STUDI SULLA FISIOLOGIA DEL SISTEMA NERVOSO NEGLI INSETTI

II. RICERCHE SUI MOVIMENTI DI MANEGGIO PROVOCATI NEI COLEOTTERI

EDGARDO BALDI

Istituto di Zoologia, Università di Pavia

QUARANTA FIGURE

INDICE

1. Introduzione. Moti di rotazione e moti di maneggio.....	211
2. Supposizioni sulla determinazione del moto di maneggio.....	218
3. La locomozione normale dei coleotteri.....	222
4. L'iscrizione grafica dei fatti locomotorii.....	231
5. Le alterazioni della deambulazione normale nel maneggio.....	239
6. La riproduzione sperimentale dei moti di maneggio.....	259
7. Aspetti del maneggio. L'orientamento del corpo. La variazione dei moti.....	266
8. Il determinismo dei moti di maneggio.....	274

1. INTRODUZIONE. MOTI DI ROTAZIONE E MOTI DI MANEGGIO

Prima di accingerci allo studio descrittivo ed interpretativo dei fenomeni di maneggio, e pure attendendo da questo studio luce che ci possa permettere di afferrarne il significato e quindi di trovare loro un posto tra le altre manifestazioni dell'attività fisiologica degli insetti studiati,¹ converrà tentare di circoscrivere il concetto dei movimenti di maneggio, così come li studieremo, trovando per essi un approssimativo collocamento tra gli altri fenomeni consimili, di andamento normale od anormale, che ci sono presentati dagli organismi animali, dagli insetti in ispecie.

¹ Delle specie che mi hanno interessato ho fatto cenno in una precedente nota, alla quale rimando come ad una informazione preliminare ed in certo modo necessaria alla comprensione di talune pagine della presente: "Ricerche sulla fisiologia del sistema nervoso negli insetti. I. L'influenza dei gangli cefalici sulla locomozione dei coleotteri." Atti Soc. ital. Scienze Naturali, vol. 40, Milano, 1921.

I moti di rotazione compiuti da un organismo non sedentario e che interessino l'intero suo corpo possono effettuarsi attorno ad un asse che passi per una regione del corpo, oppure attorno ad un asse che cada fuor d'esso corpo. I primi non sono evidentemente legati ad una trasposizione spaziale dell'organismo in regione sufficientemente lontana dall'iniziale: l'organismo, cioè, vi può obbedire rimanendo *in situ*, mentre i secondi causano un suo trasporto attraverso lo spazio. I due moti possono essere abbinati nella locomozione ad elica od a cavaturaccioli, consueta ad alcuni animali inferiori e provocabile in altri mercé opportune lesioni ai gangli cefalici.

Anche moti di rotazione attorno ad assi cadenti fuori del corpo possono presentarsi non anormalmente. Cosè dell'*Agromyza* scrive lo Zetterstedt che sia "*motu valde agilis, inquieta, per folia fere in circulo currens.*"² Né é raro osservare, anche in insetti comunissimi—io l'ho vista in piú generi di ditteri—l'apparizione sporadica di moti in circolo, in ambiente naturale e probabilmente in particolari condizioni di illuminazione. Tali moti però sono occasionali e di breve durata; né molto difficile sarebbe il riunire qui altri esempi di moti rotatorii in senso lato, genericamente presentati da organismi illesi, in ambiente normale. Ma non é di essi—fenomeni fuggevoli e di vario ed impreciso significato—che noi intendiamo di occuparci.

Noi ci riferiremo infatti, in queste nostre ricerche, all'individuo singolo e terremo soprattutto conto, nello studiare i fenomeni di giro in circolo, in esso artificialmente provocati, come del principale loro fattore, del grado e della natura della dissimmetria sensoria e locomotoria ch'esso individuo presenta. E, per chiarirci il concetto del moto in circolo, considerato come conseguenza di una alterazione nella simmetria delle condizioni che regolano l'attività normale dell'organismo dell'insetto, considereremo quest'ultimo come segue.

Nell'animale normale i gruppi muscolari che presiedono, con fenomeni di contrazione attiva e di tono, alla dirittezza della

² Citata da E. Corti "Contributo alla teratologia dei ditteri" (Lavori dell'Istituto Zoologico dell'Università di Pavia, No. 14, 1913) secondo i "Diptera Scandinaviae disposita et descripta" dello Zetterstedt (VII. 2729).

deambulazione ed alla conservazione di un certo orientamento nello spazio, sia dell'intero organismo, sia di singole sue regioni, sono simmetricamente distribuiti ai due lati del piano sagittale. Così avviene ad esempio, dei muscoli che si inseriscono a parti chitinizzate mutuamente mobili, come i segmenti del corpo ed i diversi tratti degli arti ed in genere alle appendici pari dell'organismo. Per riassumere in una espressione sola questo tipo di disposizioni, potremo dire che sussista, nell'organismo dell'insetto, uno "scheletro motorio" simmetrico. Ma questa simmetria delle disposizioni e delle attività muscolari é sorretta e guidata in certo senso e dentro certi limiti, da un'analoga disposizione ed attività delle regioni sensorie alla superficie dell'organismo. Quelle regioni infatti della superficie esterna dell'organismo che sono devolute all'ufficio di zone concentratrici e trasmettitrici delle azioni del mondo ambiente, le regioni sensibili, cioè—e, fra esse, gli organi di senso ed i sensilli—sono del pari e ad un dipresso distribuiti in maniera simmetrica sui due antimeri dell'animale. I più vistosi organi di senso, gli occhi, le antenne, i palpi, sono pari e simmetrici; gli eventuali organi impari, taluni ocelli, ad esempio, sono contenuti nel piano sagittale, e per i nostri fini, possono venir considerati come due organi pari infinitamente vicini. Volendo indicare con una nuova espressione questa disposizione di cose, potremo dire che, accanto ad uno scheletro motorio esiste, nell'organismo di molti insetti uno "scheletro sensorio." Fra questi due scheletri simmetrici, come li abbiamo chiamati, per amore di schematicità, intercedono definite relazioni.

Si può ammettere che, in maggiore od in minore grado, l'insetto venga guidato, nella sua deambulazione, dalla azione di agenti esterni, dalla luce, dagli effluvii chimici, dalla temperatura, da particolari direzioni di spostamento del fluido ambiente e così, via.³

Le percezioni di tali diverse qualità di stimoli, *aventi valore motorio*, avvengono mercé quelle già nominate regioni sensorie

³ Fenomeni che nella teoria dei tropismi assumono ordinatamente il nome di fototropismo, di chimiotropismo, di termotropismo, di reotropismo ed anemotropismo ecc.

della superficie dell'organismo e vengono incanalate come stimoli attraverso vie di conduzione che talora é comodo supporre —agli effetti fisiologici—mantengano un andamento antimerico connesso con la disposizione simmetrica degli organi percipienti.

Ecco quindi come siano legate in certo modo la simmetria sensoria e la simmetria motrice dell'organismo. Comunque si immaginino costrutte e disposte le relazioni fra le due, *quest'è certo, che in determinati casi un disturbo di quella prima simmetria si traduce in un'alterazione della seconda.*

Occorre qui segnare quali note differenziino questo nostro modo di esprimere la determinazione dell'orientamento del piano sagittale dell'organismo in un ambiente stimolatore, dalla nota concezione del Loeb.⁴ Per il Loeb, l'organismo é pure una superficie simmetricamente sensibile; l'ambiente che la circonda é considerato come un campo di forze nel senso rigidamente fisico, anzi, faradayano, dell'espressione. L'incontro di un tubo di flusso con la detta superficie vi provoca mutamenti prevalentemente e presumibilmente di ordine chimico, di entità proporzionale al valore dell'intensità del flusso. É in tali mutamenti che risiede la ragione dell'eccitazione che la regione sensibile trasmette, ad esempio, ad un gruppo muscolare, il quale verrà posto così in attività con una intensità proporzionale ancora all'intensità del flusso. E l'organismo, in forza di questa destata attività muscolare, si orienta rispetto alla direzione delle linee di forza dell'agente stimolatore in modo che l'eccitazione si uguagli sulle due regioni simmetricamente sensibili. Tende cioè, in definitiva, a disporre il proprio asse longitudinale nella direzione delle linee di forza del campo od in quella delle risultanti dalla composizione delle linee di forza di due campi che si compenetrino.⁵

Così si può formulare in breve la teoria dell'orientamento quale si può trarre dalle interpretazioni loebiane dei fenomeni di tro-

⁴ Veggasi il cenno bibliografico e per una moderna e pur fedele esposizione del pensiero di Loeb, veggasi Bouvier. *La vie psychique des insectes*-Flammarion. Paris 1920 e Kühn. *Die Orientierung der Tiere im Raum*. Fischer, Jena, 1919 ove, con alquanto diversa forma, sono esposte vedute che si accostano, a quelle discusse nella presente nota.

⁵ Particolare sul quale ha insistito dettagliatamente il Bohn.

pismo. La differenza fra di essa ed il nostro punto di vista é di carattere soprattutto logico; in realtà il biologo, nel considerare un organismo che risponda a variazioni delle condizioni di ambiente (stimoli) alterando comunque il proprio comportamento, non saprebbe risolvere se—nel decidere del senso e del modo di quelle alterazioni—prevalga il fattore puramente fisico e chimico, se cioè l'organismo sia in piena balia del mondo stimolante, oppure se tale decisione dipenda da una destata connessione di attività proprie all'organismo e vincolate agli effetti fisiologici della sua sensorietà, se cioè vi sia in esso ed in quale misura, una spontaneità psicologica. La fisiologia non ci dà modo di risolvere il problema e l'aderire all'una piuttosto che all'altra spiegazione, alla psicologista piuttosto che alla chimicofisica, non é già conclusione, ma presupposto più o meno necessario, della ricerca. Alla stregua quindi dei dati di fatto, l'una concezione non é più infondata dell'altra.

Ora quel modo, che abbiamo detto, di rappresentarci le connessioni fra l'azione degli stimoli del mondo fisico e la reazione motoria dell'organismo, evita entrambi quegli scogli, in quanto non si riferisce tanto alla distribuzione degli stimoli nello spazio ambiente, non tanto, cioè, allo stimolo considerato a sé, quanto alla distribuzione della loro azione sulla superficie sensoria dell'organismo. Cioè a quello che—per estensione—si potrebbe chiamare la percezione dello stimolo da parte dell'insetto, ove della percezione si tenga soprattutto presente l'effetto fisiologico.

L'ambiente viene così, strettamente e continuamente, riferito all'organismo e quasi percepito attraverso ad esso; posizione del ricercatore, cui sono strumento, beninteso, le convenzioni che porge la fisiologia comparata dei sensi, nonché le acquisite nozioni sull'anatomia dell'organismo.

Questo punto di vista permette senz'altro una analogizzazione ed una generalizzazione di certo interesse. Si identificano per esso, ad esempio, le alterazioni della simmetria in quello che abbiamo chiamato lo scheletro sensorio, provocate per alterazione della distribuzione degli stimoli fisici nello spazio ambiente e quelle provocate per alterazione della distribuzione delle zone sensorie alla superficie dell'organismo. Così possono apparire

intimamente connessi i fenomeni descritti dal Bohn, di giro in circolo, in taluni decapodi, per diseguale illuminazione delle superfici oculari e quelli descritti, ad esempio, da Dewitz, dal Parker, dal Dolley, di giro in circolo in un campo luminoso uniforme, per opacamento di una cornea dell'insetto cimentato. Né meno interessante é la connessione che si può istituire fra queste alterazioni e quelle che il Dubois provocava nel *Pyrophorus noctilucus*, otturando con cera annerita un degli organi luminosi laterali. L'animale deviava in circolo verso il lato illuminato. Il Dubois anzi supponeva che l'illuminamento effettivamente servisse all'animale per l'orientamento. Nelle tre alternative: esperimenti con ischermi opachi, opacamento delle cornee, soppressione della luminescenza laterale, vi é sempre un tratto comune, che é rappresentato dalla soppressione della distribuzione simmetrica delle "percezioni luminose."

Infine, passando dalla considerazione della pura sensorietà dell'organismo a quella delle vie anatomiche di essa sensorietà, dovremo comprendere entro gli elementi di quel primo nostro "scheletro," lo stesso sistema nervoso centrale il quale é appunto costruito, generalmente, con un'architettura simmetrica.

Altro punto sul quale é utile soffermarci qualche poco, e che sembra militare in favore del concetto dei moti in circolo, provocati per generica alterazione della simmetria sensoria dell'animale, si é quello della *specificità delle reazioni dell'organismo rispetto agli stimoli in azione*. L'aver mutilato un animale di un dato organo di senso, l'averne cioè lesa la simmetria sensoria, non é sufficiente a provocare sempre e comunque nello scheletro motorio tale dissimmetria, che ne sia determinato un moto in circolo. Perché questo compaia, occorre effettivamente che la sensibilità dell'animale venga eccitata, ma non una qualsiasi forma di sensibilità, bensí, ed eventualmente, quella di cui è strumento l'organo destinato all'amputazione unilaterale. Ad esempio, i maschi del bombice del gelso cui sia stata amputata una antenna, compiono moti in circolo solamente allorché siano stati eccitati dagli effluvii odorosi che emanano dal corpo della femmina.⁶ Analogamente gli individui della *Drosophila ampelo-*

⁶ Kafka. op. cit. Vo. 6. (Confermato da Kellogg nel 1907).

phila, amputati dell'articolo terminale di una antenna, compiono moti in circolo solamente allorché vengano eccitati dalle emanazioni degli alcoli, degli eteri, degli acidi risultanti dalla fermentazione delle frutta.⁷ Il Ràdl ha osservata una *Dexia* girare in circolo attorno ad un lume solamente allorché le era stata resa opaca una cornea.⁸ Dolley e Parker hanno riferito di fatti simili vella *Vanessa antiopa*, né sarebbe difficile trovare, nella bibliografia, altri esempi di connessione specifica fra la alterazione motoria e l'alterazione di qualche elemento dello scheletro sensorio.

