

PHYSIS

RIVISTA INTERNAZIONALE DI STORIA DELLA SCIENZA

VOL. LIV
NUOVA SERIE

2019



LEO S. OLSCHKI EDITORE
FIRENZE

Direttore responsabile: prof. Vincenzo Cappelletti

Registrazione del Tribunale di Firenze n. 4026 del 6 novembre 1990

ISSN 0031-9414

FINITO DI STAMPARE
PER CONTO DI LEO S. OLSCHKI EDITORE
PRESSO ABC TIPOGRAFIA • CALENZANO (FI)
NEL MESE DI SETTEMBRE 2020

PHYSIS

RIVISTA INTERNAZIONALE DI STORIA DELLA SCIENZA

pubblicata dalla
DOMUS GALILÆANA DI PISA

in collaborazione con
SOCIETÀ ITALIANA DI STORIA DELLA SCIENZA
SEMINARIO DI STORIA DELLA SCIENZA DELL'UNIVERSITÀ DI BARI

DIREZIONE E REDAZIONE (EDITORS)

Direttore responsabile (Senior Editor): VINCENZO CAPPELLETTI.

Direttore (Editor): GUIDO CIMINO.

Comitato direttivo (Editorial Board): NINO DAZZI, MAURO DI GIANDOMENICO, PAOLO FREGUGLIA, CARLO MACCAGNI, GIULIANO PANCALDI, RAFFAELLA SIMILI.

Responsabile delle recensioni (Book Reviews Editor): ANTONINO TRIZZINO.

Redazione (Editorial Office): SILVIA DEGNI, ANTONINO TRIZZINO.

CONSIGLIO SCIENTIFICO (ADVISORY EDITORS)

EVANDRO AGAZZI, GIULIO BARSANTI, ENRICO BERTI, JED BUCHWALD, PAOLO CASINI, CATHERINE CHEVALLEY, JEAN DHOMBRES, FRANÇOIS DUCHESNEAU, DIETRICH VON ENGELHARDT, RENATO FOSCHI, PAOLO GALLUZZI, ENRICO GIUSTI, ROBERT HALLEUX, JOHN L. HEILBRON, EBERHARD KNOBLOCH, SANDRA LINGUERRI, GEOFFREY LLOYD, RENATO MAZZOLINI, LUIGI PEPE, MARCELLO PERA, WILLIAM R. SHEA.

Direzione: Domus Galilaeana - via S. Maria 26 - 56100 Pisa - Tel. +39.050.23726

Redazione: Laboratorio di Storia della Psicologia -

Università di Roma «La Sapienza» - Via degli Apuli, 1 - 00185 Roma - Italy

E-MAIL: guido.cimino@uniroma1.it

Ogni articolo è sottoposto alla valutazione anonima di due esperti.
Each article is submitted to a double-blind scholarly peer review.

SOMMARIO

G. CIMINO, Vincenzo Cappelletti all'incrocio tra sapere scientifico e umanistico	pag.	1
<i>Studi e ricerche</i>		
P. DI GIOVANNI, Le origini della medicina nel mondo antico	»	21
V. FANO, D. PIETRINI, The Rigor of the Ancients and the Opportunism of the Moderns: The Case of the Lever	»	37
P. FREGUGLIA, François Viète's <i>Apollonius Gallus</i> : An Analysis	»	61
F. MINAZZI, Galileo epistemologo	»	91
A. CIOCCI, Galileo e le «maravigliose» <i>Spirali</i> di Archimede	»	123
F. GIUDICE, A Metaphysics of Vision: On the Origins of Thomas Hobbes's Political and Moral Philosophy.	»	145
L. TRAETTA, Un trattato secentesco incompiuto: le macchine di Claude Perrault	»	159
M. SINATRA, Le polemiche ottocentesche sulla percezione cromatica	»	175
G. CIMINO, La biologia marina di Salvatore Trinchese nella seconda metà dell'Ottocento	»	193
E. GIANNETTO, Poincaré's Electromagnetic Quantum Mechanics	»	221
G. MAGNANO SAN LIO, Ernst Cassirer e il dibattito sul sapere umanistico in Germania tra Otto e Novecento.	»	237
G. PARETI, Ereditarietà come storia. Il contributo degli embriologi alla discussione biogenetica	»	261
R. FOSCHI, L'eugenetica nella storia della psicologia	»	291

M.A. RANCADORE, Il fondamento epistemologico della psicoanalisi freudiana nei casi clinici del 1895	pag. 309
E. CICCIOLO, Freud e l'Ordine dei B'nai B'rith: un'appartenenza lunga quarant'anni.	» 327
G. SAVA, Il problema della giustizia minorile in Cesare Colucci tra psicologia e pedagogia correzionale	» 353
C. GENNA, Carlo Cattaneo e la psicologia delle menti associate.	» 371
G. MORGESE, E. ACITO, The Study of Childhood Mental Illness in the Twentieth Century Journal «Infanzia Anormale».	» 391
E. ACITO, G.P. LOMBARDO, G. MORGESE, The Clinical-Psychological Approach to Criminology of the Argentine Psychologist José Ingenieros.	» 419
<i>Note e discussioni</i>	
C. GENNA, Bertrand Russell e la filosofia dell'atomismo logico	» 445
A. FUNDARÒ, Gaston Bachelard e l'illusione epistemologica	» 455
A. FUNDARÒ, La teoria del tutto secondo Hawking e Barrow	» 467
<i>Cronache</i>	
V. GAVAGNA, The <i>Edizione Nazionale</i> of Francesco Maurolico's Mathematical Work: History and Perspectives	» 479
A. ROSSI, Ricordo di Salvo D'Agostino	» 491
M. SINATRA, Ricordo di Glauco Ceccarelli	» 497

EREDITARIETÀ COME STORIA.
IL CONTRIBUTO DEGLI EMBRIOLOGI
ALLA DISCUSSIONE BIOGENETICA

GERMANA PARETI
Università degli Studi di Torino ★

RIASSUNTO – La teoria della ricapitolazione, nella forma che le impartì Ernst Haeckel, subì verso la fine dell'Ottocento una battuta d'arresto, alla quale non furono estranee le ricerche sperimentali avviate dall'embriologo meccanicista Wilhelm Roux. D'altra parte, già con la *Entwicklungsgeschichte* di Karl Ernst von Baer (1828) e successivamente con la teoria darwiniana, il concetto di ricapitolazione aveva avuto interpretazioni non univoche e l'importanza della *storia* in biologia (concepita ora come *storia dello sviluppo* e non come *storia naturale*) sembrò riguardare più il processo ontogenetico, e in particolare le linee cellulari, che non la filogenesi. Tra Otto e Novecento, l'eredità della ricerca tedesca passò agli zoologi delle università americane e del Laboratorio di Biologia Marina di Woods Hole, i quali seppero mettere a frutto la teoria cromosomica insieme con la riscoperta della genetica mendeliana.

UNO SGUARDO RETROSPETTIVO

Se è vero, come si suol dire, che in ogni campo del sapere tutto ha inizio sempre con Aristotele, allora a questa tesi non sfugge neppure l'embriologia, giacché fin dal *De generatione animalium* traspare l'interesse del filosofo per lo sviluppo graduale dei primi organi, che veniva fatto risalire all'azione di un principio formativo. Già in Aristotele si possono individuare alcuni elementi che avrebbero contraddistinto la ricerca embriologica di fine Ottocento, ma che furono interpretati in maniera distorta. Laddove, al-

★ Germana Pareti, Dipartimento di Filosofia e Scienze dell'Educazione, Università di Torino, Via S. Ottavio, 20 - 10124 Torino – germana.pareti@gmail.com.

ludendo agli embrioni, egli scriveva che «gli enti di questo tipo in un primo momento (*prôton*) sembrano vivere la vita della pianta» non intendeva però sostenere che gli embrioni inizialmente fossero piante, bensì che esercitassero le funzioni delle piante, disponendo soltanto di un'anima vegetativa.¹ Negli embrioni umani si sarebbero successivamente esercitate le funzioni dell'anima sensitiva e, infine, di quella intellettiva. Con questa gradualità Aristotele mirava soprattutto a dimostrare che l'anima intellettiva era pos seduta in potenza, e progressivamente passava all'atto.²

Fraincese nel corso della storia dell'embriologia almeno fino a gran parte dell'Ottocento, le suggestioni aristoteliche misero capo all'idea che il filosofo fosse da considerarsi il primo esponente della «teoria della ricapitolazione»,³ la quale nelle sue diversificate espressioni metteva insieme (e confondeva) aspetti di due problemi distinti: lo sviluppo *individuale* e lo sviluppo *della specie*. Ancora nel Seicento, per William Harvey «dal quarto giorno l'uovo comincia a passare dalla vita della pianta a quella degli animali»⁴ e, via via, a questa convinzione avrebbero fatto corona le dottrine di una folta schiera di medici e naturalisti tra Sette e Ottocento – da Kielmayer a Oken, da Blumenbach a Meckel e Serres – convinti che piante e animali inferiori e meno complessi corrispondessero a un qualche stadio precoce dello sviluppo degli animali più perfezionati.⁵ Questa concezione rimandava all'idea di un tipo ancestrale unico (*Urtypus*), dal quale sarebbero derivati tutti gli esseri viventi: una visione, consolidata dagli studi di anatomia comparata, che non dispiaceva nemmeno ai filosofi della *Naturphilosophie*, giacché, tra le altre cose, si accordava con l'idea della pianta originaria di Goethe.⁶

Fin dal primo Ottocento, tuttavia, questo quadro fantasioso si incrinò, e accadde non appena si cominciò a considerare gli esseri in via di sviluppo secondo *il tipo della loro specie*, con caratteri che si formano gradualmente e successivamente. Il cambiamento di prospettiva ebbe inizio con l'opera

¹ ARISTOTELE, *De generatione animalium*, II 3, 736b 12-15.

² Cfr. E. BERTI, *Natura e generazione degli animali in Aristotele*, «Kriterion», 51, 2010, pp. 489-504.

³ Sui vari aspetti della legge di ricapitolazione e sulla sua 'fortuna', dall'antichità all'Ottocento, cfr. A.W. MEYER, *Some Historical Aspects of the Recapitulation Idea*, «The Quarterly Review of Biology», 10, 1935, pp. 379-396.

⁴ W. HARVEY, *On Animal Generation* (*Exercitationes de generatione animalium*, 1651), in *The Works* (translated from the Latin by R. Willis), London, Sydenham Society, 1847, p. 235.

⁵ R.J. RICHARDS, *The Romantic Conception of Life: Science and Philosophy in the Age of Goethe*, Chicago-London, Chicago University Press, 2002, pp. 244 sgg.

