è la tentazione di assimilare le galle ad un tumore, ma non ve n'è ragione: la galla ha un accrescimento limitato, nel tempo e nelle dimensioni, e consiste in un organo ben differenziato, con caratteristiche molto specifiche (dall'aspetto della galla si può generalmente identificare sia la pianta ospite, sia il parassita che l'ha provocata). Va considerata un fenomeno a parte, anche se consiste in sostanza in una proliferazione cellulare anomala. Proliferazione, comunque, "indotta" e "determinata".

CONCLUSIONI

Sarà sembrato strano parlare di rigenerazione partendo dallo sviluppo embrionale o dalla riproduzione per gemme o stoloni, o semplicemente per scissione. Ma in tutti questi fenomeni abbiamo individuato un filone comune: la capacità del vivente (animale, pianta, uovo, embrione, gemma, trapianto, ecc.) di svilupparsi e conservarsi ad oltranza.

Abbiamo visto che, salvo casi patologici, una regione dell'uovo, un blastomero o tessuto dell'embrione, un abbozzo o blastema rigenerativo, una gemma o stolone in sviluppo, si accrescono fino a raggiungere le giuste proporzioni e la sede corretta. Ogni cellula "sa" dove deve migrare, come deve differenziarsi, a che punto smettere. Non produce organi in più, non occupa tutto lo spazio disponibile, rispetta lo schema generale e la polarità dell'adulto a venire. Fa la sua parte, e solo quella, dove le spetta.

Ed allora, qualunque sia il canale di trasmissione (enzimatico, ormonale, genetico?), certo ogni parte in sviluppo, cellula, tessuto, embrione, abbozzo, gemma e simili, riceve "informa-

⁶⁰ Dal latino "tumere" = essere gonfio.

⁶¹ Dal latino "galla". Vedi, in questo sito, l'art. n° A 11.

zioni” da tutte le altre, si sviluppa e si differenzia all’interno di un rigido schema generale.

L’organogenesi sarà ancora in parte sconosciuta, ma è certamente un processo coordinato, organico, basato su una generale rete di correlazioni che si stabilisce all’interno di ogni essere vivente, con modalità specifiche⁶².

Una ferita, un’amputazione o lo sviluppo di uno stolone, alterano quella rete di influenze ed i tessuti possono ricominciare a proliferare per restituire la forma completa che è andata perduta o che deve ancora crescere.

Così possiamo richiamare tanti concetti che abbiamo cercato di chiarire nel testo che precede: totipotenza, differenziamento progressivo, determinazione, organizzatori embrionali, induzione, attivazione sinergica, inibizione coordinata, e così via.

Inutile ripetersi. Basti tener presente che la materia vivente appare sempre auto-conservativa. Ogni tanto sbaglia la mira (iper-rigenerazione e simili), ma utilizza sempre il materiale disponibile nel tentativo di generare, replicare, riparare o (ri)costruire individui completi e vitali.

⁶² In biologia, il termine “specifico” ha un significato diverso da quello, generico, del linguaggio corrente: indica quel fenomeno o quella caratteristica che riguarda quella particolare specie vivente, e non altre.

BIBLIOGRAFIA SOMMARIA

- AA. VV. Differenziamento e morfogenesi – Progetto Nazionale di ricerca, MUIRS, 1996 – p =91
- BARNES R. D. Zoologia: gli Invertebrati – 4^a ediz. – Piccin, Padova, 1985 – p = 1198 – f = nq
- BEAUMONT A. e CASSIER P. – Biologie animale, 3 voll. (6^a ediz.) – Dunod, Paris, 1987/1981 – p = 629 + 918 f = nq
- CAPPELLETTI C. Trattato di botanica – 3^a ediz. – I – UTET, Torino, 1975 – p = 1142 – f = 678
- COLOSI G. Corso di biologia per le scuole medie superiori – Le Monnier, Firenze, 1940 – p = 486 – f = nq
- DARLINGTON A. Plant galls – Blandford Press, London, 1968 – p = 183 – f = 293
- D'ANCONA U. Trattato di zoologia – 3^a ediz. – UTET, Torino, 1967 – p = 1107 – f = 127
- GOLA G., NEGRI G. e CAPPELLETTI C. – Trattato di botanica – UTET, Torino, 1940 – p = 999 – f = 735
- FIRKET H. La cellula vivente – Newton Compton, Roma, 1994 – p = 93 – f = 39
- PADOA E. Biologia generale – Boringhieri, Torino, 1962 – p = 716 – f = nq
- PEARSE V. e J. e BUCHSBAUM M. e R. – Invertebrati viventi – Zanichelli, Bologna, 1993 – p = 820 – f = nq
- PELLIZZARI SCALTRITI G. – Guida al riconoscimento delle più comuni galle – Pàtron, Bologna, 1988 – p = 174 – f = nq, a colori
- PIERANTONI U. Trattato di biologia e zoologia generale – Humus, Napoli, 1948 – p = 465 – f = 176
- PIERANTONI U. Trattato di zoologia sistematica – Humus, Napoli, 1947 – p = 603 – f = 521
- PIERSANTI C. Lezioni di Scienze Naturali per le scuole medie superiori, 2^o vol. – Zanichelli, Bologna, 1942 – p = 394 – f = 281
- RAFFAELE F. L'individuo e la specie – Sansoni, Firenze, 1943 – p = 193
- RANZI S. e LEONARDI CIGADA M. – Zoologia generale sistematica ed ecologia – SEI, Torino, 1979 – p = 238 – f = nq
- RUGH R. Vertebrate embryology – Harcourt, Brace & World, New York, 1964 – p = 573 – f = nq
- SLACK J. M. W. Fondamenti di biologia dello sviluppo – Zanichelli, Bologna, 2007 – p = 396 – f = nq
- STORER T. I. et al. Zoologia – Zanichelli, Bologna, 1982 – p = 1006 – f = nq
- STRASBURGER E. et al. Trattato di botanica, 6^a ediz. – Vallardi, Milano, 1973 – p = 801 – f = 982
- STRASBURGER E. et al. *Trattato di botanica, 3^a ediz. Vol. II (Tallofite, Briofite, Pteridofite, Spermatofite) – p = 509 – f = 541

NB: molti dei testi citati contengono a loro volta un'ampia bibliografia.

Note: p = numero delle pagine
 f = numero delle figure
 nq = non quantificate