I risultati di esperienze consimili non sono quindi facilmente generalizzabili ed occorre in essi tenere rigoroso conto delle condizioni dell'ambiente fisico, degli stimoli che cioè possono avere agito sull'organismo. L'aver constatato, ad esempio, che l'ablazione di una antenna in un carabo non produce alcuno squilibrio della locomozione in condizioni normali (condizioni che generalmente si riassumono nella presenza di un campo luminoso uniforme), non implica che tale ablazione debba per sempre ed assolutamente rimanere senza influenza alcuna sulle attività dell'animale, ad esempio, sulla sua deambulazione. Se siesperimentasse infatti con uno stimolo cui l'antenna dell'animale fosse sensibile, probabilmente anche in esso si dimostrerebbero squilibrii di qualche sorta nel comportamento. Nelle nostre specie non abbiamo mai osservati fenomeni consimili, che potessero sovrapporsi a quelli di maneggio genuino. Riservandoci di esaminare in seguito quanto é stato visto da altri autori in proposito e di discutere la portata delle loro interpretazioni, prenderemo in esame quei fenomeni di rotazione che si accompagnano a lesioni unilaterali dei gangli sopraesofagei e che—come abbiamo indicato—si possono considerare come interessanti ad un tempo lo scheletro motorio e lo scheletro sensorio.

⁷ Kafka. ibidem. Bouvier op. cit. II. Barrows, op. cit. 1907.

⁸ Loeb. Die Tropismen, cit.

2. SUPPOSIZIONI SULLA DETERMINAZIONE DEL MOTO DI MANEGGIO

Esporremo con maggior dettaglio altrove i procedimenti che abbiamo posti in atto per gli interventi sperimentali sui nostri coleotteri, analizzandone le particolari modalità. Le speciali condizioni di esperimento non permettendoci altra tecnica più delicata, abbiamo aggrediti i gangli sopraesofagei indirettamente, attraverso la cuticola chitinoso della volta cranica, servendoci di aghi a manico. Poiché il procedimento può sembrare grossolano e dare appiglio a giustificati dubbi circa la portata della lesione, ci preoccuperemo ora di eliminare questi dubbi, allo scopo di appianare la via alla ulteriore esposizione.

Il dubbio può essere formulato così i moti di maneggio osservati nelle nostre esperienze dipendono effettivamente dalla lesione di una regione nervosa?

E cominceremo da un'obiezione, da taluno mossami, che si può tradurre nel concetto che il moto di maneggio dipenda esclusivamente da una sorta di "fuga continuativa" del dolore, causata dalla lesione. Non discuterò ora dell'opportunità di introdurre in fisiologia quest'ambigua nozione del dolore, accontentandomi di ricordare qui la nota esperienza del lombrico dimezzato, riportata dal Loeb nel già citato libro;⁹ ma ritenendo pure che ad una simile sensazione sia dovuta, ad esempio, quella retrazione degli arti che segue ad un tocco dei tarsi e che in definitiva porta ad un incurvamento nell'opposto senso della deambulazione dell'animale, oppure quella serie di moti degli arti che per tocco di un'antenna sorte medesimo effetto e così via, potrebbe sembrare che una persistenza di stimolo, quale deve essere legata ad una grave lesione di una metà dei cerebroidi sarebbe capace di determinare una persistente analoga reazione.

⁹ La quale esperienza è però di W. Normann (che il Loeb non cita) e fu compiuta sull'*Allobophora caliginosa*. Pfüger's Archiv, 1897. Un'idea analoga ci sembra aver visto espressa, in altra forma, dal Mast a proposito dei moti di rotazione presentati dalla *Planaria torva*. Riferisco le stesse parole dell'Autore: "*Planaria with one eye removed turns continuously from the wounded side for some time, evidently owing to the stimulations of the wound*" (Mast. Preliminary report in the reactions to light in marine turbellaria. Carnegie Inst. Yearbook. Vol. 9. Cit. sec. Taliaferro Reactions to light in *Planaria maculata*. Journal of exp. Zool. luglio 1920.)

Ma non si comprende allora perché la sensazione dolorifica dovrebbe essere esclusivamente legata ai gangli cerebroidi; qualsiasi altra grave lesione, infatti, di qualunque altra regione sensibile e laterale, dovrebbe trarre seco analoghe sensazioni dolorose ed analogamente produrre moti in circolo, il che non avviene.

Puó sorgere il dubbio che il moto di maneggio dipenda dalla lesione di qualche altro apparato o sistema che non sia il nervoso, contenuto nel capo e nei pressi dei cerebroidi. Sollevando infatti la chitina dalla fronte all'occipite, accanto ai ciuffi muscolari laterali e sopra il ganglio, viene messa allo scoperto una porzione di corpo adiposo e, sotto questo, un brillante plesso di ramuscoli tracheali. Fini diramazioni tracheali si estendono anche attorno e sopra ai gangli, avvolgendoli come in una lassa rete, in genere superficiale e talora qualche poco approfondita nello strato corticale del ganglio, che, per la sua trasparenza, la lascia intravedere al fuocheggiamento. In taluni casi tale rete si fa tanto cospicua da attirare vivamente l'attenzione e da affacciare con essa un sospetto. I processi di ossidazione della biomolecola nervosa infatti non ne debbono essere indipendenti, poiché la trachea é il veicolo dell'aria respirata. La recisione di qualche ramo collettore tracheale, operata dall'ago introdotto nel capo potrebbe aver compromessa la normale ossigenazione di qualche regione del cervello ed aver causati con ciò in esso disturbi funzionali tali da tradursi in alterati comportamenti dell'intero organismo. Ma poiché lo squilibrio dinamico del corpo qual'é espresso nei moti di maneggio, deve riposare sul turbamento di una simmetria funzionale, occorrerà, per render responsabile la lesa tracheazione, che questa normalmente si effettui secondo dispositivi simmetrici. Ora, da apposite ricerche sul cervello delle *Blaps* e delle *Pimelia* tale simmetria risulta confermata (fig. 1); né il decorso delle diramazioni tracheali segue, nella specie, vie costanti per tutti gli individui, bensí individualmente alquanto variabili, nella rete cerebrale. Solamente nella *Pimelia* é accennata una distribuzione grossolanamente simmetrica (fig. 2): da un grosso nodo tracheale postcerebroidale, ove per breve tratto si fondono due cospicui tronchi dando origine a tasche tracheali ed a nuove diramazioni, si dipartono tre ramuscoli distintamente, i quali

Fig. 1 Tracheazione dei gangli sopraesofagei di *Blaps mortisaga*.

Fig. 2 Tracheazione dei gangli sopraesofagei di *Pimelia undulata*. Si osservi la distribuzione grossolanamente simmetrica dei 3 rami tracheali.

mandano diramazioni rispettivamente alla metà interna della superficie superiore della porzione sinistra del sopraesofageo—all'avvallamento centrale che segna nel ganglio una sorta di strozzatura mediana, con fini diramazioni laterali—alla metà interna della superficie superiore della parte destra del ganglio. Vi sono poi altri plessi di minor entità, che discendono lungo le commissure con il sottoesofageo.

Ma checché si pensi di questa dubbia simmetria, il fatto che alla superficie del cervello, i ramuscoli tracheali, per distinte frequentissime anastomosi sono in mutua comunicazione, é sufficiente a far porre da parte anche questa interpretazione dei

Fig. 3 Distribuzione dei ramuscoli tracheali nella cortica dei gangli sopraesofagei di *Pimelia*.

moti di maneggio (fig. 3). Perché la recisione di un ramo tracheale, anche se laterale, possa infatti dar luogo agli effetti supposti, é d'uopo che le sue diramazioni conservino un'autonomia ed una mutua indipendenza che mantengano valore alla sua disposizione simmetrica, la quale altrimenti diviene un puro fatto morfologico senza grande significato fisiologico.

Vi é, infine, un'ultima possibilità degna di venire presa in considerazione: un coleottero leso che descriva un moto durevole di maneggio presenta il capo volto da quella banda da cui gira. Non potrebbe darsi che l'introduzione dell'ago nel capo avesse lesa la muscolatura del collo cosí da obliterarne la funzionalità da un lato e da sottoporre il capo all'unica azione dei muscoli dal lato opposto che lo costringano in quella posizione? E non po-

trebbe indi essere che—locomovendosi un organismo, ad un dipresso secondo le idee del Loeb, in un campo di forze stimolatrici nella direzione del piano sagittale del capo (del piano mediano, cioè, fra le superfici fotosensibili recettive) tale deviazione puramente meccanica del capo fosse sufficiente a determinare il moto di maneggio? Ma tale abnorme disposizione del capo può venire provocata ad arte mercé la resezione della muscolatura del collo dall'un dei lati, previa asportazione di un tratto di chitina dal corsaletto. Orbene, un animale così operato ed in cui il capo presenta una costante piegatura da un lato senza che i gangli cefalici siano stati tocchi—si muove sicuramente e coordinatamente secondo una traiettoria contenuta nel piano sagittale, non del capo, ma del rimanente corpo. Risultato che non solamente esclude che ad un tale obliquamento del piano interoculare sia dovuto il moto in circolo, ma che é tale da infirmare forse lo stesso concetto del Loeb, nella sua applicazione almeno a questo organismo. Altre lesioni inferte ad altre regioni della muscolatura degli arti e praticate lungo le pareti laterali del torace, allo scopo di disturbare la motilità degli arti da un lato non hanno avuto altro effetto che una parziale soppressione dell'attività motoria degli arti interessati, la quale non ha mai condotto a moti in circolo, ma all'assunzione di atteggiamenti anormali, per la soppressione dei fattori meccanici dell'equilibrio.

E' lecito concludere, da quanto precede, che il maneggio non é vincolato ad una alterazione statica della simmetria muscolare, cioè alla inattività di determinati gruppi di muscoli. Dipende esso forse, in prima analisi, da una alterazione dinamica di essa simmetria—da una alterazione, cioè, della funzionalità simmetrica degli arti?

3. LA LOCOMOZIONE NORMALE DEI COLEOTTERI

Per poterne giudicare, é necessario ricordare come avvenga, nei coleotteri delle nostre esperienze, la locomozione normale. La deambulazione delle immagini degli insetti, vincolata alla presenza in essi di sei arti contemporaneamente attivi, si attua in uno specialissimo modo, che, nelle sue linee generali ed in modo sufficientemente preciso, era noto già al Weiss e che indi é

stato accuratamente studiato da Paul Bert, dal Graber, dal Plateau, dal Dahl. Tale deambulazione implica un complicato meccanismo di regolazione dei moti, meccanismo accuratamente studiato, nei suoi particolari statici e cinematici, da Jean Demoor. Secondo la precisa ed espressiva designazione del Graber, l'insetto in cammino si può considerare come un doppio treppiedi ambulante e gli arti in moto possono venire raggruppati in due terne, ciascuna costituita dall'anteriore e dal posteriore degli arti di un antimero e dall'arto medio dell'antimero opposto, terne le quali si alternano nelle fasi di moto e di apparente riposo. Mentre una terna d'arti, quella ad esempio, rappresentata dal primo sinistro, dal secondo destro e dal terzo sinistro, é sollevata da terra e sta descrivendo un'arcata per prender terra poco piú avanti, la seconda terna, rappresentata dal primo e dal terzo destro e dal secondo sinistro posa a terra e costituisce supporto al corpo dell'animale durante il "passo." Essa a sua volta si porrà in moto e descriverà un'altra arcata all'avanti, quando la prima si sarà posata a terra. L'arcata viene descritta separatamente da ciascuno degli arti che costituiscono la terna ed il cui moto é contemporaneo o quasi. In linea generale non si dà però contemporaneo moto degli arti appartenenti alle *due* terne. Al loro turno, gli arti simmetrici compiono regolarmente escursioni di uguale ampiezza, cosicchè, uguagliandosi gli effetti di trazione e di propulsione da entrambi i lati dell'animale in moto, viene determinata la marcia rettilinea.

Designerò come "coordinazione normale" dei moti locomotorii questo ritmico alternarsi di condizioni di attività e di quiete fra i sei arti avendo soprattutto riguardo al criterio cronologico, cioè al tempestivo e reiterato intervento di ogni arto nella locomozione e non tenendo conto delle particolari modalità di impiego di ogni arto, modalità connesse alla loro morfologia. La coordinazione dei moti non interessa quindi la velocità dei moti medesimi, né può influire sulla forma della traiettoria descritta dall'animale o sulla velocità del moto lung'h'essa.

Il discorrere del particolare impiego di ciascun arto nella locomozione, come di fenomeno intimamente legato alla morfologia dell'arto stesso—mentre le osservazioni precedenti valgono ad un

dipresso per la locomozione degli insetti in genere—ci conduce a limitare la nostra esposizione ai soli coleotteri, riferendoci a quanto direttamente abbiamo potuto osservare sugli esemplari avuti in esame.

Fig. 4 Schema di un arto di insetto (modificato dal Dahl).