⁶ Si veda il raffronto di R. STEINER in *Einleitungen zu Goethes naturwissenschaftlichen Schriften* (1884), trad. it. *Le opere scientifiche di Goethe*, Milano, Bocca, 1944, p. 68 e *passim*.

di Karl Ernst von Baer, pubblicata in due volumi a partire dal 1828. Fin dal 1823, indagando – specialmente negli embrioni di pollo – «la mutua relazione tra le forme permanenti degli animali»,⁷ Baer aveva preso le distanze dalla teoria della ricapitolazione, poiché le differenze rilevate tra le specie animali non consentivano di ordinarle in una serie progressiva tale che lo sviluppo individuale ripetesse e ricapitolasse quello della serie: l'embrione non 'ripercorreva' la storia di un'intera *Thierreihe*, e non era neppure possibile dimostrare la transizione da un tipo a un altro tipo. Espresse specialmente nel 'famoso' Scolio V, le sue obiezioni introducevano il concetto di una differenziazione progressiva (*Ausbildung*) che si accompagnava a una *Fortbildung*, vale a dire all'idea di una progressione *perfezionata* da una forma generalizzata a una più specifica. La conclusione di Baer era che «la storia dello sviluppo è la storia di una differenziazione gradualmente crescente di ciò che era dapprima omogeneo».⁸ Non bisognava però confondere i *gradi dello sviluppo* con i *tipi dell'organizzazione* di un animale, consistendo il *tipo* nella disposizione (la «posizione relativa») degli organi e delle parti organiche. Se il grado dello sviluppo di un animale si configura nella maggiore o minore eterogeneità delle sue parti elementari, allora è chiaro che più omogenea sarà la massa del suo corpo, minore sarà il suo grado di sviluppo e, viceversa, l'organizzazione sarà più alta, quanto più saranno individualizzate le suddivisioni dei sistemi e degli apparati. Baer riconosceva che gli embrioni degli animali superiori nei primi stadi *non* sono simili alla forma dell'adulto («la loro condizione embrionale differisce dal loro stato permanente») bensì – per il principio dell'indefinitezza della forma nelle prime condizioni di vita – rassomigliano agli embrioni di animali inferiori al punto che talvolta è possibile distinguerli solo per le loro dimensioni.⁹ Quindi era ovvio che un analogo «dovesse sempre essere trovato negli animali inferiori». Tuttavia, questa condizione 'necessaria' non sembrava rivestire particolare importanza, giacché in natura certe ripetizioni sono necessarie, essendo le variazioni nel corpo animale determinate da connessioni interne e dalla mutua relazione tra gli organi separati. Anche ammettendo che una moltitudine di coincidenze fosse dimostrata tra l'embrione di un animale superiore e le forme permanenti degli animali inferiori, da questo non seguiva che i primi dovessero passare gradualmente attraverso le forme dei secondi. Anzi era vero il contrario!

⁷ K.E. VON BAER, *Entwicklungsgeschichte der Thiere. Beobachtung und Reflexion*, 2 Bde, Bd. I, Königsberg, Bornträger, 1828, Scholium V, § 3, p. 205.

⁸ *Ivi*, p. 264.

⁹ *Ivi*, p. 220.

Il tipo di ogni animale è *fissato* nell'embrione *fin dall'inizio* e regola l'intero corso del suo sviluppo.

Queste conclusioni furono codificate in quattro leggi fondamentali, dalle quali traspariva che Baer non intendeva rinunciare del tutto all'idea di un 'archetipo'. I vari tipi erano «modificazioni di certi archetipi» (*Haupt-typen*), che potevano essere ricondotti 'genealogicamente' a quattro forme ancestrali (a raggiera, longitudinale, dei molluschi e dei vertebrati), che seguivano altrettanti schemi di sviluppo, secondo un'evoluzione radiata, a spirale, simmetrica e doppiamente simmetrica.¹⁰ Questa classificazione delle forme, e soprattutto lo sforzo di collegare alle forme ancestrali i vari gruppi di organismi all'interno di un tipo, fecero sì che la concezione di Baer finisse dispersa nel *mare magnum* dell'idealismo trascendentale post-kantiano.¹¹ Solo a partire dal 1859, con la pubblicazione dell'*Origine delle specie*, avvenne quello che si definirebbe un cambiamento di paradigma. Da una parte, anche Darwin concordava con la tesi che negli embrioni gli organi sono simili e differiscono una volta che sono sviluppati e citava un passo di Baer:

gli embrioni dei mammiferi, degli uccelli, dei rettili, dei serpenti, e probabilmente anche dei chelonii, sono perfettamente somiglianti l'uno all'altro, tanto nel complesso delle loro parti quanto nel modo di svilupparsi delle medesime; a tal punto che, in pratica, non possiamo distinguere gli embrioni se non dalla loro grandezza. Io posseggo due piccoli embrioni nell'alcool, cui ho dimenticato di attaccare i nomi, ed ora sono affatto incapace di dire a quale classe appartengano. Questi embrioni possono essere lucertole o piccoli uccelli, o mammiferi assai giovani, tanto è completa la somiglianza nel modo di formazione della testa e del tronco di questi animali. Però in essi mancano anche le estremità. Ma supposto che le medesime vi fossero, nello stadio primitivo del loro sviluppo, non ci indicherebbero nulla; perché il piede delle lucertole e dei mammiferi, le ali ed i piedi degli uccelli, non meno delle mani e dei piedi dell'uomo, derivano tutti dalla medesima forma fondamentale.¹²

¹⁰ Ivi, pp. 209, 259.

¹¹ Sebbene Baer nella sua *Entwicklungsgeschichte* non abbia mai fatto esplicito riferimento a un *Bildungstrieb*, si è sostenuto che la sua concezione di «disposizione delle parti» nel processo formativo secondo un dato *schema di sviluppo* fosse da ricondurre all'idea, tipica dell'epoca, di una *Gestaltungskraft*. Cfr. T. LENOIR, *The Strategy of Life: Teleology and Mechanics in the Nineteenth-Century German Biology*, Chicago, University of Chicago Press, 1982; ID., *Kant, Von Baer, and Causal-Historical Thinking in Biology*, «Poetics Today», 9, 1988, pp. 103-115: 110; R. AMUNDSON, *The Changing Role of the Embryo in the Evolutionary Thought: Roots of Evo-Devo*, New York, Cambridge University Press, 2005, pp. 58 sgg.

¹² C.R. DARWIN, *On the Origin of the Species* (1859), trad. it. di G. Canestrini, *Sull'origine delle specie per elezione naturale*, Torino, Unione Tipografico-Editrice, 1875, cap. XIV, pp. 392-393.

Tuttavia, da un'altra parte, Darwin attribuiva una grande influenza alle *variazioni*, che possono sì verificarsi nelle fasi della vita embrionale, ma anche «prima che l'embrione si sia formato», e questo accade in dipendenza dalle condizioni di vita dei genitori e degli antenati. Con la teoria dell'evoluzione veniva meno il paradigma della 'conformità a un tipo': i tipi non esistono, bensì gli individui hanno un passato evolutivo 'complesso' costituito tanto dall'eredità di fattori ancestrali quanto dalle variazioni che possono aver agito sui genitori.¹³ Le variazioni che si erano manifestate in un certo periodo della vita dei genitori tendono a ripresentarsi nella prole di età corrispondente. La discendenza era per Darwin «il segreto legame di connessione», quello che per gli antichi era il sistema naturale. Pertanto, al fine della classificazione, la struttura dell'embrione – in quanto animale meno modificato – era ancora più importante (e utile) di quella dell'adulto, e faceva conoscere quella del progenitore.¹⁴ In ogni caso, avvertiva Darwin, qualunque sia l'influenza dell'esercizio o del non-uso nel modificare un organo, questi effetti si noterebbero nell'animale maturo, ché l'embrione e l'animale giovane restano 'inalterati' o risultano modificati in grado minore.

Se con l'affermarsi della teoria dell'evoluzione si poteva credere che la storia dello sviluppo embrionale non dovesse più riservare profondi misteri o, quanto meno, che non fosse più terreno di confronto tra opposte teorie, nella realtà le cose andarono ben diversamente. Verso la fine del secolo, la teoria della ricapitolazione avrebbe goduto di nuova vita, tanto più che ora, disponendo del concetto di «evoluzione», diventava possibile stabilire un parallelismo tra lo sviluppo individuale dell'organismo e la storia evolutiva ancestrale. L'idea di un parallelismo «tra lo sviluppo paleontologico e quello embrionale» era già presente nell'opera di uno dei primi divulgatori di Darwin, il tedesco Fritz Müller che, emigrato in Brasile, non aveva però perso i contatti con la madrepatria. Dopo aver ricevuto nel 1861 una copia (in tedesco) dell'*Origin*, aveva riunito le prove raccolte in Sudamerica a sostegno della trasmutazione delle specie in un'operetta che avrebbe goduto di larga diffusione, dapprima in area culturale tedesca, successivamente – tradotta in inglese – anche tra i naturalisti anglosassoni.¹⁵ Müller aveva ap-

¹³ J. MAIENSCHNEIN, *Cell Lineage, Ancestral Reminiscence, and the Biogenetic Law*, «Journal of the History of Biology», 11, 1978, pp. 129-158: 129.

¹⁴ C.R. DARWIN, *On the Origin of the Species*, cit., trad. it. cit., p. 400.

¹⁵ F. MÜLLER, *Für Darwin*, Leipzig, Engelmann, 1864. L'idea di un parallelismo «prevalente nella natura organica» è espressa in una nota dell'autore stesso alla successiva traduzione inglese, laddove commentava a proposito degli insetti che quanto più lunga è la serie degli stati (di larve e embrioni) attraverso i quali passa una specie, tanto più perfettamente sarà conservata la sua storia primitiva (*Urgeschichte*) nella storia dello sviluppo (*Entwicklungsgeschichte*). ID., *Facts and Arguments for Darwin*, London, Murray, 1869, p. 121.

plicato la teoria di Darwin alla storia della vita dei crostacei, individuando nel nauplio la loro forma larvale, una scoperta di cui si sarebbe compiaciuto lo stesso Darwin, che con il suo esotico 'ammiratore' avrebbe poi avviato una fitta corrispondenza.¹⁶

La ricapitolazione sarebbe però stata enunciata in maniera definitiva e ancora più consistente come «legge biogenetica fondamentale» da Ernst Haeckel nel secondo volume della *Generelle Morphologie der Organismen* del 1866, dove compare la celebre affermazione che «l'ontogenesi è una ricapitolazione rapida e abbreviata della filogenesi».¹⁷

L'organismo individuale riproduce nel rapido e breve corso della sua evoluzione i più importanti cambiamenti nella forma, attraverso i quali, secondo le leggi dell'ereditarietà e dell'adattamento, i suoi antenati sono passati nel corso lento e lungo della loro evoluzione paleontologica.¹⁸

Non è questa la sede per approfondire il contesto e la diffusione di questa legge, che ebbe un notevole successo specialmente in Europa. In ambito tedesco, non tardarono però a levarsi le prime voci dissonanti. Assumendo un punto di vista rigorosamente *fisiologico*, l'anatomista svizzero Wilhelm His metteva in guardia dall'annoverare tra i compiti dell'embriologia la ricostruzione di alberi filogenetici. Da Johannes Müller, di cui era stato allievo, His aveva ricavato il punto di vista comparativo, dall'insegnamento di Robert Remak a Berlino e di Rudolf Virchow a Würzburg la mentalità dell'embriologo e dell'istologo, e in questi settori si era perfezionato con l'impiego del microtomo, uno strumento che gli consentiva di ottenere sezioni seriali finissime dei tessuti.¹⁹ Ma sopra ogni cosa His ammirava la fisiologia di Carl Ludwig, al quale aveva dedicato le diciassette lettere della sua opera fondamentale sulla forma e l'origine del corpo. Qui, in più luoghi, His ribadiva che la storia dello sviluppo e della formazione *per sua natura* doveva essere trattata secondo la «scienza della fisiologia».²⁰ La sua abilità analitica nell'esaminare embrioni lo aveva indotto a non accogliere

¹⁶ *Ivi*, cap. III. Su questo punto, cfr. B.K. HALL, *Evolutionary Biology*, Dordrecht-Boston-London, Kluwer, 1999², p. 78. Sul rapporto con Darwin cfr. <https://www.darwinproject.ac.uk/letter/DCP-LETT-4881.xml#back-mark-Lfoot.f1>.

¹⁷ E. HAECKEL, *Generelle Morphologie der Organismen*, 2 Bde., Bd. II: *Allgemeine Entwicklungsgeschichte der Organismen*, Berlin, Reimer, 1866, p. 300.

¹⁸ *Ibid.*

¹⁹ W. HIS, *Beschreibung eines Mikrotoms*, «Archiv für mikroskopische Anatomie», 6, 1870, pp. 229-232.