Un arto di coleottero adulto é un insieme di parecchie leve (fig. 4) le une vincolate alle altre in modo ben determinato, cosí da limitarne le possibilitá di spostamento nello spazio. In modo approssimativo e schematico possiamo riferire questi movimenti a due piani perpendicolari (fig. 5) nei quali tipicamente hanno luogo i movimenti delle due leve principali dell'arto: il femore e la tibia. Porremo l'un piano orizzontale e tangente alla superficie sternale del segmento nel suo punto mediano, l'altro, normale al

primo, orientato verticalmente ed individuato dal suddetto punto sternale e dall'asse della tibia. Nel primo piano si compiono i moti del femore, nel secondo quelli della tibia; generalmente, gli spostamenti di questa sono compresi entro un angolo massimo, determinato in valore dalla morfologia dell'articolazione tibiofemorale.

In realtà le cose non istanno così semplicemente: il piano dei femori non é orizzontale che in particolari casi ed in genere é inclinato così da riuscire (mediante opportuni trasporti paralleli) tangente, non alla linea mediana degli sterniti, ma ad un punto della superficie del corpo piú o meno presso le pleure. Il piano tibiale non mantiene nello spazio un'orientazione costantemente

Fig. 5 Piani di riferimento dei moti dei segmenti degli arti medi nella deambulazione (vedi testo).

verticale, bensí spesso ruota leggermente e ritmicamente intorno ad un immaginario asse orizzontale, contenuto nello stesso piano. Infine la serie di leve ch'è rappresentata dalla linea dei tarsi ha spesso una meccanica propria e variabile da specie a specie. Ma, attenendoci a quello schema generale, caratterizzeremo l'impiego delle tre paia d'arti, constatando che i moti delle leve del primo paio avvengono tipicamente in un piano *B* e solo secondariamente in un piano *A* (fig. 5). Occorrerà assegnare un verso al moto con cui sono descritti gli angoli tibiali nel piano *B*; e chiameremo però positivo il verso del moto descritto per adduzione della tibia sul femore e negativo quello descritto per abduzione del primo segmento sul secondo. Nella locomozione, il moto dei primi arti é tipicamente efficiente per essere descritto nel piano *B* con verso

positivo; il moto degli arti medii é invece caratterizzato dal prevalere di spostamenti nel piano *A* e dalla subordinata importanza (almeno nella marcia rettilinea) degli spostamenti tibiali nel piano *B*. Il moto degli arti posteriori si avvicina a quello degli arti anteriori: sono cioè particolarmente efficienti in esso gli spostamenti nel piano *B*, ma descritti con verso negativo.

Supposto, per comodità, che tutto il sistema di leve dell'arto sia contenuto in un unico piano, nel piano *B*, ad esempio, é facile constatare come, per le singole paia di arti, questi piani non siano ugualmente inclinati sul piano sagittale; ad un dipresso ortogonale gli é quello dei medii, mentre quello dei primi gli é obliquo e diretto all'avanti; parimenti obliquo, ma diretto all'indietro é quello dei terzi arti. Riferendoci ad un asse orientato, rappresentato dall'asse sagittale dell'animale, diretto dall'addome al capo, l'angolo compreso fra di esso e la traccia del piano *B* nel primo paio di arti é minore di un retto, é prossimo ad un retto per il piano mediano, é molto maggiore di un retto ed in taluni casi prossimo ad un piatto per il terzo paio.

Possiamo ora in altre parole esprimere la diversa funzione di ogni arto nella locomozione; gli arti medii hanno un'azione eminentemente propulsiva, sospingono cioè il corpo all'avanti, descrivendo una doppia serie di arcate: arcate sollevate ed all'avanti per "compiere il passo" e prendere indi terra—arcate in posizione di appoggio al terreno e dirette all'indietro, per sospingere il corpo. I terzi arti pure compiono un'azione schiettamente propulsiva¹⁰ contraendo la tibia sul femore dapprima perché i tarsi e l'estremo tibiale prendano terra all'avanti ed estendendo indi la tibia sul femore, così da impellere il corpo verso l'innanzi. Vi é dunque fra gli arti del secondo e del terzo paio una parziale somiglianza d'impiego, ottenuta con diversi mezzi, poiché in quelli il principale lavoro é sostenuto dall'articolazione coxo-femorale ed in questi dalla femorotibiale. Una funzione ben caratteristica spetta agli arti del primo paio; essi, alquanto rivolti verso l'avanti, hanno un'azione prevalentemente attrattiva sul corpo, si stendono, di afferrano al substrato con i tarsi, indi con-

¹⁰ Poiché i secondi in condizioni che non siano quelle della marcia rettilinea entrano pure in gioco con azioni attrattive nel piano *B*.

traggono la tibia sul femore e avvicinano il corpo al punto di aggrappamento dell'ultimo articolo tarsale. A questo moto che avviene nel piano *B* con verso positivo e che caratterizza l'impiego degli arti del primo paio si accompagna generalmente un moto ad arcata, operato nel piano *A*, il quale però non propelle il corpo, ma modifica il valore del moto di pura trazione esercitato dalla contrazione tibiofemorale suddescritta. I primi arti godono, rispetto ai successivi, di un certo grado di libertà e di movimenti, che fa veramente di essi—come già da tempo si è detto—i timoni dell'animale. Potendosi essi aggrappare nell'atto della loro estensione, in posizioni alquanto laterali, possono causare oscillazioni e deviazioni della deambulazione dalla linea retta. Gioverà notare però che anche per gli stessi coleotteri, l'impiego dei primi arti può mostrarsi nel dettaglio, abbastanza vario, così come varia la loro morfologia, dalla snellezza e dalla elegante sagomatura degli arti dei carabici alla tozzezza della tibie appiattite e dentate dei *Copris*, dei *Gymnopleurus*, degli scarabei in genere, in cui la linea dei tarsi si riduce e può anche mancare completamente come negli *Ateuchus*, l'insetto servendosi allora per la locomozione delle estremità distali dei femori.

Se queste sono le linee generali della locomozione dei coleotteri, è d'uopo convenire che la meccanica ne è assai plastica e che l'animale, di fronte ad amputazioni gravi dei tarsi ed anche di parte delle tibie od a svariati disturbi meccanici della morfologia dell'arto, reagisce con fenomeni che potrebbero essere detti di autoregolazione, mercé i quali viene consentita la prosecuzione della marcia. Noi non abbiamo tracciato quindi—per quanto in modo molto sommario—che lo schema della locomozione di un coleottero morfologicamente integro in condizioni normali di funzionalità, procedente in linea retta. Intervengono fatti nuovi, allorché il coleottero in marcia cambia di rotta. Il che agevolmente si può ottenere premendo leggermente con una cannuccia ed anche sfiorando leggermente con un pennello uno dei tarsi, in ispecie delle due prime paia di arti; allo stimolo l'animale risponde deviando dal lato opposto da quello stimolato, allontanandosi cioè dallo stimolo. L'arto stimolato si è vivamente represso (come accade sempre, anche allorché l'insetto sia in quiete

od impossibilitato per particolari condizioni fisiologiche, alla locomozione) posandosi indi a terra in un punto diverso da quello che avrebbe occupato nello stabilirsi normale della terna di riposo. Passando da questa nuova posizione alla terna di moto, poiché il punto d'appoggio dell'arto al terreno é più presso al piano sagittale di quello che sarebbe stato il normale, l'impulsione fornita dalla distensione dell'arto stimolato é più intensa di quella fornita in una terna precedente dall'arto simmetrico, oltrecché diversamente applicata. L'equilibrio degli sforzi propulsivi dai due lati del corpo viene turbato ed il piano sagittale ruota così da indirizzare la marcia verso quel lato da cui la somma di detti sforzi é rimasta inalterata e quindi minore, cioè dalla parte non stimolata.

Ma l'insetto può girare anche "volontariamente" su sé stesso, cioè in seguito all'azione di stimoli non direttamente applicati dall'osservatore. La rotazione può avvenire da fermo ed essere operata da una serie di piccoli spostamenti eseguiti principalmente dagli arti del primo paio cui secondano i successivi con piccoli moti di aggiustamento; tali spostamenti consistono, nel caso che l'animale volga, ad esempio, a destra, nell'esagerarsi dell'attività delle leve femorotibiali, le quali compiono dal lato destro e lateralmente, moti di aggrappamento e di adduzione, dal lato sinistro e pure lateralmente, moti di abduzione, così che il corpo, per l'azione combinata di queste attività antagoniste viene ruotato verso destra, finché l'animale non riprenda la deambulazione rettilinea. La nuova rotta, fenomeno caratteristico di questo tipo di rotazione, forma un angolo ben deciso con la vecchia direzione (fig. 6 e 7). Avviene talora, invece, che la curva abbia più grande raggio e che non si palesi fra le due direzioni un brusco mutamento (fig. 8). Ma lo studio del meccanismo di questo secondo tipo di svolta richiede che ci rifacciamo ai procedimenti di iscrizione grafica degli atti ambulatori dei coleotteri. Noteremo però ancora che la coordinazione dei moti durante la locomozione non tralascia mai di dimostrarsi nella marcia normale; il meccanismo testé descritto, e che impegna pochi arti dell'insetto, prevalentemente due arti simmetrici, potrebbe sembrare una contraddizione. Ma le svolte ad angolo

retto si producono solamente allorché l'animale abbia sospesa la locomozione progressiva e sia quindi in quiete. Non é però il caso di parlare di coordinazione, poiché ogni arto—salvo le de-

Fig. 6 Reogramma di *Blaps* con svolte ad angolo (rid. 1/2).

bite eccezioni—può venire usato indipendentemente dagli altri (nei moti di pulizia, ad esempio) in tutti quei movimenti che non siano di locomozione.

Fig. 7 Reogramma di *Blaps* con svolta ad angolo meno acuto che nella fig. 6 (rid. 2/3).

Fig. 8 Reogramma di *Cetonia floricola* con svolta dolce (rid. 2/3).

4. L'INSCRIZIONE GRAFICA DEI FATTI LOCOMOTORII

Onde poter praticamente applicare il criterio di fare dell'arto uno strumento di segnalazione, che con la sua attività normale od alterata designi l'andamento dei fenomeni che si svolgono nell'intimità dell'apparato neuromuscolare interessato, occorre trovar modo di registrare continuativamente i fatti della marcia dell'insetto. L'inchiostratura diretta degli arti non sortì buon effetto e per l'untuosità caratteristica della cuticola dei coleotteri che impedisce un regolare deflusso della vena d'inchiostro sul sottostante foglio di registrazione, e per l'inomogeneità del tratto e per la troppo breve durata. Demoor afferma di aver usato un simile procedimento, ma non dà particolari di tecnica. È preferibile trasportare dal tamburo di Marey sul tavolo registratore il procedimento tanto usato in fisiologia, di inscrivere i moti su di un foglio di carta affumicata. Di questo procedimento già aveva usato il Dubois, il quale pubblicava nelle sue "Lezioni di fisiologia generale" alcuni clichés di grafici consimili, da lui però eseguiti occasionalmente e non istruiti sistematicamente ed in dettaglio. I coleotteri in particolare si prestano bene a simili iscrizioni. La scarsa reattività delle nostre specie a stimoli fotici faceva sì che esse non rimanessero gran che turbate dalla presenza di una superficie nera sotto il loro corpo.

Molteplici sono i vantaggi offerti da siffatti reogrammi. Riconosciute le relazioni fra le tracce ed i moti corrispondenti degli arti che le hanno descritte, l'osservatore può studiare, con tutto suo comodo a tavolino, una serie di manifestazioni che mal si lasciano cogliere a volo nell'affaccendato susseguirsi degli arti nella locomozione ed i dati ricavati dalle due forme di esperienza mutuamente si possono integrare. Un reogramma permette confronti precisi tra due fasi successive di una medesima locomozione e consente l'effettuazione di misurazioni, l'introduzione, cioè, di un criterio quantitativo nell'indagine dei fenomeni.

La comparazione di reogrammi ottenuti da diverse specie, permette l'immediato riconoscimento di una caratteristica, almeno specifica, della locomozione; ogni specie fornisce un suo tipo di reogramma, dotato di certa costanza. La successione di tracce brevi e distanziate di una *Blaps* (fig. 9, 10), in cui i graffiti

9

10

Fig. 9 Reogrammi di deambulazione rettilinea di *Blaps* (rid. 2/3).

Fig. 10 Schema della disposizione delle tracce deambulatorie per l'interpretazione dei reogrammi di *Blaps*. Le tracce esterne ed oblique all'indietro sono degli arti medi. Le interne doppie a semiluna, degli arti posteriori.

dovuti alle estremità dei tre arti si trovano ravvicinati in gruppetti ben distinti, mentre rivela la leggerezza e la sveltezza della marcia dell'animale, nettamente la distingue, ad esempio, dalle tracce pesanti, spesseggianti, continuative di un *Osmoderma* (fig. 11), le quali sembrano già rivelare la tozzezza dell'animale e la lentezza impacciata dei suoi moti.

Né, per quanto superficialmente si rassomiglino, si potranno confondere le tracce di un *Carabus* (fig. 12-13-14) con quelle di una *Aromia* (fig. 15). Le strisciature falcate del primo, dovute al rapido moto delle leve scriventi, sono ben diverse dalle tracce bene impresse dell'*Aromia*, le quali talora permettono di distinguere il numero degli articoli tarsali appoggiati a terra e che denotano un posamento lento, preciso, durevole, degli arti sul terreno. Né sarebbe difficile continuare per altri tipi in interpretazioni del medesimo genere. Già dunque di primo acchito il reogramma dice qualcosa, circa la locomozione e la motilità in genere del coleottero (fig. 16-17-18-19).

Anche più dice un suo esame dettagliato. Ben evidente è il trascinamento dell'estremo dell'addome lungo una linea sinuosa, trascinamento già notato con precisione dal Demoor e di cui l'Uexküll ha indicate le ragioni meccaniche. Riprendiamo sui reogrammi lo studio dei mutamenti di rotta ad incurvamento dolce che abbiamo distinti dalle svolte da fermo e riferiamoci ad un simile grafico descritto da una *Blaps mortisaga* normale; i gruppi di tracce nella deambulazione normale, lasciati da tutti gli arti da una banda, sono disposti alternatamente dalle due parti del piano mediano, cosicché ognuno di essi gruppi corrisponde all'intervallo fra due gruppi attigui, segnati dagli arti dell'antimero opposto. Le due fascie di tracce, destra e sinistra, lasciano fra di loro una zona vuota di segni, e sinuosamente ed interrottamente rigata dalle tracce dell'addome che a tratti viene a strisciare sul terreno; zona la quale corrisponde alla proiezione sul piano della zona di spazio occupata dal corpo dell'animale. Il margine esterno delle fascie laterali è segnato dalla successione dei colpi di unghia degli estremi tarsali dei medii arti, punti facilmente reperibili. Misurando le distanze che li separano per i due lati del tratto di marcia che presenta curvatura, si ottengono, in decimi di millimetro, i dati che seguono:

Arti destri

150

115

158

180

Arti sinistri

170

190

160

11

12

Fig. 11 Reogramma di *Osmoderma heremita* (rid. 2/3).
Fig. 12 Reogramma di *Carabus morbillosus* (rid. 2/3).

Fig. 13 Schema della disposizione delle tracce nei reogrammi di *Carabus*. Le tracce marginali trasverse sono degli arti medi, quelle falcate dei posteriori. Le tracce interposte alle falcate sono dei primi arti.

Allorché si tenga presente che la distanza fra due punti omotopi dei gruppi di tracce corrisponde all'ampiezza del colpo d'arco che l'arto relativo ha data al proprio moto propulsivo—e si può quindi ritenere proporzionale all'intensità stessa dell'impulso che l'arto ha trasmesso al corpo nell'atto locomotorio—appare evidente come l'animale, per isvoltare a destra abbia raccorciate le ampiezze dei colpi d'arco dal lato destro, abbia cioè diminuita l'intensità degli impulsi motorii degli arti impressi al corpo da

14

15

16

Fig. 14 Reogramma di *Carabus morbillosus*, di tipo diverso dalla fig. 12 (rid. 2/3).

Fig. 15 Reogramma di *Aromia moschata* (rid. 2/3).

Fig. 16 Reogramma di *Pimelia undulata* (rid. 2/3).

quella banda, mentre ha esagerate le ampiezze dei moti e le intensità degli impulsi dal lato sinistro. L'intervallo normale, infatti, tra due posizioni omotope nella serie locomotoria, rilevabile da altri tracciati di *Blaps*, è di quindici millimetri.

L'analisi che compiremo in seguito con i medesimi mezzi sui tracciati dei movimenti di maneggio ci dimostrerà una certa

17

18

Fig. 17 Schema della disposizione delle tracce degli arti nella deambulazione di *Lamia*.

Fig. 18 Reogramma di *Oryctes griphus* (rid. 2/3).

somiglianza qualitativa fra di essi ed i fenomeni di svolta "volontaria," somiglianza sulla quale ritorneremo.

L'esame diretto dei fenomeni della deambulazione può chiarire qualche dettaglio dei tracciati reografici. Così, nella *Blaps mortisaga* normale tutti e tre gli arti poggiano sul terreno con la spina della estremità distale della tibia e con le unghie dell'ultimo

anello tarseo. Talora anche, per un meno pronunciato incurvamento della linea dei tarsi, il substrato è sfiorato anche dalle apofisi dei rimanenti articoli tarsali, col che viene inscritta sulla carta affumicata la serie di piccoli tratti che qualche volta si scorgono dietro il graffio delle unghie. Graffio che nei primi arti ha spesso una caratteristica forma lunata. Infatti l'azione degli arti del primo paio si può scindere in tre momenti successivi:

1. I tarsi unghiati, aggrappandosi al substrato, esercitano una trazione dovuta alla tibia che viene addotta verso il femore;
2. la tibia avvicinatasi maggiormente al corpo fa forza sulla sua spina distale puntellandosi molto obliquamente all'indietro:

Fig. 19 Reogramma di *Oryztes griffiths*. Le tracce dei terzi arti sono più strisciate che nella fig. 18 (rid. 2/3).

3. frattanto la linea dei tarsi, facendo perno su detta spina, descrive un piccolo angolo all'indietro tracciando sul terreno le arcature dell'unghia ed i trattini delle apofisi tarsee, che si rilevano nel reogramma.

La meccanica dei secondi e terzi arti nella *Blaps* si conforma ad un dipresso alle regole generali che abbiamo date più su. Nè molto se ne discosta la locomozione della *Pimelia undulata*, in cui i moti dei primi arti nel piano B sono meno evidenti che il consueto ed in cui tali arti descrivono con la linea tibiotarsale brevi arcate quasi rettilinee ed orientate parallelamente all'asse sagittale dell'animale. Nella *Pimelia* è invece spiccata la caratteristica meccanica di propulsione all'indietro secondo lo schema descritto, degli arti dell'ultimo paio.

È caratteristica delle specie, buone e rapidi camminatrici,—carabi e blapsidi, ad esempio,—una molto precisa coordinazione dei moti ambulatori, la quale spessosiesprime nel raggruppamento e nel distanziamento delle tracce locomotorie sui reogrammi. Con minor precisione essa si effettua nelle specie che camminano malamente; in esse, come nelle *Cetonia* e negli *Osmoderma* la contemporaneità nel moto degli arti di una terna è rotta da un regolare ritardo di fase degli arti posteriori, i quali iniziano il loro moto allorché i primi sono già presso al termine della loro escursione. In tutte le specie che ho cimentate, vi é, del resto, assai più assieme; sussistono, cioè, connessioni funzionali assai più rigide fra gli arti delle prime due paia che fra questi ed i terzi, i quali, nei riflessi complessivi dell'organismo, godono di una certa autonomia.

Accennato appena all'esistenza di una deambulazione "sollevata" non ci dilungheremo oltre sulle modalità della locomozione in tutte le specie che ci hanno servito nelle nostre ricerche, poiché nell'espore, ci fonderemo soprattutto sui dati che ci hanno fornito le *Blaps*, i *Carcus* e le *Pimelia*.

5. LE ALTERAZIONI DELLA DEAMBULAZIONE NORMALE NEL MANEGGIO

Lasciando per ora da parte il problema delle cause intrinseche del movimento di maneggio nei coleotteri—in qual misura debba cioè esso moto venir riportato all'alterazione di un'attività del sistema nervoso centrale—non occupiamoci che della questione del determinismo suo immediato. Con quali modificazioni dell'attività locomotoria normale viene effettuato un continuativo giro in circolo?

Scindiamo senz'altro il procedimento di risoluzione del problema in due parti. Esamineremo dapprima lo spostamento delle relazioni dinamiche fra l'attività dei singoli arti, rispetto alla traslazione complessiva del corpo, esamineremo cioè, la proiezione di detti moti sul piano di deambulazione, servendoci dei reogrammi. In un secondo tempo passeremo dal piano nello spazio esaminando—per così dire—la morfologia del movimento—,

20

21

Fig. 20 Maneggio di *Osmoderma heremita* (grandezza naturale).
Fig. 21 Maneggio di *Osmoderma heremita* (grandezza naturale).

esaminando cioè come si scomponga l'attività globale di ogni arto in quella delle singole leve che lo compongono.

Un primo evidente segno di una dissimmetria locomotoria nel movimento di maneggio si rileva nei relativi reogrammi, dall'essere il tracciato relativo nettamente distinguibile in due metà, l'una concentrica all'altra, talora visibilissimamente separate dallo striscio lasciato sulla carta affumicata dall'estremità posteriore dell'addome (fig. 20-21-22). Ciascuna di queste due zone concentriche, descritte rispettivamente dagli arti di ogni antmero, ha un suo proprio carattere; qualunque sia il senso in cui il giro è descritto la fascia esterna del reogramma corrisponde agli arti dalla banda lesa, l'interna a quelli della banda sana. Ora, la zona esterna ha sempre una larghezza maggiore dell'interna, particolare che gioverà ritenere poiché ne troveremo altrove la spiegazione. Tale differenza può agevolmente venire tradotta in cifre.

Reogramma fig. 22

LARGHEZZE MINIME IN MILL.				LARGHEZZE MASSIME IN MILL.		
	Largh. totale	Larghezza fascia int.	Larghezza fascia est.	Larghezza totale.	Larghezza fascia int.	Larghezza fascia est.
a	22	7,0	15,0	a' 25	8,5	16,5
b	21	6,5	14,5	b' 22	8,0	14,0
		7,5				
c	23	7,5	15,5	c' 23	9,0	14,0

Riferendo tali cifre alla larghezza totale della fascia, assunta come unità, si ottengono i seguenti rapporti, che dimostrano la relativa estensione della fascia interna.

$$a = 1/3,14$$

$$b = 1/3,25$$

$$c = 1/3,06$$

$$a' = 1/2,04$$

$$b' = 1/2,75$$

$$c' = 1/2,55$$

Cioé, nel citato reogramma, la fascia interna ha approssimativamente l'estensione di un terzo della fascia totale; supera tale valore nei punti di strozzamento del reogramma, gli é inferiore in quelli di allargamento.

22

23

Fig. 22 Maneggio di *Cetonia aurata* (grand. natur.).
Fig. 23 Maneggio di *Blaps mortisaga* (grandezza natur.).

Reogramma fig. 23

PUNTI	LARGHEZZA TOTALE	FASCIA INTERNA	FASCIA ESTERNA
a	28	10,5	17,5
b	27	10,5	16,5
c	26	9,5	16,5
d	25	8,0	17,0
e	25	8,5	16,5

Donde, calcolando come dianzi i rapporti della larghezza della fascia interna alla larghezza totale:

$$a = 1/2,66; b = 1/2,57; c = 1/2,73; d = 1/2,12; e = 1/2,94$$

Anche qui, quindi, l'ampiezza della zona interna si approssima ad un terzo dell'ampiezza totale. Altri reogrammi di *Blaps* (fig. 23) mostrano ad un dipresso le medesime relazioni. Un valore pure prossimo ad un terzo della larghezza totale della fascia assume la larghezza della zona interna del reogramma di un carabo. (fig. 24)

Fig. 24 Maneggio di *Blaps mortisaga*, con amputazione delle tibie sinistre (grand. natur.).

laddove, almeno essa é misurabile. Tale larghezza della fascia ha il suo significato; infatti i margini che la determinano segnano i punti in cui i tarsi, o comunque, la parti distali degli arti si sono posati a terra, per sospingere od attirare il corpo. Nella marcia normale, eguagliandosi l'ampiezza delle due fasce dai due lati, le impulsióni trasmesse attraverso due bracci di leva di uguale lunghezza, cioè attraverso agli arti in normale estensione, parimenti si uguagliano. Una diminuzione della lunghezza di un braccio di leva da un lato, dato che l'intensità degli sforzi motorii si mantenga simmetrica, dovrà tradursi in una diminuzione di impulso ivi, l'organismo dovrà volgersi da quella banda. Vedremo quanto vi sia di attendibile in questa interpretazione suggerita dalla minore ampiezza della fascia interna del reogramma. Inoltre tale fascia interna si distingue talora dall'esterna anche per il carattere dei tratti che la costituiscono. Mentre la fascia esterna presenta una successione di gruppi di tracce ben distanziati, non dissimile da quella che si osserva nei reogrammi della deambulazione normale, l'interna si mostra costituita da tracce continue, da ghirigori allungati e continuantisi, quasi che le arcate descritte dagli arti corrispondenti, anziché elevarsi ritmicamente dal suolo, per ritornarvi in punti decisi, si fossero schiacciate, appesantite e l'arto talora si trascinasse sul terreno. Tale sintomo di abbassamento dell'attività locomotoria degli arti é specialmente manifesto nei posteriori. La misurazione delle distanze fra i punti omotopi di gruppi successivi di tracce da altresí modo di poter misurare le differenze di attività fra gli arti dei due antimeri, una quantità proporzionale, cioè, allo squilibrio dinamico fra di essi. Un esame superficiale del reogramma (fig. 23) descritto da una *Blaps* in movimento di maneggio, mostra come la curvatura del moto non sia costante, ma come la traiettoria sia approssimativamente una ellissi. La curvatura ne é minima (cioé il moto é piú rettilineo) nelle vicinanze della piccola freccia, massimo nella regione che ne dista di un arco di circa 90° gradi, il che é bene osservabile nella zona interna descritta dagli arti sinistri. Passando dal tratto piú curvo al meno curvo, ecco, in decimi di millimetro, le distanze fra i colpi d'unghia degli arti medii:

<i>Arti sinistri</i>	<i>Arti destri</i>
30	
	170
50	
	170
50	
	180
60	
	180
70	
	190

Fig. 25 Schema per la interpretazione delle tracce periferiche del reogramma fig. 24 (grigio = primi arti—bianco = secondi arti —nero = terzi arti).

Da esse risulta non solamente l'altissima differenza di attività fra gli arti dei due antimeri, ma anche che, essendo le due curve su di esse costruibili diversamente inclinate sull'asse dei tempi tale differenza é minima per il tratto iniziale, meno curvo, del reogramma ed é massima per il tratto che nel reogramma si presenta come piú curvo. E poiché la curva dei destri é molto meno inclinata di quella dei sinistri, ne segue che l'essersi fatto piú stretto il maneggio é effetto di una ulteriore diminuzione di attività dei sinistri, piú che di un aumento di attività dei destri, *allorché beninteso, si considerino le componenti delle prestazioni locomotorie degli arti nel piano di deambulazione e non nello spazio.*

Il reogramma (fig. 24) si presta abbastanza bene alla misura per essere stato descritto da una *Blaps*, cui, per altri fini, erano stati recisi i tarsi degli arti sinistri, il che ha contribuito ad aumentare la schematicità e la nettezza delle tracce. Il maneggio é destrorso; le tracce della fascia interna sono facilmente interpretabili grazie allo schema di cui alla fig. 10 (deambulazione normale). Le tracce periferiche alterate si scindono come mostra lo schizzo a fig. 25.