²⁰ *Id.*, *Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung: Briefe an einen befreundeten Naturforscher*, Leipzig, Vogel, 1874, pp. 2 e *passim*.

del lamarckismo l'idea che i caratteri acquisiti nel corso della vita fossero ereditati dalla prole, e a mettere in dubbio la veridicità dei disegni, con i quali Haeckel corredeva le sue opere monumentali, contraffacendo le immagini per accentuare le similarità tra gli stadi di sviluppo in specie differenti.²¹ Potendo disporre di accurate descrizioni di cellule, tessuti e organi, His indagava i fattori *causali* agenti all'interno dell'embrione, secondo le leggi dello sviluppo e della differenziazione. Le cause a monte delle forme differenziate andavano ricercate a partire dall'uovo, dove le forme sono già disposte e organizzate suppergiù come lo saranno nell'embrione e nella vita adulta.²² Rifacendosi alla meccanica newtoniana e a Helmholtz, His riconduceva i processi vitali a forze, movimenti e spostamenti di masse che, agendo le une sulle altre, guidano la formazione di organi e strutture verso il loro 'fato'. Applicando il meccanicismo anche alla 'storia della creazione' e all'ereditarietà, metteva però in chiaro che i movimenti e le forze agenti nell'embrione nulla avevano che fare con la forza vitale.²³

VIA DALLA STORIA NATURALE

L'impostazione introdotta da His, a partire dal 1880, nell'*Anatomie menschlicher Embryonen* diede l'avvio a quel filone di «embriologia causale» o «fisiologica», precorritrice della cosiddetta «meccanica dello sviluppo», che contraddistinse la biologia tedesca di fine secolo e di cui fu il massimo esponente Wilhelm Roux.²⁴ Benché fosse stato allievo di Haeckel a Jena e avesse accolto dal suo maestro (e da Darwin) la concezione dell'influenza dell'ambiente, dell'ereditarietà, della selezione naturale e della variazione, Roux (concordemente con His) nutriva grandi riserve sulla legge biogenetica. In primo luogo, obiettava che Haeckel era rimasto legato all'idea di una sostanziale omogeneità del protoplasma,²⁵ mentre al contrario esistono dispo-

²¹ Sull'accusa di 'shocking dishonesty' di Haeckel da parte di His (*ivi*, p. 171) si veda S.J. GOULD, *Ontogeny and Phylogeny*, Cambridge-London, Belknap Press of Harvard University Press, 1977, pp. 189 sgg., 430.

²² W. HIS, *Unsere Körperform*, cit., p. 92.

²³ *Ivi*, pp. 142 sgg. e «Zwölfter Brief».

²⁴ Cfr. J.C. DUPONT, *Wilhelm His and Mechanistic Approaches to Development at the Time of the Entwicklungsmechanik*, «History and Philosophy of the Life Sciences», 39, 2017, article number 21. Pubblicata in 3 volumi per i tipi di Vogel tra il 1880 e il 1885, l'*Anatomie menschlicher Embryonen* di His faceva precedere l'esame degli embrioni da un'accurata descrizione del metodo di lavoro, che comprendeva non solo l'impiego di microscopi e microtomi, ma anche perfezionate tecniche di colorazione, disegno e riproduzione di modelli in cera.

²⁵ W. ROUX, *Die zuchtende Kampf der Theile, oder die 'Theilauslese' im Organismus*, Leipzig,

sizioni strutturali (*Anlagen*) che, distribuite in *luoghi distinti* dell'embrione, esercitano funzioni differenti. Nel decennio in cui fu direttore dell'Institut für Entwicklungsgeschichte und Entwicklungsmechanik di Breslavia, e successivamente quando passò alla guida dell'Istituto di Anatomia a Halle, Roux non tralasciò di occuparsi 'del luogo e del tempo' in cui quelle disposizioni concorrono alla formazione degli organi, descrivendole nelle varie fasi dello sviluppo embrionale secondo una rigorosa *meccanica*.

La meccanica dello sviluppo è la *dottrina delle cause delle forme organiche* [...]. Secondo la definizione di meccanismo di Spinoza e Kant, ogni fenomeno alla base della causalità è designato come *fenomeno meccanico*; e la sua scienza è la meccanica [...]. Poiché fisica e chimica riducono tutti i fenomeni [...] a movimenti di parti, o quanto meno ne tentano la riduzione [...] l'espressione "meccanica dello sviluppo" concorda con i più recenti concetti fisico-chimici, e la si può assumere per designare la dottrina di tutti i fenomeni formativi.²⁶

Roux non faceva mistero che la struttura organica è così complicata da «oltrepassare i limiti della nostra osservazione», ma soprattutto che, pur 'dipendendo' da un *modus operandi* strettamente inorganico, la complessità della sua composizione sovente appare 'in contraddizione' con la modalità operativa inorganica.²⁷ Questi limiti non gli impedivano però di applicare la meccanica al duplice corso dello sviluppo, filo- e ontogenetico, ricercandone le cause. Sebbene i maggiori risultati riguardassero i fenomeni che avvengono al presente, cioè l'ontogenesi, ne traeva beneficio anche lo studio dei processi filogenetici, a condizione che le deduzioni causali provenissero soltanto dall'*esperimento*.²⁸ Il resoconto 'analitico e causale' che costituiva il prodotto finale della ricerca era frutto di un metodo che doveva portare alla luce il *modus operandi* del processo formativo e di differenziazione, e questo era possibile soltanto con la manipolazione dell'embrione, con l'applicazione di «agenti non abituali» quali luce, calore, elettricità per stimolare, trasportare, isolare, indebolire, deformare ecc. parti dell'uovo e dell'embrione.²⁹

Engelmann, 1881, p. 140. Su questi aspetti, cfr. R.J. RICHARDS, *The Tragic Sense of Life: Ernst Haeckel and the Struggle over Evolutionary Thought*, Chicago-London, University of Chicago Press, 2008, p. 191; L. NYHART, *Biology Takes Form: Animal Morphology and the German Universities, 1800-1900*, Chicago, University of Chicago Press, 1995.

²⁶ W. ROUX, *Einleitung*, «Archiv für Entwicklungsmechanik», 1, 1894, pp 1-42, trad. ingl. in J. MAIENSCHIN (ed.), *Defining Biology, Lectures from the 1890s*, Cambridge, MA, Harvard University Press, 1986, pp. 107-148: 107-108.

²⁷ *Ivi*, p. 111.

²⁸ *Ivi*, pp. 116, 120.

²⁹ *Ivi*, p. 125. Su questi temi, cfr. J. MAIENSCHIN, *The Origins of Entwicklungsmechanik*,

A tal fine Roux aveva avviato una serie ‘classica’ di esperimenti, culminata nel 1888, i cui esiti apparvero subito stupefacenti. Il suo interrogativo era se l’uovo fosse in grado di

svilupparsi indipendentemente come un tutto e nelle sue parti individuali [...] o se, al contrario, lo sviluppo potesse aver luogo solo attraverso dirette influenze formative dell’ambiente [...] o per mezzo di interazioni differenzianti delle parti dell’uovo separate l’una dall’altra per divisione cellulare.³⁰

A tale scopo, esaminava i blastomeri di un uovo di rana fecondato agli stadi di sviluppo di 2 e 4 cellule. Dopo aver separato meccanicamente i primi due blastomeri, ne distruggeva uno con un ago arroventato, in modo da poter osservare lo sviluppo (il ‘destino’ o ‘potenza prospettica’) di quello superstite. Scopriva così che esso dava origine a una sola metà di embrione e ne deduceva che «ciascuno dei due primi blastomeri è in grado di svilupparsi indipendentemente dall’altro e dunque si sviluppa indipendentemente anche in circostanze normali».³¹ La conclusione era che, all’inizio, lo sviluppo è effetto non di un’interazione tra *tutte* le parti, bensì di un’*auto-differenziazione* (*Selbst-Differenzierung*) dei primi blastomeri, contenenti – oltre a una generica sostanza formativa – forze o «energie qualitativamente differenzianti», che determinano «variazioni di parti o dell’intero organismo».³²

Due e ben distinte erano le direttrici di questo programma. Una prima serie sperimentale riguardava gli stadi iniziali dello sviluppo individuale e, in particolare, l’auto-differenziazione, un fenomeno essenzialmente *topografico* e circoscritto di *localizzazione* del processo formativo e delle cause che operano in esso. Un’altra serie di studi indagava i processi di *correlazione* tra le parti di un organismo che avvengono negli stadi più avanzati dello

in S.F. GILBERT (ed.), *A Conceptual History of Modern Embryology. Developmental Biology (A Comprehensive Synthesis)*, vol. VII, Boston, Springer, 1991, pp. 43-61; J. MAIENSCHIN, *Embryos under the Microscope: The Diverging Meanings of Life*, Cambridge, MA, Harvard University Press, 2014.

³⁰ W. ROUX, *Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryo. Über die künstliche Hervorbringung halber Embryonen durch Zerstörung einer der beiden ersten Furchungskugeln, sowie über die Nachentwicklung (Postgeneration) der fehlenden Körperhälfte*, «Archiv für pathologische Anatomie und Physiologie und für klinische Medizin», 114, 1888, pp. 113-153, trad. ingl. (parziale) in B. WILLIER, J.M. OPPENHEIMER (eds.), *Foundations of Experimental Embryology*, Englewood Cliffs, Prentice-Hall, 1964, pp. 2-37: 4.

³¹ *Ivi*, p. 25.

³² Su questi aspetti W. ROUX, *Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryo. VII. Ueber der Mosaikarbeit und neuere Entwicklungshypothesen*, in F. MERKEL, R. BONNET (hrsg.), *Anatomische Hefte*, Wiesbaden, Bergmann, 1893, pp. 279-333, ripubblicato in W. ROUX, *Gesammelte Abhandlungen über Entwicklungsmechanik der Organismen*, 2 Bde, Bd. II, Leipzig, Engelmann, 1895, pp. 818-871: 821.

sviluppo embrionale.³³ I risultati di queste ricerche lo avevano indotto a ritenere che a un primo periodo di sviluppo *indipendente* da fattori causali facesse seguito uno sviluppo *dipendente* specialmente da fattori *intrinseci* prefissati o da parti già differenziate (con *Determinanten* più interni che esterni, quali, per esempio, calore, luce, gas, pressione ecc.). Roux arrivava a concludere che ognuna delle cellule che si formano subito dopo la prima suddivisione dell'uovo reca in dote una parte della «sostanza germinale», al punto che la distruzione (o l'asportazione) anche soltanto di una di esse altera l'intero disegno. Esaminando il prodotto dell'insieme delle parti che si differenziano in maniera indipendente, Roux lo paragonava a un mosaico, e definiva propriamente *Mosaikarbeit* questo genere di formazione, ché ogni componente contiene un 'pezzo' di materiale nucleare differente da tutti gli altri e, pur conservando la propria individualità, concorre alla composizione del tutto.³⁴

Il meccanismo della differenziazione poneva interrogativi sulla composizione dell'uovo e sulla natura delle cause, esterne o interne, a monte del processo di sviluppo differenziato. La materia dell'uovo era 'omogenea' o 'disomogenea'? Qui emergeva il ruolo dell'eredità: se l'uovo è una struttura disomogenea, il fondamento della differenziazione era garantito dal materiale ereditario; diversamente, se l'uovo è un tutto indifferenziato e omogeneo, come si spiega la serie ordinata e regolare di forme successive che mettono capo all'organismo adulto? In questo caso, sarebbero i meccanismi causali (interni o esterni) a interagire, determinando e dirigendo il mosaico delle parti. Alla trattazione di questi problemi era arrivato, per vie indipendenti, anche August Weismann, all'epoca direttore dell'Istituto zoologico della Albert-Ludwigs Universität di Friburgo. Nel 1885 aveva esposto la teoria della «continuità» del plasma germinale (*Keimplasma*) con la quale mirava a fornire un fondamento embriologico alla teoria dell'ereditarietà.³⁵

³³ W. ROUX, "Einleitung" zu den "Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryo" (originariamente in «Zeitschrift für Biologie», 21, 1885, pp. 411-526), in ID., *Gesammelte Abhandlungen*, cit., II, pp. 1-23: 15.