Riferiamoci quindi alle tracce dei primi arti, facilmente individuabili e misuriamo le distanze da gruppo a gruppo dalle due parti in decimi di millimetro.

<i>Arti sinistri</i>	<i>Arti destri</i>
110	90
100	90
120	90
120	90
120	90
100	90
105	80
100	70
105	80
110	85
125	90
120	95
115	100
130	95
120	

Sussiste fra le arcate dei singoli arti la costante differenza che già altrove abbiamo notata. Analogo computo possiamo compiere sulle arcate dei secondi arti.

<i>Arti sinistri</i>	<i>Arti destri</i>
110	90
105	70
120	70

<i>Arti sinistri</i>	<i>Arti destri</i>
125	
	70
120	
	85
125	
	70
105	
	80
100	
	55
95	
	50
115	
	?
110	
	55
120	
	65
130	
	?
122	
	70
120	
	70
120	

Ripetiamo infine la misura per le tracce dei terzi arti

<i>Arti sinistri</i>	<i>Arti destri</i>
100	
	80
110	
	80
115	
	100
115	
	80
105	
	85
95	
	75
85	
	60
105	
	80
95	
	80

<i>Arti sinistri</i>	<i>Arti destri</i>
110	80
120	80
120	90
125	90
115	80
115	70
125	90

Gioverá notare che l'ampiezza delle arcate destre e sinistre é anche attenuata dal fatto dell'amputazione delle tibie sinistre, le quali, cosí mozze, diminuiscono la lunghezza della leva arto e quindi l'ampiezza della arcate sinistre. A tale causa sono probabilmente dovuti taluni lievi scarti rilevabili nella tabella. Le cifre relative all'attività degli arti destri sono però costantemente inferiori a quelle misurate per i sinistri. Su tali dati é costruito il diagramma fig. 26.

Ad una prima ispezione le curve del diagramma rivelano nelle frequenti irregolarità di ciascuna la presenza di qualche fattore secondario disturbatore del loro regolare andamento, che crediamo in parte almeno poter riferire alla inevitabile imprecisione di una misurazione su di un tracciato eseguito da arti inegualmente mozzi, indi al numero non sufficiente di misurazioni, indi a condizioni interne della locomozione, di apprezzamento non immediato. Comunque, appare netta la distinzione fra il gruppo superiore, che traduce l'attività degli arti sinistri e l'inferiore, relativo ai destri. Il gruppo superiore mostra indi un certo parallelismo nell'andamento delle sue tre curve (e segnatamente nella seconda metà del diagramma) che é buon segno della normalità di funzionamento degli arti relativi. Vi sono in esso oscillazioni d'assieme, cui le tre curve contemporaneamente obbediscono e che provano, al più, una obbedienza complessiva degli arti dell'antimero alle condizioni che hanno determinate quelle oscillazioni. Verosimilmente, se il reogramma fosse stato descritto da un animale

dotato di arti illesi, dalla banda sinistra esso gruppo di curve si sarebbe spostato anche più in alto, segnando più nettamente la sua distinzione dall'inferiore. Il gruppo inferiore di curve, relativo agli arti destri, è meno unito nelle sue oscillazioni, come

26

27

Fig. 26 Diagramma dell'attività degli arti nella *Blaps di cul* alla fig. 24. Vedi testo. (dall'alto in basso: 2° sinistro, 1° sinistro, 3° sinistro = 1° destro, 2° destro, 3° destro.)

Fig. 27 Diagramma delle medie per i due fasci del precedente (Cfr. testo).

risulta dal diagramma fig. 27, nel quale sono prese per ordinate le medie fra le ordinate di punti di uguale ascissa nel primo diagramma, per ciascuno dei due fasci di curve. Consideriamo, per chiarircene l'andamento, le relazioni fra le singole coppie di

curve nei due fasci, dovute al medesimo paio di arto. Appare manifesto un parallelismo fra le curve relative all'attività dei terzi arti, curve che mantengono ad un dipresso lo stesso andamento, maggiormente scostandosi verso la fine del diagramma. Ciò significa che la differenza di attività fra i terzi arti si mantiene ad un dipresso costante, accentuandosi un poco nei punti di minima curvatura del reogramma. Non é dai terzi arti, quindi, come insegna anche l'osservazione immediata, che principalmente dipende il meccanismo del maneggio. Una constatazione analoga suggeriscono le curve relative all'attività dei primi arti, le quali mantengono un andamento grossolanamente parallelo e sprovvisto persino di quella divergenza terminale che abbiamo rilevata nelle curve per i terzi arti. Ma nella meccanica dei primi arti intervengono altri fenomeni non rilevabili da un reogramma (in quanto prevalentemente si svolgono nello spazio) e che loro assegnano una parte principale nei moti di maneggio. E' da notare, però, nel reogramma, l'avvicinamento delle tracce relative alla linea mediana del tracciato, nella quale talora esse penetrano.

Il più cospicuo grado di dissimmetria é porto dalle curve relative agli arti del secondo paio, le quali, con la loro reciprocità di andamento, ricordano diagrammi precedentemente costruiti—e precisamente su dati di arti mediani. Conviene riconoscere che, per quanto riguarda l'entità degli impulsi propulsivi *in un piano parallelo a quello di marcia*, la parte principale del moto di maneggio, *in quanto squilibrio dinamico*, viene assunta dagli arti mediani. Fatto che si può osservare evidentemente trascritto nel diagramma fig. 28, nel quale sono riavvicinate le curve del secondo arto sinistro e la curva delle medie degli arti sinistri, esprimente cioè la globale attività dell'antimero sinistro. Ora, tra le singole curve, le cui medie hanno servito alla costruzione del predetto diagramma (fig. 27) quella che più si accosta alla forma della curva di media, quella che, cioè, in certo senso, le conferisce il suo proprio carattere, é precisamente la curva dell'isolato secondo sinistro, come il nuovo diagramma appunto mostra. Dal primo diagramma si possono inoltre ricavare le differenze fra ordinate di punti corrispondenti appartenenti alle due curve

degli arti di una coppia simmetrica: dei due primi, del due secondi, dei due terzi arti. Tali differenze specificatamente e continuativamente indicano i valori della dissimmetria dinamica esistente

28

29

Fig. 28 Vedi testo. Fig. 29 Vedi testo.

fra gli arti della coppia e, prese complessivamente, il valore della dissimmetria dinamica esistente fra i due antimeri. Con tali differenze, ordinatamente calcolate per ogni coppia di arti, è stato costruito il diagramma fig. 29, dal quale evidentissima-

mente risulta il maggior valore che tale differenza assume per gli arti del secondo paio, rispetto a quelli del primo e dell'ultimo paio. La curva dei secondi arti abbraccia pressoché completamente le altre due.

Sarebbe ardito pretendere di voler ricavare altre conclusioni dalla analisi dei reogrammi. Un'ultima occhiata al secondo—diagramma di medie—mostra la netta distinzione delle curve relative ai due antimeri ed il loro divergere nei punti di maggiore curvature del reogramma. In questo la disposizione alternata dei gruppi di tracce ancora ben riconoscibile, prova che la coordinazione non é andata perduta, durante il maneggio. In altri reogrammi, questo particolare non é nettamente visibile, la fascia interna però presenta una sorta di festonatura, in cui gli apici ed altri punti di facile riferimento cadono fra i corrispondenti gruppi della fascia esterna.

Altri reogrammi, sui quali, più o meno agevolmente, si possono istituire computi analoghi, mostrano diversi tipi del moto di maneggio, sui quali ritorneremo dicendo delle particolari condizioni in cui, di volta in volta, si attua quella meccanica tipica del maneggio, che ora schematizziamo.

Con la convinzione che ulteriori misure di reogrammi netti e significativi più di quelli che noi possiamo considerare qui possano condurre ad interessanti constatazioni sulla dinamica comparativa degli arti nel maneggio, riassumeremo le conclusioni che si possono trarre dall'esame di quelli che abbiamo sott'occhio.

1. L'attività degli arti dei due antimeri si mostra dissimmetrica, per essere la fascia descritta dagli arti del lato sano più ristretta dell'opposta di circa un terzo dell'ampiezza totale.

2. E per essere ivi le tracce talora altrimenti disposte che nei reogrammi normali e nella fascia opposta.

3. Per essere talora la fascia interna costituita di tratti continuativi e non bene differenziati in gruppi.

4. Per essere soprattutto le arcate descritte dai singoli arti assai meno ampie dal lato integro che da quello leso.

5. Tutti segni—questi—di una minore attività degli arti dal lato sano, rispetto a quella degli arti dal lato leso.

6. Parte preponderante in questo disquilibrio dinamico della locomozione hanno gli arti medii.

7. V'è fra gli arti degli antimeri una certa dipendenza funzionale, per cui quella proporzionalità fra le attività di ciascuno si mantiene grossolanamente costante, oscillando l'inferiorità degli arti dal lato sano rispetto all'attività degli arti opposti da un terzo ad un mezzo di quest'ultima.

Gioverà soffermarci un istante sul punto segnato con il numero 5. Nel caso della *Blaps* abbiamo già visto come l'intervallo normale fra due gruppi di tracce locomotorie sia di 150 decimimetri in media. Poiché un moto in circolo è genericamente provocato da una differenza di attività, vediamo se nei nostri reogrammi esso sia dovuto ad una eccedenza sul normale dell'attività degli arti esterni oppure ad una deficienza degli interni. Scegliamo in ultimo un esempio nel reogramma fig. 30 descritto da un *Carabus* (veggasi anche fig. 31). La media distanza fra i gruppi di tracce in esso non supera i 27 o 28 millimetri dal lato leso, valore proprio alla deambulazione normale retta e non lenta degli individui congeneri sani. Un confronto fra i valori delle distanze in punti di diversa curvatura si può istituire sul medesimo reogramma, laddove il tracciato momentaneamente si allarga, assumendo curvatura molto minore. I seguenti dati sono misurati in esso lungo il margine esterno e relativamente alle tracce degli arti medii.

a.	mm. 25	h.	mm. 25
b.	mm. 23	i.	mm. 25
c.	mm. 23	l.	mm. 24
d.	mm. 24	m.	mm. 24
e.	mm. 24	n.	mm. 24
f.	mm. 25	o.	mm. 23
g.	mm. 27		

Il divario è pressoché insensibile. Nell'ultima parte del tracciato, laddove ne comincia la diminuzione di curvatura, è possibile una sommaria misurazione tra le insenature manifeste nella curva lasciata dal terzo arto sinistro, la cui sinuosità continuativa permette di seguirla per un tratto entro il reogramma stesso. Eccone i dati paragonati a quelli per il corrispondente arto destro.

31

Fig. 30 Maneggio di *Carabus morbillosus* a curvatura variabile.
Fig. 31 Maneggio di *Carabus morbillosus* a curvatura variabile.

30

<i>Arti destri</i>	<i>Arti sinistri</i>
210	110
225	130
230	150
230	150
235	175
220	170
220	175
	180

La curvatura della traiettoria va continuamente diminuendo dall'alto al basso della tabella. Il grafico fig. 32 traduce in curve

Fig.32 Vedi testo.

questi valori. Da esso risulta evidente la differenza di andamento delle due curve. Mentre quella degli arti destri non discende che leggermente verso sinistra, cioè verso il punto di maggiore curvatura della marcia, la curva degli arti sinistri nella seconda metà precipita rapidamente, dimostrando come la maggiore strettezza del giro sia dovuta più ad una diminuzione di attività nei sinistri, che ad una esaltazione di essa nei destri. Si noti, infine, come le curve si riferiscano ad una coppia di terzi arti che già nella *Blaps* abbiamo visto non avere la parte principale nello squilibrio dinamico del maneggio. Passiamo ora all'esame del moto degli arti nello spazio.

Descriverò la meccanica degli arti nel maneggio tipico, riferendomi specialmente alle *Blaps* che ne hanno fornito i migliori casi. Supporrò, per comodità, nelle considerazioni che seguono, che l'animale descriva un maneggio sinistrorso; parlando cioè di arti sinistri e destri, intenderò riferirmi rispettivamente agli arti dal lato illeso ed a quelli dal lato leso. Le differenze fra l'attività degli arti destri e quella dei sinistri risulta a prima vista dall'osservazione che, mentre nel descrivere le relative arcate, gli arti destri si raggiungono o quasi, nelle posizioni estreme, i sinistri rimangono costantemente lontani gli uni dagli altri. Gli arti destri, in forza delle più ampie traiettorie descritte linearmente, sembrano animati da maggiore velocità. In realtà, la coordinazione non viene gran che menomata; persistono, cioè, le relazioni fra i tempi di inizio dei moti per ciascuno degli arti, in valori uguali o proporzionali a quelli normali.

Inoltre gli arti sinistri sono tutti—e specialmente i primi—più flessi dei corrispondenti arti destri. Ossevando l'animale dall'alto si veggono così gli arti destri sporgere dal corpo di un tratto maggiore che i sinistri; infine il corpo presenta verso sinistra una inclinazione più o meno accentuata. Nell'arto medio si può talora osservare chiaramente la disposizione che causa tale abbassamento in pari tempo che tale flessione (fig. 33). Rispetto ai destri, i femori sinistri sono maggiormente flessi sulle coxae cioè più aderenti alle pareti del corpo; in pari tempo le tibie sono maggiormente flesse che nel normale, rispetto ai femori ossia si sono ad un tempo fatti più acuti i due angoli cox ofemorale e

femorotibiale. Poiché, comunque il punto d'inserzione della tibia all'estremo distale del femore viene sollevato nello spazio rispetto a quella che é l'orientazione normale del corpo (esprimentesi nella verticalità del piano sagittale) e poiché, d'altro canto, é forza che l'estremo distale della tibia o taluno fra i primi articoli tarsei tocchi terra, tale orientazione viene menomata ed il corpo é obbligato ad obliquare verso sinistra. Il piano sagittale non é piú coincidente con un piano verticale, ma fa con esso un angolo sulla sinistra, piú o meno acuto. Fenomeni analoghi, se forse non cosí schematici, si osservano nel primo e nel terzo arto.

La meccanica dei primi arti conserva loro ancora un compito direttivo nella marcia ed é perciò particolarmente interessante.

Fig. 33 Meccanismo dell'inclinazione del corpo nel maneggio.

Nel primo arto destro é sopravvenuta una modificazione nell'impiego delle singole sue leve che lo raccosta all'arto destro del secondo paio. L'arto descrive cioè ampie arcate in cui il moto anteroposteriore del femore ha partecapitale; il moto d'attrazione della tibia sul femore, caratteristico nell'animale normale, ha perduto d'importanza. Ove esso sussista (poi che talora é affatto obliterato) agisce in opposto senso, non con il risultato attrattivo, cioè, di un moto flessorio, ma con il risultato impellente di un moto estensorio. La tibia, mentre il femore compie la sua arcata d'avanti in addietro, si viene estendendo sul femore stesso, cosí da trovarsi estesa sulla sua linea allorché il femore abbia raggiunta l'estrema sua posizione. Si vede come in tal caso la linea d'azione dell'arto traversi diagonalmente il corsetto dell'animale. Ma l'azione tipicamente impellente del primo arto destro si accompagna e si coordina ad un'azione attrattiva del primo sinistro, la quale rappresenta del pari un'alterazione dell'impiego normale.

In tale arto sono grandemente ridotti i moti ad arcata, moti impellenti in senso anteroposteriore; talora essi sono affatto scomparsi; il femore non ha che piccole oscillazioni in un piano orizzontale e la maggiore attività viene esplicata dalla tibia che ha esagerato il suo moto contrattivo sul femore. La tibia, e con essa la linea dei tarsi, può essere paragonata ad un uncino che si aggrappa e si ritrae. Il suo moto avviene pressoché completamente entro il piano di simmetria del segmento femorale; il femore può essere più o meno inclinato sul piano sagittale; spesso la sua inclinazione è uguale in valore a quella dell'arto simmetrico all'estremo della sua corsa. Così che le due azioni, impulsiva a destra, attrattiva a sinistra, si sommano lungo una medesima direzione, raggiungendo un effetto massimo. I secondi arti rivelano poco più attenuato uno squilibrio simile nel loro impiego; l'arto destro continua od esagera nello stesso senso la sua attività normale: da grandi colpi di arcata dall'innanzi all'addietro, cui prendono parte tutti i segmenti dell'arto, dal femore in giù. In esso sono scomparsi o ridottissimi i fenomeni di flessione della tibia sul femore. Dal lato sinistro predominano invece tali azioni flessive; i moti ad arcata del femore sono di molto ridotti (raramente scompaiono del tutto). I moti della tibia collaborano con quelli del femore. Il piano, cioè, in cui muovesi la tibia, è obliquo rispet o al piano di simmetria del femore; entrambi i piani della locomozione vengono trasportati in una direzione ad un dipresso normale a quella del piano di simmetria del femore (moto anteroposteriore del femore) il che fa credere che la tibia compia moti ad arcata più cospicui del reale. Aggiungasi che le linee tarsali degli arti destri descrivono quelle rotazioni che abbiamo rilevate nell'individuo normale, mentre i tarsi di sinistra vengono spostati parallelamente a se stessi. Nei terzi arti infine, nei quali lo squilibrio è meno visibile, data la loro funzione eminentemente impulsiva, si può notare che gli angoli massimi e minimi (di contrazione e di estensione) fra la tibia ed il femore hanno valori superiori nell'arto destro, il quale veramente "impelle." L'arto sinistro o da deboli impulsioni, oppure permane in uno stato di flessione pressoché costante, spostandosi all'avanti a suo turno, di quel tanto che è richiesto dallo spostamento generale del corpo senza esercitare impulsione veruna.

Rapidamente abbiamo così tratteggiate le linee di impiego degli arti nel moto di maneggio, ponendone in luce due momenti fondamentali che per ora daremo come fatti di osservazione, senza occuparci della loro interpretazione:

1. Una differenza quantitativa di attività muscolare fra gli arti dei due antimeri.

2. un predominio dal lato illeso di atteggiamenti flessivi delle leve dell'arto.

Riteniamone la nozione di una dissimmetria dinamica fra gli antimeri, intesa come differenza della complessiva quantità di lavoro fornita dagli arti di ciascuna banda e domandiamoci: è tale dissimmetria come puro fatto meccanico condizione sufficiente a determinare il maneggio? Non meglio si può tentare di rispondere a tale problema, che studiandosi di provocare, in animali integri, i moti in circolo, per alterazione delle condizioni meccaniche della loro locomozione.

6. LA RIPRODUZIONE SPERIMENTALE DEI MOTI DI MANEGGIO

Esperienze di questo tipo meriterebbero di venire riprese ed analizzate dettagliatamente; se ne guadagnerebbero forse interessanti notizie sui processi di autoregolazione dell'organismo. Dirò rapidamente delle poche che io ho allestite. Già esse, nel loro sistematico fallire, ci provano quel ch'era di leggieri prevedibile; come l'organismo in locomozione non sia una semplice macchina in moto, ma bensì qualcosa di più delicato e complesso. Il che—beninteso—non tange i procedimenti della ricerca, ma può solamente distribuirli in una seriazione le cui gradazioni corrispondono ad una diversa approssimazione alla complessità reale delle relazioni. Poi che il momento più appariscente del maneggio sembra consistere nella differenza di attività degli arti dei due antimeri abbiamo tentato, ricordando anche le conclusioni del Bethe, in *Pimelia* ed in *Blaps* normali, di provocare un simile squilibrio, operando l'immobilizzazione degli arti da un lato, mediante legatura loro, in un solo assieme. Ma con questo grossolano procedimento vengono turbate le condizioni generali di equilibrio dell'animale nello spazio, in tal modo che esso, nonché locomoversi, neppure riesce a mantenere la stazione eretta.

Poiché non sembrava praticamente possibile, in un individuo normale, altrimenti sopprimere l'intera attività di un antimerò, abbiamo provveduto ad abbassare il valore locomotorio, accorciando la lunghezza delle leve che, puntellandosi al terreno, tramettono il movimento al corpo. Abbiamo mozzati, cioè, i tarsi e parte delle tibie sino a due terzi della loro totale lunghezza agli arti da un lato, così che da quel lato essi incontrassero il terreno in regioni assai più prossime al corpo che dall'opposto., tentando così di riprodurre all'incirca una delle condizioni occorrenti nel maneggio e di cui abbiamo detto. In seguito alla mozzatura degli arti sinistri era quindi preveduto un maneggio sinistrorso. Previsione non confermata dall'esperienza; l'animale ha tenuta marcia variamente orientata ed eccitata, senza tracce di giro in circolo, verosimilmente supplendo al disturbo arrecatogli con una più intensa impulsione agli arti sinistri e con una maggior distensione di questi e retrazione degli opposti. In un *Blaps* che seguiva maneggio destrorso, una simile operazione non ha che allungato insensibilmente e fugacemente il circolo descritto.

Sempre al medesimo fine, in altro *Blaps* abbiamo immobilizzate tutte le articolazioni degli arti destri mediante un avvolgimento spirale attorno all'arto, di un sottile e robusto fil di ferro, così da irrigidire l'arto in una posizione di anormale estensione. Analogamente ed inversamente abbiamo agito con una simile legatura che costringesse l'articolazione tibiofemorale sinistra in un angolo fisso minore del normale. In entrambi i casi era preveduto un giro in tondo a sinistra ed in entrambi l'animale si é invece faticosamente mosso sia in linea retta, sia descrivendo svolte varie in diverso senso. E' notevole come animali siffattamente operati mostrino spesso nella deambulazione periodi di netta incoordinazione dei moti e—naturalmente— periodi frequenti di sosta e di immobilità. La slegatura degli arti ripristina immediatamente la deambulazione normale. Per non inceppare immediatamente i moti delle leve dell'arto, abbiamo indugiati alle tibie destre di una *Pimelia* tre leggeri fucelli, di lunghezza appropriata, allo scopo di allontanare dal corpo il punto di applicazione dello sforzo motorio. Talora l'animale ha dato cenn di una certa tendenza ad obliquare sulla sinistra ed

ha descritto pure qualche largo giro sinistrorso, ma senza costanza alcuna. I periodi di immobilità abbondano ed è sufficiente una eccitazione per pressione sulle elitre, per provocare marcia in linea retta, talora non coincidente con l'asse sagittale, ma in direzione ad esso obliqua sulla destra.

Qualche risultato positivo è possibile ottenere legando fra di loro le estremità delle allunghe assicurate alle tibie del secondo e terzo arto destro. In tal modo non viene gran che compromesso

Fig. 34 Maneggio artificialmente provocato in *Pimelia*. Si noti la fisionomia molto differente da quella dei maneggi naturali.

l'equilibrio generale del corpo, inoltre vengono completamente paralizzate le attività dei due arti, medio e posteriore, di destra. Grazie all'attività, ora isolata, degli arti di sinistra, allorché essi si muovono, il corpo viene sul posto o con lievi spostamenti, ruotato sulla destra. Il primo arto destro, che è rimasto libero nei suoi movimenti, ora compie tentativi di raddrizzamento della marcia, arrancando nel modo che gli è consueto ed ora inverte il senso del proprio moto ed eseguisce una vera marcia indietro (fig. 34).

E' notevole la difficoltà che si incontra a porre in moto l'animale così obbligato, anche con violenti stimoli di percussione sulle

elitre. Sembra cioè, che la soppressione delle possibilità meccaniche della locomozione coordinata (legatura di due arti contigui e soppressione della loro indipendenza di moto) tragga seco difficoltà generali nella stessa generica deambulazione.

Tali esperienze in genere negative, tranne che in un caso banale, mostrano come nel maneggio uno squilibrio appunto dinamico delle condizioni della locomozione non esaurisca il fenomeno e—se pure ne costituisca un momento necessario—non sia però sufficiente a determinarlo. D'altronde già dalla pura descrizione della meccanica locomotoria degli arti abbiamo appreso come a quel momento “meccanico”—per così dire—si aggiunga e mi si passi l'espressione—un momento “fisiologico,” con che intendo accennare alle generali e fini alterazioni dell'impiego di ciascun arto, esplicitanti soprattutto nel predominare di attività flessorie nell'antimero illeso. Ora, non v'è che un sistema dell'organismo la cui lesione sappia produrre alterazioni tanto dettagliate e generali dell'attività muscolare di quello. Ed è il sistema nervoso. In particolare, poi che la lesione è inferta al capo, il sistema nervoso cefalico.

Riserveremo quindi il nome di maneggio ai fenomeni di alterata motilità, implicanti una rotazione dell'organismo attorno ad un asse qualsiasi, passante o non per il corpo, causati da una alterazione patologica delle regioni nervose cefaliche, avvertendo che l'alterazione del cervello può non essere morfologicamente evidente; è però sufficiente che essa sia un'alterazione della sua simmetria funzionale.

L'espressione di maneggio è stata infatti diversamente usata dai vari autori e ad opera di taluno ha subito notevoli e—a parer nostro—non ben giustificate estensioni. Passiamo rapidamente in rivista quello che gli autori hanno appunto osservato in proposito.

Tra le alterazioni della simmetria sensoria che non interessino direttamente i centri nervosi, abbiamo già elencate le esperienze di opacamento delle cornee compiute dal Dolley ('16), dal Parker, analoghe a quelle escogitate e praticate su varie specie di artropodi dallo Holmes ('01-'05) da Brundin e da McGraw ('13) suoi

allievi, da Carpenter ('18) sulla *Drosophila*, con risultati incostanti e similmente dal Radl sulla *Musca domestica* ('03). Nel 1901 il Radl aveva già pubblicate le osservazioni di moto in circolo relative all'idrofilo, per estirpazione di un occhio. Lo Hadley, nel 1908, distruggendo nei gamberi la cornea di un occhio, otteneva, oltre a movimenti in circolo, anche rapide rotazioni intorno all'asse longitudinale dell'animale. Un accoppiamento dei due moti: di traslazione circolare e di rotazione, aveva già osservato il Demoor nel 1891 in un *Palaemon serratus*, per lesione, non di un organo ricettivo, ma di una porzione laterale del cervello. Rimanendo sempre nel campo delle alterazioni della simmetria sensoria, ricorderò, oltre a quelli già citati, di Barrows e di Kellogg, i moti in circolo per amputazione di un' antenna, osservati dal Dubois ('86) nel *Pyrophorus*, previa asportazione bilaterale degli occhi.

Sembra che anche gli otocisti possano determinare, se asportati unilateralmente, fenomeni di moto in circolo e di rotazione introno all'asse longitudinale, secondo riferiva Yves Delage nel 1887 a proposito della *Mysis*.