³⁴ In più luoghi degli innumerevoli e corposi lavori pubblicati tra il 1882 e il 1895 sull'«Archiv» da lui fondato e altrove, Roux ritornava sui modi di differenziazione. Per una bibliografia e relativi commenti si rinvia a K. SANDER (ed.), *Landmarks in Developmental Biology 1883-1924: Historical Essays from Roux's Archives*, Berlin, Springer, 1997.

³⁵ A. WEISMANN, *Die Kontinuität des Keimplasmas als Grundlage einer Theorie der Vererbung*, Jena, Fischer, 1885. Sulla scia degli studi di Jan Sapp, sono apparsi molti lavori che hanno esaminato la questione dell'ereditarietà nel quadro dell'emergente genetica in Germania. Tra essi si segnala F.B. CHURCHILL, *August Weismann, Development, Heredity, and Evolution*, Cambridge, MA, Harvard University Press, 2015. Sul plasma germinale, si veda M. RAMALHO-SANTOS, H. WILLENBRING, *On the Origin of the Term "Stem Cell"*, «Cell Stem Cell», 1, 2007, pp. 35-38.

Una materia dalla costituzione chimica, molecolare, piuttosto complessa, l'idioplasma, contenente le «unità morfologiche vitali» depositarie della sostanza ereditaria, sarebbe trasmessa da ogni generazione alla successiva, 'isolata' nelle cellule germinali (separate da quelle somatiche).

Una singola cellula dei milioni di cellule diversamente differenziate che compongono il corpo si specializza come cellula sessuale, si separa dall'organismo, ed è capace di riprodurre tutte le sue caratteristiche nel nuovo individuo che ne deriva attraverso il processo di divisione cellulare ed il complesso del differenziamento.³⁶

Per spiegare il processo di trasmissione dei caratteri ereditari, Weismann ipotizzava che una parte del plasma germinale contenuto nella cellula-uovo parentale non fosse destinata alla costruzione del corpo, bensì venisse conservata per la formazione delle cellule germinali della generazione successiva. Nel loro insieme, le unità della vita contengono tutti i «costituenti primari» della formazione, determinando i tratti dell'individualità di ogni organismo. Era questo un aspetto che mostrava non pochi punti di somiglianza con le dottrine delle «gemme» di Darwin, della «pangenesi» di Hugo de Vries e finanche delle «unità fisiologiche» di Spencer, come non era sfuggito all'evoluzionista Alfred Russel Wallace.³⁷ Al di là di queste analogie, le ricerche di Weismann si articolavano soprattutto intorno ai concetti di *Stammbäume* e *Stammzelle* (albero genealogico e cellula-capostipite) che Haeckel aveva introdotto per descrivere gli ascendenti unicellulari comuni, dai quali si sarebbero evoluti gli organismi multicellulari. A ogni modo, neppure la dottrina del plasma germinale appariva esente da aspetti fantasiosi, prevedendo l'organizzazione gerarchica delle unità vitali in *Biophoren*, *Ide* e *Idanten* (questi ultimi – si scoprirà – corrispondenti ai cromosomi contenuti nel nucleo). Queste unità sarebbero disposte in modo tale da consentire una competizione tra i biofori, che farebbe dipendere il tipo di cellula risultante dal bioforo preminente.

Implicando l'idea di una 'lotta tra le parti', dalla quale discendono le caratteristiche delle cellule, questa concezione presentava evidenti affinità con la teoria di Roux, giacché anche Roux, con il ricorso a una tipica espressione darwiniana, aveva fatto riferimento a un *Kampf der Theile* tra le cellule, le molecole, i tessuti e finanche gli organi.³⁸ Quella descritta da Roux

³⁶ A. WEISMANN, *Die Kontinuität des Keimplasmas*, cit., p. 7.

³⁷ A.R. WALLACE, *A World of Life: A Manifestation of Creative Power, Directive Mind and Ultimate Purpose* (1910), London, Chapman and Hall, 1914, p. 295.

³⁸ W. ROUX, *Der Kampf der Theile im Organismus. Ein Beitrag zur vervollständigung der mechanischen Zweckmässigkeitslehre*, Leipzig, Engelmann, 1881.

era però una lotta che nulla aveva a che vedere con la selezione naturale e l'ereditarietà. Bensì le cellule lottavano per lo spazio e il nutrimento, manifestando la tendenza a una differenziazione sempre più specifica, dalla quale aveva origine un organismo armonioso.³⁹ A ogni modo, dalla comunanza di questo bagaglio concettuale scaturì quella che passò alla storia come «teoria di Roux-Weismann», caratterizzata da due aspetti fondamentali. Proponendosi come 'morfologia causale degli organismi', la meccanica dello sviluppo ricercava le cause delle forme organiche, delle loro origini, del loro mantenimento ed eventuale involuzione. A tal fine, indagava le *energie specifiche* dello sviluppo, i fattori determinanti e il *modus operandi* secondo il luogo, il tempo, la direzione, la grandezza e la qualità delle energie, con un occhio di riguardo più per l'ontogenia che non per la filogenia, rivolta al passato. Inoltre, era sottesa l'idea della natura 'qualitativa' della divisione cellulare, nel senso che al momento della loro formazione le cellule riceverebbero i germi idioplasmatici in base al loro valore prospettico. Ogni cellula avrebbe un potere indipendente di auto-determinazione, che tuttavia non impedisce la possibilità di modificarsi a seguito della successiva interazione con altre parti, la cosiddetta «differenziazione correlativa» (o «dipendente»)⁴⁰

Nonostante il carattere robusto impartito all'embriologia causale dal suo fondatore e l'ambizione di «farne la base comune di tutte le discipline biologiche in continua simbiosi con esse»,⁴¹ si stavano profilando nuove ricerche, i cui risultati mal si accordavano con il credo meccanicistico. Le prime avvisaglie si intravidero tra il 1891 e il 1892, allorquando un altro allievo 'ribelle' di Haeckel, Hans Driesch, nella Stazione Zoologica di Napoli diede inizio a esperimenti su uova di echinodermi, ricci e stelle di mare. Va ricordato che gli invertebrati marini offrivano materiale essenziale per gli embriologi dell'epoca: prodotte in gran numero, le loro uova erano facilmente 'accessibili' (perché grandi e trasparenti, nonché fecondate esternamente) e, in quanto passibili di fecondazione *in vitro*, consentivano di manipolare meccanicamente gli embrioni, interferendo nel processo di sviluppo con tecniche chimiche di microchirurgia.⁴² In una prima fase

³⁹ Ivi, p. 90. Su questo punto, cfr. S.J. GOULD, *The Structure of Evolutionary Theory*, Cambridge, MA, Belknap Press of the Harvard University Press, 2002, pp. 210 sgg.

⁴⁰ Per un approfondimento del vocabolario della *Entwicklungsmechanik*, si veda W. ROUX, C. CORRENS, A. FISCHER, E. KÜSTER (hrsg.), *Terminologie der Entwicklungsmechanik der Tiere und Pflanzen*, Leipzig, Engelmann, 1912.

⁴¹ W. ROUX, *Einleitung*, cit. in J. MAIENSCHNIG (ed.), *Defining Biology*, cit., p. 145.

⁴² G. CZIHAK (ed.), *The Sea Urchin Embryon. Biochemistry and Morphogenesis*, Berlin-Heidelberg-New York, Springer, 1975. Per le loro capacità rigenerative, erano soprattutto gli embrioni degli anfibi a prestarsi allo studio della differenziazione cellulare.

delle sue ricerche, Driesch non si era discostato dal paradigma meccanicistico, proponendosi di raccogliere ulteriori conferme alla teoria di Roux. Anch'egli era partito dal problema fondamentale della *localizzazione* degli eventi ontogenetici e andava alla ricerca di «luogo e tempo» d'inizio dei processi formativi elementari. Ma nel 1895 alcune osservazioni gli avevano insinuato i primi dubbi. Scuotendo embrioni di *Sphaerechinus granularis* nell'acqua di mare, otteneva la separazione dei blastomeri, ma notava che ogni cellula – isolata (e non distrutta) – allo stadio bi- o tetra-cellulare dava origine a un organismo *intero*, normalmente formato, benché in scala minore, cioè di dimensioni ridotte rispetto al normale.⁴³ Ciò significava che ogni cellula ha proprietà regolative e totipotenti, ed è in grado di rigenerare le parti mancanti, di modo che l'embrione, più che come un mosaico, figura come un *sistema equipotenziale armonioso*, perché «l'insieme delle singole destinazioni degli elementi dà luogo in ciascun caso a un tutto organizzato, dal che si deduce che questi elementi collaborano armonicamente».⁴⁴ Infatti, se ogni singola cellula gode di una «potenza prospettica» (espressione derivata dall'aristotelico *δύναμις*),⁴⁵ di un 'destino possibile', allora nel processo formativo dell'intero organismo ciascun elemento potrà assumere l'uno o l'altro dei compiti possibili, e l'insieme delle singole destinazioni metterà capo a un'*armonia di composizione*. Questi risultati ottennero ulteriore conferma da osservazioni sulle uova di anfibio, che si erano rivelate particolarmente adatte a questo tipo di sperimentazione. Neppure in questo caso si osservava un 'mezzo sviluppo', ma il blastomero isolato fin dall'inizio si comportava come un'intera cellula-uovo, benché di dimensione ridotta (la metà o un quarto). Come commentò Driesch, ormai sul punto di abbracciare il neo-vitalismo, la «meccanica della vita» di Roux era un dogma, per di più falso, e le divisioni cellulari non erano qualitative, ma *quantitative*:⁴⁶ se ciascuno dei due o quattro blastomeri può dare origine a una gastrula completa, vuol dire che tutti contengono lo *stesso* materiale, da ripartirsi con un'eguale distribuzione alle cellule di tutto il corpo.

⁴³ Su Driesch sperimentalista nonché 'ammiratore' del potere regolativo dell'embrione, cfr. J.M. OPPENHEIMER, *Hans Driesch and the Theory and Practice of Embryonic Transplantation*, «Bulletin of the History of Medicine», 44, 1970, pp. 378-382.

⁴⁴ H. DRIESCH, *Die Lokalisation morphogenetischer Vorgänge. Ein Beweis vitalistischen Geschehens*, «Roux' Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen», 8, 1899, pp. 35-111, cap. III *passim* (ripubblicato da Leipzig, Engelmann, 1899); la citazione si trova in Id., *La fisiologia dello sviluppo della forma organica individuale*, «Rivista di scienza», 1, 1907, pp. 265-322: 270.

⁴⁵ H. DRIESCH, *Die Lokalisation*, cit., p. 40.

⁴⁶ *Ivi*, p. 9.