L'Herrera, nel 1893, presentava alla Société zoologique de France una breve nota, in cui, con molta parsimonia di dettagli e di documenti, riferiva di aver provocati moti in circolo in mosche ed in altri insetti (sic!) introducendo nel corpo dell'animale, per una ferita laterale, qualche cristallino di bromuro di potassio, la cui azione ipostenica era però di breve durata. Il medesimo autore avrebbe ottenuti maneggi anche per alterazione delle condizioni puramente meccaniche della locomozione: ponendo a cavalcioni dell'insetto una sorta di bilanciere fatto con un ago incurvato e lateralmente caricato di un peso (di una pallina di cera) ed anche amputando completamente da un lato gli arti dell'animale. Quanto noi stessi abbiamo visto sui nostri coleotteri, ci fa alquanto dubbiosi circa la semplicità dei mezzi e la facilità dei risultati delle esperienze dello Herrera. Anche Demoor riferisce ('90) di un moto in circolo osservato in un *Carabus monilis* var *consitus* per deficiente impiego di un arto, l'anteriore destro. Tale deficienza non era sperimentale, ma dovuta a condizioni patologiche spontaneamente insorte nell'animale.

Ma i moti di rotazione osservati da piú antica data e verificati di maggiore costanza, sono quelli dovuti ad alterazioni sperimentalmente apportate al sistema nervoso centrale e particolarmente ai gangli sopraesofagei. I dati relativi al ganglio sottoesofageo sono infatti scarsi, l'aggressione di quest'ultimo ganglio essendo in realtà cosa assai piú complessa ed irta di difficoltà tecniche, che nol sia la lesione dei gangli dorsali all'esofago. De-moor riferisce in proposito ('91) una esperienza del Faivre in

Fig. 35 Maneggio di *Aromia*.

cui la lesione unilaterale del sottoesofageo nel ditisco ha prodotto un breve maneggio.

Si può dubitare, in base ai fatti esposti in altra nota di chi scrive, se tale breve maneggio sia effettivamente legato ad una lesione nervosa. La bibliografia circa i moti in circolo per lesioni unilaterali dei sopraesofagei é assai vasta; la si può vedere nei lavori citati onde sarebbe inutile che io la riportassi.

Gli autori hanno descritti diversi tipi di rotazioni:

1. in un piano secondo curve chiuse o spirali o ad ansa (moti di maneggio propriamente detti) (fig. 35).
2. moti di rotazione dell'organismo intorno all'estremo cefalico od all'estremo aborale od attorno ad assi passanti per regioni

del corpo prossime a queste, moti cui il Demoor aveva assegnato ('91) il nome di moti a raggio di ruota (*en rayon de roue*), togliendo a prestito l'espressione al Beaunis, che precedentemente l'aveva

36

37

Fig. 36 Due maneggi della medesima *Blaps* mostranti il passaggio dal maneggio p.d. al maneggio in posto.

Fig. 37 Maneggi in posto di *Carabus*.

usata per i vertebrati e che più recentemente e pittorescamente furono dagli autori francesi chiamati moti di valzer (fig. 36-37).

3. moti di rotazione intorno all'asse longitudinale in entrambi i versi.

4. ed infine moti che il Demoor ('91) ha chiamati di *culbute*, effettuanti secondo curve chiuse contenute in un piano verticale e da lui osservati nel *Palaemon serratus*.

Una complessiva denominazione di moti di maneggio assegna il Bohn ai moti rotatorii che egli provoca per disuguale illuminazione oculare in alcuni organismi marini e dei quali abbiamo già fatto cenno.

Vanno ricordati infine, benché non siano propriamente moti di rotazione, i movimenti a rinculoni segnalati già dal Dubois nel 1886 per l'emissione sagittale dei cerebroidi e per lesioni in regioni prossime, sui quali è tornato il Comes, che crede di averli osservati per il primo negli artropodi decapitati.

Quest'ultima forma, come, noi stessi abbiamo osservato nei *Carabus* e nelle *Blaps* si può combinare al moto in circolo, dando i maneggi a rovescio, o retrogradi.

Il quadro, vasto, di simili moti di rotazione, offre certi tratti comuni in tutto il tipo degli artropodi, tratti comuni che non mi sembrano ancora ben saldi rispetto al loro condizionamento anatomico e fisiologico.

Espressamente ho taciuto dei casi simili osservati, ad esempio, per lesioni dell'orecchio interno nei vertebrati, onde non istabilire connessioni che possano essere illusorie.

7. ASPETTI DEL MANEGGIO: L'ORIENTAMENTO DEL CORPO. LA VARIAZIONE DEI MOTI

Ci è qui impossibile dettagliatamente esporre tutte le varianti e gli aspetti speciali che il moto di maneggio assume nei singoli casi. Tale studio analitico e minuzioso esige separata trattazione ed io la intraprenderò altrove, esaminando altresì il problema delle relazioni che intercedono fra l'ubicazione topografica e l'entità della lesione ai sopraesofagei e la reazione motoria dell'organismo. I dati schematici che ho precedentemente esposti ci saranno sufficienti per un tentativo di interpretazione generale dei movimenti di maneggio nei coleotteri.

Nell'insetto che sta compiendo un movimento di maneggio, non solamente il portamento degli arti è soggetto ad un'anormale dissimmetria, bensì quello di tutte le parti dell'organismo su-

scettibili di reciproca mobilità. Prescindiamo dalle antenne; l'afflosciamento dell'antenna dalla parte lesa é sovente in diretta connessione con la lesione, sia dello stesso nervo antennario, sia della sua inserzione al cerebrón (l'antennario si diparte poco avanti e poco sotto all'inserzione del lobo ottico), sia dei muscoli proprii dell'antenna. Tale immobilizzazione non é del resto, fenomeno costante. Pochi casi ho osservati in cui le antenne mostrassero un portamento diverso tra di loro, senza che alcuna lesione dei tessuti suindicati fosse palese. Il capo é invece, in tutte le specie cimentate, volto da quella parte da cui si effettua il maneggio e talora obliquamente piegato dalla medesima banda. Tale piegatura aumenta di valore allorché il giro di maneggio si faccia piú stretto e si stabilisce allorché l'insetto passa da una deambulazione rettilinea ad un moto in circolo. Ho mostrato però come tale fenomeno non sia da annoverarsi tra le cause efficienti del maneggio. Esso é semplicemente un fatto concomitante.

Allorché il corsaletto sia alquanto mobile sull'addome, come nei carabi, esso pure si mostra incurvato nel medesimo senso del capo, rispetto all'asse sagittale dell'addome. Anche tale curvatura si stabilisce e si accentua durante il maneggio, analogamente a quella del capo. Ci sono ormai note le flessioni cui sono stati sottoposti gli arti dal lato illeso: maggiore accostamento dei femori alle pleure e delle tibie ai femori. Gli arti dal lato illeso sono relativamente piú flessi e piú retratti verso il corpo degli opposti. In conseguenza di ciò, l'orientamento stesso di tutto il corpo nello spazio viene turbato; se la lesione sia stata praticata a destra, il corpo si mostra piú o meno sbieco sulla sinistra. Tale abbattimento laterale del corpo non é legato alla lesione di qualche organo di senso statico od a quella di qualche apposita funzione nervosa, bensí alla sola condizione meccanica della maggiore flessione degli arti da un lato.

Nei carabi normali l'orientamento generale del corpo sembra vincolato a quello del piano anteroposteriore che passa per gli equatori delle cornee. Ledendo infatti la muscolatura del collo ad un carabo, cosí da impedire al capo movimenti spontanei e da poterlo per qualche tempo obbligare in posizioni determinate,

ho osservato che l'abbattimento del corpo sulla destra era dovuto ad una rotazione del capo sulla sinistra. Rotazione, cui l'animale, privato del controllo muscolare sul capo, non poteva altrimenti reagire. Per effetto di tale rotazione, il piano oculare veniva ad essere obliquo sulla sinistra; l'evidente conato dell'animale di riportarlo orizzontale causava l'abbattimento a destra del corpo. Abbattimento che infatti cessava, così che l'animale riprendeva la postura normale, allorché io ruotavo il capo in senso inverso orientandolo come negli individui integri. Che però tale reorientamento automatico, del quale già numerosissimi e svariati esempi offre la bibliografia in argomento, fosse dovuto ad una autoregolazione in certo senso cenestetica, se non visiva,

Fig. 38 Vedi testo.

ma non ad un ipotetico senso autonomo della spazialità (quale sembrano indicare, ad esempio, le esperienze del Cornetz sulle formiche) dimostra il fatto che l'animale posto su di un piano inclinato non si muove secondo una parallela al lato d'appoggio e nel senso che meglio serva a correggere l'obliquità del piano oculare, cioè secondo la direzione r della fig. 38, ma indifferentemente secondo le direzioni r' ed r'' in cui l'osservatore lo ponga. Il reorientamento sembra quindi legato qui a sole percezioni cenestetiche, interne all'animale, in discordanza con le conclusioni di Lyon ed Uexküll. Un caso più complesso e più difficile da analizzare mi è stato offerto da un ditisco leso al sopraesofageo destro. Ad una natazione sinistrorsa si accompagnava un distinto obliquamento del corpo all'avanti ed in basso ed uno sbandamento,

pure nettissimo, del corpo sulla sinistra, il quale ritmicamente ed a non lunghi intervalli si mutava in una rotazione dell'animale intorno all'asse sagittale, sinistrorsa per chi guardasse l'animale a posteriori. Che tale rotazione non fosse dovuta che ad alterati moti degli arti, i quali non ho però potuti individuare, é dimostrato dal fatto che una successiva lesione alla parte sinistra del cervello ha riequilibrato l'animale. Neppure qui, dunque, trattasi dell'alterazione di un senso specifico.

Tutte le anomalie che abbiamo cosí riassunte si lasciano ricondurre ad un'unica espressione; predominio nell'antimero illeso delle attivitá muscolari flessorie ed in genere dei gruppi muscolari adduttori e contrattori. La flessione del capo e del corsaletto, la flessione degli arti, sono diverso aspetto di una medesima condizione fisiologica; lo stesso addome, ove non fosse costretto entro una capsula chitinoso, probabilmente seguirebbe quelle medesima flessione dell'asse sagittale che fa il corpo curvo verso il lato illeso. E qui ci aiutano i risultati delle esperienze del Matula sulle larve di *Aeschna*, larve fornite di un tegumento debolmente chitinizzato ed articolato, sui segmenti dell'addome. Tali larve, per estirpazione di una metà laterale del cervello, mostrano l'addome piegato cosí che la parte concava guarda dal lato illeso del capo. Di piú, in tali organismi, il citato Autore ammette che lo scervellamento produca un aumento di tono dei gruppi muscolari flessori all'indietro ed una diminuzione dei flessori all'avanti, ossia un meccanismo analogo a quello che io suppongo nei coleotteri lesi ad una regione laterale del cervello. Né é molto difficile agire sulle condizioni generali del muscolo, anche prescindendo da lesioni del sistema nervoso, in modo da provocare simili esclusivismi di dati gruppi muscolari. Loeb, Garrey e Maxwell, ad esempio, studiando le reazioni galvanotropiche dell'*Amblystoma* e del *Palaemonetes* hanno trovato che l'animale, in un campo percorso da una corrente elettrica, tende a spostarsi verso il catodo o verso l'anodo, con alterazioni caratteristiche del portamento degli arti, cui sono impediti i movimenti in un senso determinato, per il predominare dell'azione di gruppi di muscoli antagonisti.

Ma vi é tutta una serie di fatti assodati dalla fisiologia della innervazione muscolare e che va sotto il nome di innervazione reciproca dei muscoli antagonisti, la quale ci può dare ancora qualche lume per l'interpretazione dei fenomeni di maneggio. Allorché una regione mobile dell'organismo sia sollecitata da muscoli antagonisti, tali cioè che la loro contrazione induca in essa movimenti reciproci, allorché l'uno dei muscoli é in contrazione, l'antagonista si mostra rilasciato.

Tale rilasciamento non é puramente passivo e dovuto solamente alla distensione operata sul muscolo dall'azione dell'antagonista, ma la condizione di rilasciamento viene determinata in esso per via riflessa e sussiste anche allorché le connessioni meccaniche fra i due antagonisti vengano obliterate. Così che entrambi i processi, nel gruppo antagonista, sono, in certo senso attivi. Ed il fatto é stato sperimentamente provato dallo Sherrington sui muscoli retti del globo oculare di rana. Fenomeni simili sembrano largamente diffusi, benché il Dubois-Reymond ne abbia infirmata una facile generalizzazione. Il Fröhlich ha constatata anche nella muscolatura dei cefalopodi la contemporaneità della contrazione e del rilasciamento nei gruppi antagonisti. Il fenomeno si verifica tanto eccitando il centro nervoso relativo, quanto eccitando il nervo lungo tutto il suo decorso. Lo Sherrington ha supposto che il rilasciamento riflesso sia dovuto ad un arco destato dalla contrazione dell'un muscolo negli organi muscolo tendinei del Golgi e deprimente il tono del muscolo antagonista. Il Verworn é riuscito a tradurre in tracciati i fenomeni descritti dallo Sherrington.

Ora, negli arti flessi di un insetto che descriva un moto di maneggio, ci troviamo indubbiamente in presenza delle medesime relazioni, poi che i segmenti dell'arto dell'insetto sono posti in movimento da una serie di coppie di muscoli antagonisti che regolano il loro spostamento nei due opposti sensi (fig. 4). In esso insetto i muscoli contrattori degli arti dal lato illeso saranno in condizione di esaltato tono e gli estensori loro antagonisti in condizioni opposte di tono depresso. Ossia, le condizioni complessive della muscolatura dell'antimero illeso sono alquanto complesse. Come si può quindi genericamente parlare di una

esaltazione globale del tono muscolare, in un antimero, per lesione unilaterale di centri nervosi, come della principale causa del moto di maneggio—così come é nel pensiero, ad esempio, del Bethe?