CROMOSOMI E LAMARCKISMO

L'impiego di tecniche sempre più analitiche nello studio delle prime fasi della vita era andato di pari passo con la crescente specializzazione nei vari rami della biologia. Accanto al contributo delle specialità emergenti, fondamentale continuava a essere il ruolo dell'anatomia comparata. Intenta allo studio delle forme, per trovarne il senso, ne ripercorreva la storia evolutiva, confrontando gli organi *omologhi*, cioè quegli organi che nelle diverse specie si possono far risalire alle stesse parti dell'embrione. Quando aveva fondato il suo «Archiv», Roux aveva fatto appello a clinici e anatomisti comparativi affinché vi collaborassero, poiché le loro ipotesi di partenza erano le stesse della meccanica dello sviluppo. Anche l'anatomia comparata mirava a scoprire legami 'storico-causali', seguendo l'evoluzione degli organismi imparentati (e generati secondo uno stesso piano di sviluppo), in modo da 'tracciare' la formazione degli organi per mezzo di omologie filogenetiche a partire da un ridotto insieme di rudimenti primitivi. Carl Gegenbaur, sotto il quale aveva studiato Haeckel, e che era stato anche uno dei maestri di Roux, rimarcava che dal confronto delle parti anatomiche – delle quali si poteva accertare se avevano avuto una comune origine ancestrale – poteva derivare un grande sostegno alla storia dello sviluppo e ai principi dell'ereditarietà, e citava gli studi morfologici del suo ormai famosissimo allievo.⁴⁷ Non meno proficuo era l'intervento dei citologi che si andavano formando sulle tracce del lavoro pionieristico di due altri allievi di Haeckel a Jena, i fratelli Oscar e Richard Hertwig, i quali si erano affermati nello studio dei processi di fecondazione, segmentazione cellulare e primo sviluppo embrionale. Negli anni Settanta, la teoria cellulare di Virchow aveva ormai preso piede anche in embriologia e un folto gruppo di studiosi – sulla scorta delle ricerche sulla mitosi da parte di Edouard van Beneden, del citologo botanico Eduard Strasburger e del fondatore della citogenetica Walther Flemming – concordava nel riconoscere il ruolo della *cellula* nella trasmissione ereditaria. Fu in questo periodo che la ricerca citologica si legò all'embriologia, sotto il segno di un'impostazione fortemente meccanicistica, soprattutto per quanto riguardava lo studio delle forze agenti nella divisione cellulare, somatica e germinale. Da queste *forze attrattive* avevano

⁴⁷ Sul significato e sul ruolo delle omologie: C. GEGENBAUR, *Grundriss der vergleichenden Anatomie* (1859), Leipzig, Engelmann, 1874, «Einleitung» e pp. 62 sgg. Cfr. RICHARDS, *The Tragic Sense of Life*, cit., pp. 85 sgg.; M.A. DI GREGORIO, *Under Darwin's Banner: Ernst Haeckel, Carl Gegenbaur and Evolutionary Morphology*, in E.-M. ENGELS, T.F. GLICK (eds.), *The Reception of Charles Darwin in Europe*, I, New York, Continuum, 2008, pp. 79-97.

origine i movimenti che consentivano una differenziazione o risistemazione morfologica delle varie parti coinvolte nella divisione, e il nucleo stesso era concepito come una «forza causale».⁴⁸ Nel 1875 Oscar Hertwig aveva svelato il destino dello spermatozoo: nell'uovo del riccio di mare uno dei nuclei era di derivazione materna e l'altro proveniva dallo spermatozoo. In una prima fase di queste ricerche, si era ritenuto che, una volta penetrato lo spermatozoo nella cellula-uovo, avvenisse soltanto una combinazione chimica tra i due, senza coinvolgimento dei nuclei. Ma presto fu evidente che dall'unione dei nuclei si formava il nucleo primario dell'embrione, dal quale a loro volta si sarebbero originati per divisione tutti i nuclei del corpo, di modo che nei nuclei del figlio si ritrovava la sostanza nucleare proveniente da entrambi i genitori. Nel decennio successivo, e più precisamente tra il 1884 e il 1885, diversi citologi erano arrivati alla conclusione che proprio il nucleo fosse il 'veicolo dell'ereditarietà' e che entrambi i nuclei, dell'ovulo e dello spermatozoo, fossero i portatori della 'continuità materiale', mentre veniva ridimensionato il ruolo del citoplasma nel determinare lo sviluppo e i caratteri dell'embrione.

Il periodo d'oro della citologia culminò nel 1889 in un insieme di esperimenti condotti a Napoli da Theodor Boveri per dimostrare il ruolo 'causalmente determinante' del nucleo al fine della trasmissione ereditaria.⁴⁹ Ricavandoli con partenogenesi artificiale da due diverse specie di ricci di mare, *Echinus* e *Sphaerechinus*, Boveri si serviva di due tipi differenti di cellule, nucleate (di provenienza paterna) e prive di nucleo (da parte materna) e, per ottenere lo zigote, impiegava il nucleo dell'una e il protoplasma dell'altra. Poiché le forme larvali ottenute esprimevano solo caratteri paterni, derivanti dalle cellule nucleate, era giunto alla conclusione che fosse il nucleo a determinare la trasmissione dei caratteri ereditari.⁵⁰ Sebbene il risultato

⁴⁸ Del resto, persino il neo-vitalismo introdotto da Virchow era improntato all'idea del movimento come causa della formazione della cellula (R. VIRCHOW, *Alter und neuer Vitalismus*, «Archiv für pathologische Anatomie und Physiologie und für klinische Medizin», 9, 1856, pp. 3-55).

⁴⁹ La biografia più significativa di Boveri gli fu dedicata dallo zoologo svizzero Fritz Baltzer, che fu suo allievo e assistente a Würzburg: F. BALTZER, *Theodor Boveri. Leben und Werk eines grossen Biologen (1862-1915)*, in H. DEGEN (hrsg.), *Grosse Naturforscher*, Bd. 25, Stuttgart, Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft, 1962, trad. ingl. con il titolo *Theodor Boveri, Life and Work of a Great Biologist, 1862-1915*, Berkeley-Los Angeles, California University Press, 1967 (d'ora innanzi si citerà da questa traduzione). Cfr. inoltre F. MADERSPACHER, *Theodor Boveri and the Natural Experiment*, «Current Biology», 18, 2008, R279-86; J.M. OPITZ, *Annals of Morphology. Theodor Boveri (1862-1915). To Commemorate the Centenary of His Death and Contribution to Boveri-Sutton Hypothesis*, «American Journal of Medical Genetics», 170, 2016, pp. 2803-2829.

⁵⁰ T. BOVERI, *Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften*, «Sitzungsberichte der Gesellschaft für Morphologie und Physiologie in München», 5, 1889, pp. 73-87. In

di questa serie sperimentale fosse stato oggetto di numerose critiche e giudicato non conclusivo al punto che Boveri fu costretto a ripetere l'esperimento fino alla fine della sua carriera, si trattò di una tappa decisiva nella storia di 'sviluppo ed ereditarietà'.⁵¹ Al di là delle critiche e polemiche, va riconosciuto che, rispetto al passato, Boveri poteva contare su tecniche di microscopio più raffinate e lenti migliorate, su rinnovati metodi di colorazione e su una personale abilità nel disegno (da giovane avrebbe desiderato dedicarsi alla pittura). Alla sua scuola si formò il futuro premio Nobel Hans Spemann, che insegnava Zoologia a Friburgo nello stesso periodo in cui Heidegger fu dapprima assistente di Husserl e, successivamente, titolare della cattedra e rettore. Tra le molte cose che Boveri e Spemann avevano in comune, vi era anche la grande ammirazione nei confronti del lamarckiano, esperto ornitologo, August Pauly, docente di Zoologia nell'università di Monaco. Tra il 1892 e il 1893 Spemann, il quale era iscritto alla facoltà di Medicina nell'Università di Heidelberg, era stato inviato a Monaco dal suo maestro Gustav Wolff, affinché potesse concludere la preparazione clinica sotto la guida di Pauly. Fu alla fine di questo apprendistato che proprio Pauly esortò Spemann a proseguire negli studi biologici (lasciando perdere Medicina), e gli consigliò di trasferirsi a Würzburg dove insegnava il suo amico Boveri.

Il nome di Pauly è rappresentativo dell'insoddisfazione che in un'ampia fascia di biologi, e specialmente tra gli zoologi, regnava nei confronti dell'evoluzionismo darwiniano. Nel 1905 aveva pubblicato un 'progetto' di teleologia psicofisica intitolato *Darwinismus und Lamarckismus*, nel quale criticava la pretesa del darwinismo di voler spiegare l'evoluzione esclusivamente per mezzo della lotta per la sopravvivenza e della selezione naturale,⁵² riducendo i due aspetti dell'adattamento e della corrispondenza degli organi a una conseguenza dell'accumulo e della coincidenza di variazioni casuali.⁵³ Così facendo, Darwin girava intorno alla questione, senza però risolverla, a differenza di Lamarck, il quale invece con esempi concreti mostrava come

uno studio precedente, Boveri aveva dimostrato che basta un singolo corredo di cromosomi (materno o paterno) per lo sviluppo dell'uovo (ID., *Zellen-Studien II. Die Befruchtung und Teilung des Eies von Ascaris megaloccephala*, «Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft», 22, 1888, pp. 685-882).

⁵¹ M.D. LAUBICHLER, E.H. DAVIDSON, *Boveri's Long Experiment: Sea Urchin Merogones and the Establishment of the Role of Nuclear Chromosomes in Development*, «Developmental Biology», 314, 2008, pp. 1-11.

⁵² A. PAULY, *Darwinismus und Lamarckismus. Entwurf einer psychophysischen Teleologie*, München, Reinhardt, 1905, p. 2.

⁵³ *Ivi*, pp. 30-33.

cambiamenti o intensificazioni di funzioni fossero casi di adattamento allo scopo. Acquisendo le nuove proprietà, l'organismo non è passivo, ma si auto-plasmerebbe per mezzo di attività. Riconoscendo che la proprietà fondamentale della vita organica è la *Zweckmässigkeit*, e che ogni azione è per sua natura teleologica, Pauly riteneva che la conformità a uno scopo fosse il frutto della combinazione di un bisogno e di un atto, cioè di un mezzo che lo soddisfa. In qualsiasi adattamento a uno scopo, l'organismo impiega strutture anatomiche già formate, che però fino a quel momento erano servite per un altro scopo. Ma ora l'organismo 'scopre' che possono servire anche per un nuovo obiettivo e, in seguito a questo nuovo uso, queste parti anatomiche vanno incontro a un cambiamento. L'animale 'inventa', per così dire, l'impiego di un vecchio mezzo per una nuova e diversa finalità. Pauly era partito dall'osservazione delle modificazioni filogenetiche che riguardavano specialmente insetti e crostacei, animali che in virtù del susseguirsi delle variazioni attuavano un continuo processo di auto-plasmazione. Egli era convinto che l'organismo fosse in grado di formulare un *giudizio* riguardo alla capacità di un mezzo di soddisfare un bisogno, e questo giudizio, di natura psichica, doveva godere anche di energia fisica tale da consentire al mezzo di conseguire lo scopo. Ma fino a che punto poteva estendersi questa capacità di giudicare in vista di uno scopo? Come si può pensare che l'animale giudichi proficuo, per esempio, il depositarsi di particelle minerali nella sostanza intercellulare della struttura ossea a fini di maggior resistenza del tessuto?

Benché Pauly intendesse conferire alla sua visione teleologica un'impronta meccanicistica ed empirica che implicava il ricorso a forze attrattive e repulsive o a legami chimici alla base dei processi fisiologici (e persino l'azione di un circuito elettrico a spiegazione dell'energia psicofisica che si trasmette dalla centrale nervosa alla periferia), non deve stupire che la sua posizione venisse etichettata come una forma di animismo vitalistico, espressione di quell'ondata di neo-vitalismo che con Virchow e Driesch si era andata affermando in filosofia, biologia e medicina alla fine del secolo. E poco importava che nella sua concezione l'energia vitale non fosse riservata soltanto al mondo organico, ma riguardasse anche la natura inorganica, mettendo fine a ogni dualismo psicofisico.⁵⁴ Eppure queste caratteristiche dell'impostazione di Pauly, il suo modo di concepire la biologia anche attraverso il rapporto con l'arte, la letteratura e la filosofia, dovettero essere le ragioni dell'entusiasmo che Boveri e Spemann nutrono nei suoi

⁵⁴ Si veda il giudizio di E. RIGNANO, *L'adattamento funzionale e la teleologia psico-fisica del Pauly*, Bologna, Zanichelli, 1907.

confronti.⁵⁵ Prima di dedicarsi alla biologia, Boveri aveva desiderato essere un artista (oltre che dalla pittura, era attratto anche dalla musica) e insieme con Spemann nutriva una grande passione per Goethe, per la sua *Farbenlehre* e per la *Naturphilosophie* in tutti i suoi aspetti.

Il suo discorso rettorale all'università di Würzburg nel 1906, in occasione del 324° anniversario della sua fondazione, sugli «organismi come esseri storici» non solo rappresentava la sua personale visione di 'filosofia della vita' a confronto con la scienza, ma era anche organizzato in maniera tale da richiamare l'interesse sul neo-lamarckismo di Pauly, facendo emergere la natura 'storica' degli organismi.⁵⁶ Per questa ragione, Boveri trovava inconcepibile la posizione di chi nel prediligere l'ontogenia, non teneva in debita considerazione il passato e la storia nel processo di sviluppo dell'embrione esaminato al presente.⁵⁷ Per di più, la spiegazione storica, che rende comprensibili gli stadi 'precursori' della vita organica, non andava vista in contrapposizione con la spiegazione causale, ch  essa stessa   *causale* e ogni stato va esaminato «in continuit  causale» con quelli che lo hanno preceduto.⁵⁸

Questa visione della storia si riverberava sulle conoscenze che i citologi andavano accumulando sul ruolo del nucleo e dei cromosomi, i quali cominciavano ad apparire come i veri 'portatori' dell'eredit .⁵⁹ Come Roux aveva anticipato, oltre alla *quantit *, la divisione longitudinale dei cromosomi preservava la *qualit * del materiale nucleare fondamentale per la differenziazione embriologica. Ma la strada per confermare questa ipotesi appariva in salita, perch  occorreva innanzitutto dimostrare che, se   vero che costituiscono la sostanza che racchiude il materiale ereditario, allora i cromosomi debbono godere di *continuit *, ch  nella continuit  sta l'essenza stessa dell'ereditariet .⁶⁰ Siccome nell'interfase (o intercinesi) del nucleo, cio  nella fase di riposo del nucleo tra due mitosi, i cromosomi non sono

⁵⁵ H. SPEMANN, *Forschung und Leben* (1943), Hamburg, Severus Verlag, 2012, pp. 145 sgg.

⁵⁶ T. BOVERI, *Die Organismen als Historische Wesen*, W rzburg, St rz, 1906. Per il 'debito' verso Pauly, si veda la lettera di Boveri citata in F. BALTZER, *Theodor Boveri, Life and Work*, cit., pp. 130-131.

⁵⁷ Cfr. L. NYHART, *Biology Takes Form*, cit., p. 287, nota 18.

⁵⁸ T. BOVERI, *Die Organismen als Historische Wesen*, cit., p. 10.

⁵⁹ Sull'idea che il nucleo (e, successivamente, i cromosomi) fossero il 'veicolo' della trasmissione ereditaria esiste una ricchissima letteratura. Per brevitt , si citer  soltanto: V. GRANT, *The Development of a Theory of Heredity*, «American Scientist», 44, 1956, pp. 158-179; W. COLEMAN, *Cell, Nucleus, and Inheritance: An Historical Study*, «Proceedings of the American Philosophical Society», 109, 1965, pp. 124-158. Sul ruolo dei cromosomi, si veda invece F. BALTZER, *Theodor Boveri*, «Science», 144, 1964, pp. 809-815: 811.

⁶⁰ F. BALTZER, *Theodor Boveri, Life and Work*, cit., p. 65.

visibili, i citologi dell'epoca, Boveri, Beneden, Flemming ecc., li descrivevano come un reticolo o un groviglio di filamenti (spirema). Oggi è noto che, in quella fase, la cromatina non è ancora perfettamente condensata, bensì appare 'dispersa' nel nucleo. Nel primo Novecento, questa non-visibilità non deponeva a favore dell'ipotesi che i cromosomi fossero i garanti, i veri 'custodi', della sostanza ereditaria. Occorreva dimostrarne l'identità di elementi persistenti e la costanza numerica.

Con gli studi sulle uova di un ascaride parassita del cavallo (un nematode che si era rivelato particolarmente adatto a questo genere di ricerche in virtù del suo ridotto numero cromosomico, due o quattro cromosomi secondo la specie) Boveri assunse l'ipotesi che i cromosomi continuassero a occupare regioni specifiche della massa nucleare (i «territori cromosomici» nel linguaggio scientifico odierno) e che, passata la fase intercinetica, essi ricomparissero da queste regioni, 'conservando' la propria esistenza.⁶¹

È dunque probabile che, anche durante il periodo di riposo o riproduttivo del nucleo, i cromosomi siano almeno potenzialmente esistenti. Il loro numero è caratteristico di ogni specie vegetale o animale. Inoltre [...] nella divisione mitotica i cromosomi sono egualmente divisi e diventano accoppiati durante la fecondazione, cosicché possiamo sentirci giustificati nel sostenere che possiedono "individualità".⁶²

I cromosomi ora figurano a buon diritto come «individui autonomi», «organismi elementari», organuli permanenti, che mantengono un'«esistenza indipendente» in tutte le fasi del ciclo cellulare, anche quando i nuclei sembrerebbero privi di attività, perché 'a riposo' nell'interfase.⁶³ La loro persistenza si spiegava risalendo alla comune origine, nella cellula-madre, a partire dallo spermatozoo e dalla cellula-uovo. Proseguendo in queste ricerche nel primo decennio del Novecento, Boveri sarebbe giunto a molti altri risultati, che ebbero un forte impatto sull'embriologia contemporanea, ma sui quali non è qui possibile dilungarsi, benché si trat-

⁶¹ T. BOVERI, *Zellenstudien III: Über das Verhalten der chromatischen Kernsubstanz bei der Bildung der Richtungskörper und bei der Befruchtung*, «Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaften», 24, 1890, pp. 314-401.

⁶² ID., *Das Problem der Befruchtung*, Jena, Fischer, 1901. Il passo citato si trova nella selezione di traduzioni parziali di saggi contenuta in A.P. SUÑER (ed.), *Classics of Biology*, New York, Philosophical Library, 1955, pp. 124-125: 125. Sul progresso in questo campo di ricerca, cfr. T. CREMER, *Von Zellenlehre zur Chromosomentheorie*, Berlin, Springer, 1985.

⁶³ Molti importanti articoli di Boveri sono raccolti in T. BOVERI, *Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns*, Jena, Fischer, 1904. Sull'ipotesi dell'individualità, *ivi*, p. 9 e *passim*.

ti di scoperte che sono state definite «rivoluzionarie» e «visionarie» dagli storici. Oltre all'ipotesi che il citoplasma influisca nel modellare il destino cellulare nelle fasi dello sviluppo embrionale, Boveri scoprì la funzione dei centrosomi nel processo mitotico, dimostrando che essi sono un vero e proprio «centro dinamico della cellula», senza il quale non sarebbe possibile alcuna divisione (del nucleo e della cellula stessa).⁶⁴ Infine, con un modello matematico che provava che il materiale ereditario *si distribuisce* tra i cromosomi in unità separate e distinte, tali che le proprietà di ciascun cromosoma differiscono da quelle di tutti gli altri, pose le basi della teoria della loro *diversità* genetica.⁶⁵

Al di là di questi sviluppi, non passa inosservato che la sua concezione della storia incise profondamente sul suo modo di interpretare i risultati sperimentali. A questa 'contaminazione' si prestava in particolar modo l'idea della «continuità e individualità» dei cromosomi. Caratterizzati da proprietà di regolarità e precisione costanti trasmesse a ogni divisione cellulare, *qualitativamente distinti* e con funzioni diversificate nel determinare sviluppo e differenziazione, essi assurgevano a veri depositari della storia, intesa come trasmissione ereditaria. Il fine che Boveri reputava fosse il suo «ultimo obiettivo», cioè «una teoria della vita», si sarebbe dimostrato falso, se si fosse trascurata «la natura storica degli organismi», ché tutti gli organismi sono «prodotti della storia».⁶⁶ In quanto tali, non è facile comprenderli, a meno di non adottare il metodo degli storici. E se da una parte non sussistevano le condizioni per ricreare gli ambienti del passato, nei quali erano esistite le molte specie estinte, da un'altra parte era forse possibile «cercare

⁶⁴ T. BOVERI, *Ueber den Antheil des Spermatozoon an der Teilung des Eies*, «Sitzungsberichte der Gesellschaft für Morphologie und Physiologie in München», 3, 1887, pp. 151-164. Cfr. U. SCHEER, *Historical Roots of Centrosome Research: Discovery of Boveri's Microscope Slides in Würzburg*, «Philosophical Transactions of the Royal Society B», 369, 2014, 2013.0469.

⁶⁵ T. BOVERI, *Über mehrpoligen Mitosen als Mittel zur Analyse des Zellkerns*, «Verhandlungen der physikalisch-medizinischen Gesellschaft», 35, 1902, pp. 67-90, trad. ingl. dal titolo *On Multipolar Mitosis as a Means of Analysis of the Cell Nucleus*, in B. WILLIER, J.M. OPPENHEIMER (eds.), *Foundations of Experimental Embryology*, cit., pp. 74-97. Per amore di verità, va precisato che alla fondazione della teoria cromosomica contribuirono, negli stessi anni e per vie indipendenti, anche due americani: lo zoologo Thomas H. Montgomery (nel 1901) e il *graduate student* della Columbia University Walter S. Sutton (1902-1903), tant'è vero che, nella letteratura pertinente, la teoria cromosomica è nota come «Boveri-Sutton theory». Sutton ribadiva il carattere di «indubitabile indipendenza» mantenuto dai cromosomi in una lunga serie di divisioni e il titolo di «individui distinti» nel passare a una cellula-figlia. A lui spetta inoltre il merito di aver visto nella relazione genetica dei cromosomi con la generazione precedente «la base fisica della legge mendeliana dell'ereditarietà». W.S. SUTTON, *On the Morphology of the Chromosome Group in Brachystola magna*, «Biological Bulletin», 4, 1902, pp. 24-39.

⁶⁶ T. BOVERI, *Die Organismen als Historische Wesen*, cit., p. 32.

di dare un senso a quelle reliquie comuni ai molti modi in cui gli embrioni diventano adulti (ontogenesi)». ⁶⁷

LA STAGIONE 'AMERICANA'

Il dibattito sulla teoria cromosomica dell'ereditarietà ebbe una notevole ricaduta sull'emergente biologia statunitense. Gli storici hanno commentato che, fino a un certo periodo, ambiti distinti ma affini quali la citologia e l'embriologia furono compresi sotto l'ombrello unificante della zoologia. ⁶⁸ Non appena venne finalmente riconosciuta l'importanza delle leggi di Mendel, a questi campi si aggiunse la genetica, e di lì a breve questo panorama si sarebbe arricchito di nuove e sempre più sofisticate competenze (non ultima la neuroembriologia), tra le quali vigevano stretti rapporti. ⁶⁹ Nel primo decennio del nuovo secolo, a far da contraltare alla ricerca tedesca si profilavano le imprese degli zoologi statunitensi che si erano formati negli ambienti accademici di Chicago, della Columbia University di New York e della Johns Hopkins di Baltimora. ⁷⁰ Se un 'passaggio' obbligato era rappresentato dal Laboratorio di Biologia marina di Woods Hole, non va sottaciuto che più di uno tra quei ricercatori si era perfezionato anche in Europa, nei laboratori tedeschi o nella già citata Stazione Zoologica di Napoli fondata da Anton Dohrn. Per esempio, Edmund B. Wilson, che aveva preso il Ph.D. alla Johns Hopkins nel 1881, tra il 1882 e il 1883 si era trasferito a Cambridge per seguire le lezioni di Michael Foster; successivamente aveva lavorato con Rudolf Leuckart a Lipsia, dove aveva seguito anche i corsi di fisiologia di Carl Ludwig. A partire dal 1883 fu tra i primi americani a frequentare la Stazione di Napoli. ⁷¹ Sempre in Germania, a Monaco, ave-

⁶⁷ K.B. MORITZ, H.W. SAUER, *Boveri's Contributions to Developmental Biology – A Challenge for Today*, «International Journal of Developmental Biology», 40, 1996, pp. 27-47: 46.

⁶⁸ Sull'idea della biologia come 'scienza unificata', impresa alla quale parteciparono gli americani, superando antagonismi tra scuole, laboratori e discipline, cfr. J. MAIENSCHHEIN, *Shifting Assumptions in American Biology: Embryology, 1890-1910*, «Journal of the History of Biology», 14, 1981, pp. 89-113.

⁶⁹ R. MEUNIER, *Epistemic Competition between Developmental Biology and Genetics around 1900: Traditions, Concepts and Causation*, «NTM Zeitschrift für Geschichte der Wissenschaften, Technik und Medizin», 24, 2016, pp. 141-167.

⁷⁰ Per un quadro delle ricerche condotte in America, cfr. R. HILFER, *The Emergence of the Experimental Embryology in the United States*, Bethesda, National Library of Medicine, 1990.

⁷¹ T.H. MORGAN, *Biographical Memoir of Edmund Beecher Wilson, 1856-1939*, «National Academy of Sciences of the United States of America. Biographical Memoirs», 21, 1940, pp. 314-342: 319 sgg.; sugli americani che frequentarono la Stazione Zoologica di Napoli, cfr. C.A. Ko-

va fatto pratica nell'istituto di Richard Hertwig, dove aveva stretto amicizia con Boveri, favorendone altresì la conoscenza di una giovane biologa americana, Marcella O'Grady, che di Boveri sarebbe poi diventata moglie nonché preziosa collaboratrice in numerose ricerche.⁷² A Boveri, Wilson aveva dedicato il monumentale *The Cell in Development and Inheritance* del 1896.

Proseguendo nell'indagine sulle linee cellulari di impostazione meccanicistica, gli americani si convinsero sempre più dell'infondatezza dell'ipotesi di un legame causale tra filogenesi e ontogenesi propugnato da Haeckel. Wilson, che a partire dagli anni '90 insegnò alla Columbia, rilevava che per moltissimo tempo l'embriologia era stata dominata dalla legge biogenetica, e la predilezione per l'indagine filogenetica aveva fatto trascurare i primi stadi (pre-gastrulari) di sviluppo e il processo di divisione della cellula-uovo. Ma ora era venuto il momento di «prendere come punto di partenza non i due strati della gastrula, bensì l'uovo»,⁷³ arrivando a «tracciare le linee cellulari o la citogenesi dei blastomeri individuali fin dall'inizio dello sviluppo».⁷⁴ Nelle prime pagine della sua monografia sulla cellula deprecava che nell'*Origin of Species* Darwin avesse ben poco menzionato la teoria cellulare introdotta da Virchow;⁷⁵ ma la situazione si era capovolta grazie al contributo degli embriologi tedeschi, con in testa i fratelli Hertwig. Se pure le questioni che intrecciavano fecondazione e trasmissione ereditaria restavano un enigma, ora era possibile condurre questi misteri della vita «sotto un comune punto di vista» che poneva le basi dell'alleanza tra evolucionisti e citologi. Combinando 'ereditarietà' e 'sviluppo', l'embrione appariva come un prodotto complesso di fattori ereditari e condizioni ambientali, alle quali l'organismo in via di sviluppo deve adattarsi, pur mantenendo la costanza della forma parentale. Anche per Wilson una

FOID, *The Biological Stations of Europe*, «Bulletin of United States Bureau of Education», 40, 1910, cap. II, pp. 16-17.

⁷² Sull'apporto di Marcella Boveri alle ricerche del marito e, più in generale, ai progressi in embriologia, cfr. H. SATZINGER, *Theodor and Marcella Boveri: Chromosomes and Cytoplasm in Heredity and Development*, «Nature Reviews. Genetics», 9, 2008, pp. 231-238; ID., *Chromosomal Theory of Heredity and the Problem of Gender Equality in the Work of Theodor and Marcella Boveri*, in *A Cultural History of Heredity III; 19th and Early 20th Centuries*, Max-Planck-Institut für Wissenschaftsgeschichte, 2005, pp. 101-114, <https://www.mpiwg-berlin.mpg.de/Preprints/P294.PDF>.

⁷³ E.B. WILSON, *The Cell-Lineage of Nereis: A Contribution to Cytogeny of the Annelid Body*, «Journal of Morphology», 6, 1892, pp. 361-480: 367.

⁷⁴ ID., *The Mosaic Theory of Development* (originariamente in *Biological Lectures delivered at the Marine Biological Laboratory of Wood's Holl [sic] in the Summer Session of 1893*, vol. II, Boston, Ginn, 1894, pp. 1-14) ripubblicato in J. MAIENSCHNEIN (ed.), *Defining Biology*, cit., pp. 67-80: 68.

⁷⁵ E.B. WILSON, *The Cell in Development and Inheritance*, New York-London, Macmillan, 1896, pp. 4, 9.

chiave di lettura essenziale proveniva dalla storia. Posto che «i problemi dell'evoluzione sono stati ridotti ai problemi della cellula»,⁷⁶ è nella *storia della cellula* che si trovano gli strumenti per la loro soluzione. Non solo la storia riveste un grande interesse teoretico, ma in essa vi sono le prove inequivocabili dell'adattamento dei mezzi ai fini, o addirittura «un carattere profetico», ché il processo di maturazione non guarda al presente, bensì al futuro delle cellule germinali.⁷⁷ Nelle lezioni tenute alla Columbia e raccolte nel summenzionato trattato, la visione storica abbracciava tutti i componenti cellulari. Era la storia di ovuli e spermatozoi, degli stadi del processo formativo dell'uovo, del nucleo («fattore di controllo dell'ereditarietà»), della cromatina, dei cromosomi e dei centrosomi, giacché «la cromatina è la base fisica dell'ereditarietà», suo «strumento speciale», e se il nucleo è il portatore delle qualità ereditarie, «queste qualità debbono essere trasportate dai cromosomi».⁷⁸ Nella *early history*, dunque, nella storia iniziale delle cellule germinali, quando compaiono i primi filamenti di cromatina, erano da ricercarsi le risposte ai problemi fondamentali della vita.

Prestando attenzione alla storia, Wilson si inseriva nella discussione di genealogia cellulare che aveva appassionato gli zoologi americani fin dalla costituzione della loro disciplina e relativo insegnamento nelle università. Ancor prima di lui, con le sue osservazioni fondamentali sugli anellidi, Charles O. Whitman aveva tracciato linee cellulari seguendo il destino delle singole cellule dalle prime divisioni agli strati germinativi. Whitman, che in gioventù era transitato per i laboratori di Lipsia e Napoli per arrivare a dirigere dal 1888 al 1908 quello di Woods Hole, per tutta la vita si era occupato di 'storia degli strati germinali'. L'aveva approfondita su un genere di anellidi, le clepsine, partendo dalle omologie, cioè esaminando la comune derivazione degli organi dalle stesse porzioni embrionali. Aveva suddiviso la loro storia in periodi, in modo da tracciare il progressivo sviluppo delle varie parti, e riteneva che nella 'storia dell'origine' dei teloblasti, cioè delle grandi cellule che appaiono precocemente nella segmentazione dell'uovo e che sono straordinari «centri specializzati di proliferazione»,⁷⁹ potessero «trovar luce» molte delle oscurità circa l'origine e le relazioni di due foglietti germinali, l'entoderma e il mesoderma.⁸⁰ Nella storia dei teloblasti

⁷⁶ *Ivi*, p. VII.

⁷⁷ *Ivi*, p. 173.

⁷⁸ *Ivi*, pp. 262, 135, 86.

⁷⁹ C.O. WHITMAN, *A Contribution to the History of the Germ-Layers in Clepsine*, Boston, Gynn, s.d., ripubblicato dal «*Journal of Morphology*», 1, 1887, pp. 105-182: 171.

⁸⁰ *Ivi*, p. 138.

si potevano «tracciare le basi» per un confronto tra i vari stadi di sviluppo e per capire il significato morfologico della struttura di uno stadio denominato *trocofora* (o trocosfera, che corrisponde a una forma larvale provvista di ciglia, in grado di nuotare liberamente) rispetto a quella ancestrale.⁸¹ Il punto di partenza era l'idea espressa dall'embriologo di Cambridge Francis M. Balfour, e condivisa in embriologia evoluzionistica e comparata, che vi fossero «le più grandi probabilità» che la storia ancestrale andasse *perduta* nelle forme che si sviluppano a partire dall'uovo o quanto meno che venisse *mascherata* nelle forme che si sono trasformate in larve.⁸² Balfour era autore di un ampio manuale di stampo 'organologico', nel quale aveva applicato alla storia dell'evoluzione degli organi quel concetto di 'storia ancestrale' che Haeckel riconosceva nell'ontogenia dell'individuo. Anzi, si può dire che l'opera di ricostruzione della «storia della vita di una forma» fosse per lui l'unica autentica missione dell'embriologo, al quale spettava di esaminare criticamente dove, nelle serie, si trovino i 'vuoti', scoprire le inserzioni successive e disporre in maniera ordinata ciò che era stato malriposto.⁸³

Seguendo queste direttrici, Whitman deplorava che, all'epoca, benché fossero già state comparate tra di loro varie forme larvali, non risultassero ancora soddisfacenti tentativi di comparazione tra forme larvali e fetali. Per colmare questa lacuna, aveva posto a confronto due specie affini di anellidi. Una, il *Polygordius*, presentava la forma di trocofora caratterizzata da bande ciliate, a proposito della quale si credeva che fosse la larva di un ipotetico animale ancestrale;⁸⁴ l'altra specie, costituita dalle clepsine, offriva invece un buon esempio di sviluppo di trocosfera da Whitman definita «fetale». Da questo raffronto era possibile ricavare somiglianze e dissimiglianze, secondo le differenti esigenze dei modi di vita, nutrizione, locomozione ecc. degli stadi di sviluppo. Per esempio, il fatto che nella trocosfera fetale delle clepsine non fossero presenti ciglia, in quanto funzionalmente inutili, indicava che alcuni processi sono secondari, conseguenti all'adattamento. Le osservazioni più interessanti riguardavano però il blastoporo, cioè quell'a-

⁸¹ *Ivi*, p. 174.

⁸² *Ivi*, p. 173.

⁸³ F.M. BALFOUR, *A Treatise of Comparative Embryology*, 2 vols., vol. I, London, Macmillan, 1880, pp. 3, 5. Il promettente Balfour scomparve prematuramente nel 1882 nel corso di un'impresa sul Monte Bianco.

⁸⁴ Whitman rinviava alle ricerche sul *Polygordius* dello zoologo austriaco Berthold Hatschek, il quale introdusse il termine «trocofora» per questa forma larvale e di qui la teoria che essa rappresentasse uno stadio 'ricapitolante' l'ancestrale *Trochozoon*. B. HATSCHKEK, *Entwicklung der Trocophora von Eupomatus Uncinatus, Philippi (Serpula Uncinata)*, «Arbeiten aus dem Zoologischen Institute der Universität Wien und der zoologischen Station in Triest», 6, 1885, pp. 121-148.

pertura che si forma all'inizio della gastrulazione. La forma fetale delle clepsine mostrava di aver perso il blastoporo primitivo, che invece si trovava nella forma larvale con la sua «tipica relazione alla bocca». Ne acquisiva uno secondario, che poteva essere considerato un'estensione posteriore dell'apertura originale nel tronco metamerico.⁸⁵

Per Whitman l'insieme di queste osservazioni era di fondamentale importanza, perché deponeva a sostegno di una dottrina di cui era fautore. Originata da un'interpretazione di His circa lo sviluppo embrionale nel salmone e nei pesci teleostei, era stata denominata da Oscar Hertwig «teoria della concrenza».⁸⁶ His era partito dall'ipotesi che nel disco germinale si formasse dapprima la testa e successivamente il tronco assiale, e ora con l'idea di una «crescita concrenza» gli embriologi cercavano di spiegare come si potessero unire, lungo la linea mediana del corpo embrionale, parti disposte in origine in posizioni bilaterali (o in luoghi distanti come la bocca e l'ano) o con tempistiche differenziate di formazione.⁸⁷ In questa linea di ricerca, erano diventate un classico le descrizioni delle sanguisughe, nelle quali Whitman dimostrava che, tranne la testa, tutto il corpo si forma per concrenza. Ma tutto aveva sempre inizio *a partire dall'uovo*, «architetto del proprio destino», le cui successive divisioni erano le «pietre della costruzione embrionale» trasportate alle rispettive destinazioni.⁸⁸

L'approccio di Whitman non si estinse, ma fu coltivato da Frank R. Lillie, un giovane studioso proveniente da Toronto, suo assiduo accompagnatore nelle esplorazioni per collezionare embrioni. Condividendone l'impegno a Woods Hole e all'università di Chicago, Lillie fu il suo successore.⁸⁹ Il primo saggio di Lillie, apparso nel 1895 e dedicato all'embriologia di una famiglia di molluschi, gli Unionidi, recava come sottotitolo *Uno studio di genealogia cellulare*. In questo lavoro di 'storia della vita' dell'animale, Lillie riconosceva che «Whitman era stato il primo a dimostrare che c'erano una storia cellulare perfettamente definita e un'origine dalle singole cellule per

⁸⁵ C.O. WHITMAN, *A Contribution*, cit., p. 176. Su questo aspetto ha particolarmente insistito la Maienschein come prova di capostipiti degli anellidi che corrisponderebbero allo stato larvale (J. MAIENSCHIN, *Cell Lineage, Ancestral Reminiscence*, cit., p. 137).

⁸⁶ W. HIS, *Untersuchungen über die Entwicklung von Knochenfischen, besonders über die diejenige des Salmens*, «Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte», 1, 1876, pp. 1-40; O. HERTWIG, *Urmund und Spina bifida*, «Archiv für mikroskopische Anatomie», 39, 1892, pp. 353-502. Una disamina di questa teoria e della sua storia si trova in F. KOPFSCH, *Untersuchungen über Gastrulation und Embryobildung bei den Chordaten*, Leipzig, Thieme, 1904, pp. 10 sgg.

⁸⁷ C.O. WHITMAN, *The Naturalist's Occupation*, Boston, Ginn, 1891, pp. 40 sgg.

⁸⁸ C.O. WHITMAN, *The Embryology of Clepsine*, London, Adlard, 1878, p. 50.

⁸⁹ B.H. WILLIER, *Frank Rattray Lillie, 1870-1947. A Biographical Memoir*, «National Academy of Sciences», Washington, D.C., 1957, pp. 178-236.

le altre strutture dell'adulto».⁹⁰ Seguendo la meccanica dello sviluppo tedesca, nei primi anni del nuovo secolo, l'interesse di Lillie si era andato concentrando sul processo di *differenziazione* che avviene nell'uovo. Nell'osservazione di un altro genere di anellidi, il *Chaetopterus*, Lillie notava che, pur sottoponendo a centrifuga le sostanze formative all'interno dell'uovo, l'organizzazione polare non subiva modifiche, poiché dipendeva da proprietà fisiche o chimiche «precocemente stabilite nella storia dell'uovo».⁹¹ Nelle successive ricerche, allorquando gli fu riconosciuta autorità assoluta nello studio di *una sola specie*, il pollo (che nel frattempo era diventato il suo oggetto di ricerca privilegiato), Lillie si concentrò su «fecondazione e *differenziazione correlativa*». Traendo ispirazione da Roux, anch'egli si serviva di una tecnica che comportava la distruzione di parti embrionali al fine di accertarne le conseguenze sullo sviluppo, secondo il principio che le lesioni al «rudimento iniziale» potessero alterare l'intero processo.⁹² Nel manuale dedicato allo sviluppo del pollo, proponendosi di trattarne la storia, se da una parte ammetteva che «l'unica possibile spiegazione dei fatti si trova nella teoria della discendenza», da un'altra parte però prendeva le distanze da Haeckel. Posto che «in nessun senso reale si può dire che l'ontogenia sia una breve ricapitolazione della filogenia», poiché l'embrione di una forma superiore non sarà mai simile all'adulto di una forma inferiore, l'idea che «l'intera storia della vita sia necessaria per la definizione di una specie» presenta «una base differente per la teoria della ricapitolazione».⁹³ Rispetto al passato, ora le unità da comparare sono le ontogenie. Queste si rassomigliano «proporzionalmente alla vicinanza della relazione», così come si rassomigliano le strutture definitive: simili nelle specie più vicine e correlate, appaiono però divergenti in quelle più distanti. Mentre gli stati terminali della storia della vita si modificano più velocemente, quelli precoci appaiono molto più 'conservatori' delle somiglianze ancestrali che, di conseguenza, si rilevano più negli embrioni che non nell'adulto. Le specie meno organizzate hanno ontogenie più brevi e i loro stadi finali rappresentano gli stati intermedi o embrionali delle specie più elevate. Quindi, se è vero che le ontogenie ricevono 'qualcosa' da ogni stadio dell'evoluzione,

⁹⁰ F.R. LILLIE, *The Embryology of the Unionidae. A Study in Cell-Lineage*, «Journal of Morphology», 10, 1895, pp. 1-101: 34.

⁹¹ F.R. LILLIE, *Polarity and Bilaterality of the Annelid Egg. Experiments with Centrifugal Force*, «Biological Bulletin», 16, 1909, pp. 54-79: 60.

⁹² F.R. LILLIE, *Experimental Studies on the Development of the Organs in the Embryo of the Fowl (Gallus Domesticus)*, «Biological Bulletin», 5, 1903, pp. 92-124: 119.

⁹³ F.R. LILLIE, *Development of the Chick: An Introduction to Embryology*, New York, Holt, 1908, p. 4.

è anche vero che trattengono ‘qualcosa’ in ogni successivo stadio evolutivo, e lo traggono soprattutto dai primi stadi delle forme ontogenetiche preesistenti.⁹⁴

Si è commentato che con gli ‘americani’ si era andato modificando l’atteggiamento generale nei confronti della teoria della discendenza: anche se non era il caso di negarla completamente, risalire agli antenati poteva non bastare come ‘spiegazione causale’.⁹⁵ A questo proposito già nel 1899 era intervenuto uno scienziato che, partendo dalla recente riscoperta delle leggi di Mendel ‘combinare’ con la teoria cromosomica, avrebbe assunto una posizione via via sempre più critica nei confronti dell’evoluzionismo. Nell’ultimo decennio del secolo, Thomas Hunt Morgan, che fu il successore di Wilson al Bryn Mawr College, diede inizio a un’accesa controversia con Weismann a proposito del processo di rigenerazione, un tema che sarebbe sempre rimasto al centro dei suoi interessi sperimentali.⁹⁶ Senza entrare nei dettagli delle singole posizioni, basterà ricordare che Morgan rimproverava a Weismann – nel libro sul plasma germinale, ma soprattutto in un saggio del 1899, *Regeneration: Facts and Interpretations* –⁹⁷ di «far risalire indietro» fino a precursori ancestrali sconosciuti il problema della rigenerazione di nuove strutture da parte delle nuove specie. Così facendo, Weismann non coglieva la differenza tra la sua posizione e quella di coloro che ‘sprezzantemente’ definiva «i più giovani ricercatori». Questi ultimi, osservava Morgan, «basano le loro interpretazioni sull’assunzione che, quando ha luogo un cambiamento, deve essere ricercata una causa sufficiente per [questo] cambiamento nell’organo stesso e nelle condizioni circostanti». Consapevoli che non sia fruttuoso far risalire l’origine delle difficoltà alle «forme storiche», e che sia altrettanto «sconveniente» riposare su un non meno «ombroso passato», i giovani ricercatori non si accontentavano di fondare le proprie spiegazioni sulle sole «origini filetiche» dei cambiamenti.⁹⁸ Suonavano queste parole come un addio definitivo al ruolo della storia?

⁹⁴ Quest’ultima considerazione non compare nella prima edizione di *Development of the Chick*, bensì nella seconda (1919), pp. 4-5.

⁹⁵ J. MAIENSCHIN, *Shifting Assumptions*, cit., p. 98.

⁹⁶ G.E. ALLEN, *Thomas Hunt Morgan. The Man and his Science*, Princeton, Princeton University Press, 1978; sulla disputa con Weismann, si veda M. ESPOSITO, *Weismann Versus Morgan Revisited: Clashing Interpretations on Animal Regeneration*, «Journal of History of Biology», 46, 2013, pp. 511-541.

⁹⁷ Pubblicato in «Natural Science», 14, 1899, pp. 305-328.

⁹⁸ T.H. MORGAN, *Regeneration: Old and New Interpretations*, in *Biological Lectures delivered at the Marine Biological Laboratory of Wood’s Holl* [sic] 1899, Boston, Ginn, 1900, pp. 185-208: 194-195.

Il contributo degli americani in biologia a cavallo tra i due secoli ha costituito un caso di studio appassionante per gli storici. Seguendo le suggestioni di Garland E. Allen, gli storici della biologia si sono posti il quesito se i lavori della generazione di embriologi nel ventennio tra il 1890 e il 1910 siano da giudicarsi 'rivoluzionari' o 'conservatori', e se sia preferibile interpretare quel capitolo di storia della scienza secondo il modello della continuità o della discontinuità.⁹⁹ Inoltre, quegli sperimentalisti avevano definitivamente chiuso con il metodo comparativo e il lavoro descrittivo? In Germania, la generazione di Roux, Driesch e Boveri aveva fatto ricorso a «metodologie distruttive», sottoponendo uova ed embrioni a tagli, punzecchiature ecc., nonché ad alterate condizioni fisico-chimiche. Su questa strada, tra gli americani, i più attivi sarebbero stati il summenzionato Morgan e Jacques Loeb con gli esperimenti di partenogenesi artificiale ottenuta con soluzioni di acido butirrico e di acqua marina ipertonica. Ma di fatto, agli americani poco importava promuovere dicotomie o insinuare contrapposizioni tra modelli di ricerca, tra il loro metodo e quello dei morfologi, dei fisiologi e dei naturalisti coevi o del passato. Semmai il loro obiettivo mirava a cogliere non tanto il 'che cos'è', quanto piuttosto il 'come si è arrivati a'. Questa, avvertiva Wilson, non era «propriamente una questione speculativa», bensì *storica*, ché si riferiva a un processo reale accaduto nel passato, che doveva essere 'determinato' al pari di qualsivoglia evento storico.¹⁰⁰ E di qui si lanciava a tracciare la storia della larva del poligordio, della quale la testa è 'storicamente', così come embriologicamente, la parte più vecchia del corpo. La storia, dunque, continuava a fungere da ponte, anzi, da ombrello pacificatore, sotto il quale potevano ancora raccogliersi i diversificati rami della moderna biologia.

ABSTRACT – Towards the end of the nineteenth century, the dissemination of Ernst Haeckel's recapitulation theory suffered a setback, partly as a consequence of Wilhelm Roux's mechanistic embryology. At the same time, starting with the *Entwicklungsgeschichte* of Karl Ernst von Baer (1828), and later with Darwin's theory, the concept of recapitulation had been the subject of non-univocal interpretations. From the point of view of embryologists, the idea of *history* in biology (conceived as *history of development* and no

⁹⁹ G.E. ALLEN, *Naturalists and Experimentalists: The Genotype and the Phenotype*, in W. COLEMAN, C. LIMOGES (eds.), *Studies in History of Biology*, 3, Baltimore, Johns Hopkins University Press, 1979, pp. 179-209. Su questi aspetti, una ricca bibliografia si trova in J. MAIENSCHNEIN, *Shifting Assumptions*, cit.

¹⁰⁰ E.B. WILSON, *Some Problems of Annelid Morphology*, in *Biological Lectures Delivered at the Marine Biological Laboratory of Wood's Holl [sic] in the Summer Session of 1890*, Boston, Ginn, 1891, pp. 53-78: 54, 62.

longer as *natural history*) concerned the ontogenetic process, and in particular cell lineages, more than phylogenesis. At the turn of twentieth century, the legacy of German research shifted to emerging American zoology. A large group of researchers, trained in the US universities and in the Marine Biological Laboratory of Woods Hole, achieved remarkable results by combining the chromosomal theory with the rediscovery of the principles of Mendelian genetics.