Tutto questo insieme di alterazioni a carattere dissimetrico, che accompagna l'effettuarsi del moto di maneggio, dipende anch'esso dal sistema nervoso, indubbiamente, ma non sembra vincolato *sempre ed esclusivamente* al maneggio, benché sia durante il maneggio appunto che esso trova la sua più netta manifestazione. In taluni casi—i più— in cui il maneggio non abbia carattere di continuità, le vediamo definirsi allorché il maneggio interviene; in altri, in cui il maneggio manca, le vediamo abbozzarsi, accennarsi. Sono frequenti infatti gli individui lesi, che, pur non girando nettamente in tondo, manifestano leggere curvature del corpo e del capo da quel lato ove gli arti si mantengono un poco più flessi, senza che questi lievi sintomi si acuiscano tanto da passare ad un vero moto di maneggio. In altri casi le vediamo persistere, affievolendosi, qualche tempo dopo che l'animale, trascorso un periodo di passeggero maneggio, ha ripresa la deambulazione normale. Sembra cioè che la loro determinazione non sia rigorosamente localizzata nella medesima regione nervosa, la cui lesione provoca il maneggio, ma che l'alterazione di zone circostanti sia anche sufficiente a destarle, in forme, però, meno precise. Non si tratta, beninteso, che di una supposizione. Ma ciò che é soprattutto da ritenere si é che esse appaiono con varia nettezza tutte le volte che un moto di maneggio interviene, più spiccate nei maneggi tipici, meno nei transitorii ed atipici. Sono, queste, manifestazioni tali, crediamo, che una teoria dei maneggi non possa prescindere dalla loro considerazione. Gli autori che hanno descritti moti di maneggio li hanno un poco dipinti come qualcosa di fatale come un ananke rotatorio che sospinga incessantemente l'animale su di un binario circolare sino alla consumazione dei suoi giorni. Solamente la Drzewina, ch'io mi sappia, ha riferito di un ripristinamento della deambulazione normale, contraddicendo il Bethe, nel *Carcinus moenas* e nel *Pachygrapsus marmoratus*, in cui la guarigione avviene dopo più che una decina di giorni. La *Lygia oceanica* ed una specie di

Palaemon le hanno dato risultati analoghi, benché meno precisi. Ma la Drzewina non dà particolari sufficienti sulla tecnica dell'ag-gredimento del ganglio, né ha compiuti controlli anatomici sui suoi esemplari.

In realtà—ed il fatto risulta evidente dai dati relativi ai singoli casi di maneggio che altrove dettagliatamente esporrò, il moto di maneggio é ricco di sfumature e di varianti. Raramente, anche prescindendo dai casi di ripristino temporaneo e totale della locomozione retta, esso maneggio é ininterrottamente continua-tivo; sempre offre una curvatura variabile che va dai giri in posto ad ampie circonferenze. In un esemplare leso e lasciato a se medesimo, non é raro osservare di giorno in giorno e taloradi ora in ora qualche variazione, sia della forma che dell'ampiezza e della velocità e talora persino, quando turbazioni secondarie si sovrappongano alla lesione originaria, del senso del maneggio. In casi atipici si possono osservare i moti di maneggio insorgere spon-taneamente ad interrompere una deambulazione retta od un diverso comportamento anormale. In casi parimente atipici si può pure osservare la cessazione definitiva di maneggi durati più o meno a lungo, talora momentaneamente ripristinati da appositi stimoli, il che ha osservato anche la Drzewina nelle citate specie di crostacei. In casi di mancata lesione del cervello, ma di lesione di parti finitime—lesione mancata volontariamente od involonta-riamente da parte dello sperimentatore—l'organismo può rispon-dere al trauma con pochissimi o con un sol giro di maneggio, talora con alcuni giri successivamente descritti con opposto verso.

Esiste, negli organismi lesi, una rigenerazione fisiologica? Il problema ha diverso senso a seconda del modo con cui lo si im-posta, a seconda cioè che l'attenzione si porti esclusivamente sulla presenza di un tipico moto di maneggio o sull'insieme delle reazioni dell'organismo leso, nelle quali il maneggio può rappre-sentare un momento più o meno duraturo. Fra i numerosi casi tipici di durevole maneggio che ci si sono offerti nelle nostre es-perienze, non ne possiamo annoverare che due, nei quali vi sia qualche cenno, non di rinormalizzazione del comportamento, ma di desistimento dal giro in circolo. Né i casi analoghi si pre-sentano del tutto scevri da dubbio.

Nei quadri sintomatici piú complessi dei casi atipici, invece, per una lesione caduta fuor della regione frontale del cerebrón, non é raro il trovare, a scadenza piú o meno lontana, ristabilita la deambulazione normale. Dall'insieme dei nostri dati ci sembra poter per ora concludere che nei coleotteri da noi presi in esame e per le durate medie dei periodi di osservazione, non segua rigenerazione fisiologica ai casi di lesioni bene localizzate e corrispondenti ad un quadro costante di alterazioni locomotorie (maneggio tipico). Ma quale valore può avere allora il rinormalizzarsi del comportamento in casi di ferite anche piú gravi, ma non frontali? Quale meccanismo nervoso gli presiede? Il problema é aperto, né certamente é dei meno interessanti che offra la fisiologia del sistema nervoso in questi insetti.¹¹

Riassumendo, per quanto ce lo permette, di fronte alla complessità ed alla imponenza del problema, la frammentarietà di molti lati delle nostre osservazioni, ci sembra che ad una lesione unilaterale generica del cervello, l'organismo risponda con un vario e complesso assieme di fenomeni fra i quali prende posto anche quella serie di rotazioni nello spazio che abbiamo convenuto di chiamare maneggio. Serie, la quale offre di molte sfumature e di molte varietà, così che il maneggio tipico ne sembra a sua volta, un caso particolare, legato a certa gravità della lesione ed al concorrere di certi particolari ed anormali atteggiamenti del corpo e degli arti.

La differenza fra il punto di vista abituale agli autori ed il mio sta appunto qui, nel considerare il maneggio, non come la risposta obbligata o la risposta in certo senso normale, regolamentare dell'organismo, ma come un particolare punto ed un particolare aspetto fra gli anormali sintomi che seguono alle lesioni. E' lecito domandarci: così come ci sembra che il maneggio corrisponda, nei casi tipici, ad una ben delimitata lesione di una regione del cervello, non potrebbe essere che ciascuno di quegli aspetti anormali del comportamento che costituiscono il quadro morboso dei casi atipici, cioè della maggioranza dei casi, corrisponda ad una diversa e parimenti localizzata lesione di

¹¹ Questi accenni non posson essere chiariti senza uno stretto riferimento alla conoscenza di dati relativi a ciascuno dei casi che ho presi in esame.

una regione nervosa? La localizzazione della regione lesa varierà sempre e conformemente al variare del comportamento anormale? Lo potranno eventualmente dire ulteriori ricerche, ma é nostro concetto, genericamente confortato anche da recenti conclusioni della neuropatologia umano di guerra, che la considerazione delle localizzazioni non debba andare disgiunta da quella delle condizioni fisiologiche generali dell'organismo.

Ma, senza misconoscere al sistema nervoso le sue attribuzioni di unificazione funzionale dell'organismo, poniamo soprattutto attenzione, come ad un immanente condizionamento dell'estrinsecarsi della sua attività a quello che nell'organismo i francesi chiamano "*état physiologique*" e che, come assieme, é determinato dalle attività e determina le attività di ogni sua regione.

Come é possibile, su queste basi, una teoria del maneggio? Poi che essa non può che limitatamente tener conto di questo complesso, singolare ed ancor troppo poco noto condizionamento, non può essere una teoria del maneggio-tipo, che nella schematicità costante delle manifestazioni che costituiscono quest'astrazione di fenomeno, tenti di fissare e di interpretare le ragioni del permanere di una data alterazione nell'organismo.

E' quello che ora vedremo, esaminando quanto possano contribuire alle ipotesi già enunciate da altri autori, le nostre osservazioni.

8. IL DETERMINISMO DEI MOTI DI MANEGGIO

Ciò che ha soprattutto colpiti gli osservatori che hanno indagati e teorizzati i moti di maneggio, si é l'esistenza di una dissimmetria quantitativa, se pure non misurata, nelle prestazioni degli arti dei due antimeri, più che quella di una dissimmetria di impiego, d'una dissimmetria, vorrei poter dire, morfologica e qualitativa negli atti degli arti. Convien ricordare che le nostre conclusioni non vogliono che riguardare le specie di coleotteri che abbiamo studiate, né noi sapremmo generalizzarle, né eventualmente precisare l'estensione di una loro generalizzazione. Poi che se una dissimmetria quantitativa nel lavoro muscolare di due parti del corpo in quanto si riduca ad una differenza di attività nel tessuto muscolare nelle due regioni e sia indipendente dalla con-

formazione delle parti mobili cui il muscolo si inserisce é piú comprensibilmente generalizzabile, l'impiego dell'arto é cosa tanto strettamente connessa alla sua morfologia, da essere necessarie constatazioni singole e casuistiche per definirne le condizioni.

Il Dubois, nello studiare i moti in circolo descritti dal *Pyrophorus* per lesione laterale dei gangli cerebroidi, aveva nettamente affermato il carattere puramente "relativo" della dissimmetria locomotoria e propendeva anzi a riferirne il valore ad una diminuita attività degli arti dal lato sano, rispetto all'attività normale degli arti dal lato leso. Egli dice infatti "L'observation directe et l'examen des graphiques montrent clairement que les membres du côté opposé à celui de la lésion ne sont pas paralysés, ils sont seulement atteints de parésie: les mouvements ont moins d'amplitude et leur énergie étant moins grande, l'action des membres du côté opposé devient prédominante; l'insecte est alors posé du côté le plus faible."

Il Dubois non accenna a diversità nell'impiego stesso degli arti, ma la interpretazione che egli propone é corretta, anche da un punto di vista assai generale, poichè egli non ha alcuna difficoltà ad ammettere che la lesione di una regione laterale dei cerebroidi possa riflettersi sulla regione laterale opposta del corpo ed esplicitamente parla di un incrocio delle azioni fisiologiche, corrispondente ad un decorso chiasmatico delle fibre nervose, alludendovi con l'espressione di "paralysie croisée."

Poichè dalle ricerche dello Yung in poi ('78) era stato sostenuto il concetto che la trasmissione delle azioni nervose fosse strettamente laterale e che, rispetto alla loro innervazione, i due antimeri dell'artropodo si comportassero in modo affatto indipendente ed autonomo, non solamente rispetto alla trasmissione attraverso la catena subintestinale, ma rispetto allo stesso cervello. "Aucun fait—diceva lo Yung—ne permet de supposer un entrecroisement de fibres dans le cerveau."

Concetto sul quale insisteva anche il Demoor nella sua memoria del 1891. Entrambi questi autori hanno tratte le loro conclusioni da ricerche eseguite sui crostacei decapodi. Certamente negli insetti una tale affermazione non potrebbe venire sostenuta, benchè riflessi di quella idea, di una azione omoantimerica, cioè delle lesioni cerebrali, si ritrovino anche nella teoria del Bethe.

L'Herrera, che, indipendentemente dal Dubois, aveva compiuto su insetti le varie esperienze di cui ho sommariamente riferito, proponeva pure ('93) una molto schematica teoria del maneggio, tutta meccanica, di cui farò parola per dovere di imparzialità. Avendo constatato nell'insetto leso un abbassamento del corpo verso il lato della lesione, ed assumendo che a tale posizione sbieca sia dovuto l'avvicinamento al corpo degli arti dal lato sano, egli opina che la combinazione di questa forza attrattiva laterale degli arti sul corpo con la spinta in avanti di cui un corpo stesso è dotato, sia sufficiente a chiarire la comparsa dei moti di maneggio. L'osservazione che la somma di due vettori ortogonali in un piano, rappresentanti due spostamenti rettilinei ed uniformi in moto, non può essere una traiettoria circolare, basterà a far porre da banda l'interpretazione dell'Herrera.

Ometterò di ricordare qui le interpretazioni centriste e psicologiche anteriori, di Faivre, Burmeister, ecc., giudicandole interpretazioni non fisiologiche. Il Binet, nel 1894, si accontentava di una espressione più generica, assumendo che i moti in circolo fossero dovuti ad una *ineguale eccitazione* degli arti dai due lati.

Né accennerò alla sommaria interpretazione del Matula, che per la sua particolarità ed incompletezza non si presta ad una discussione generale. Occorre giungere sino al Bethe per trovare un'espressione più precisa del determinismo dei moti di maneggio, espressione, la quale traduce in veste teoretica quella visione soprattutto quantitativa del moto di maneggio che abbiamo visto soffermarsi come sul momento fondamentale del moto in circolo, sulla dissimmetria delle attività propulsive degli arti dalle due metà del corpo. Non che il Bethe, accurato osservatore, non abbia notate differenze nell'impiego degli arti, poi che egli espressamente rileva nei suoi esemplari una positura anormale degli arti stessi, provocata da una disuguale tensione dei flessori e dei rotatori, ma egli non la pone in istretta relazione con il maneggio, né con la lesione laterale del cervello (egli parla di *Ausschaltung des Gehirns*) e neppure accenna all'influenza che essa ha sul compimento dei moti locomotorii degli arti. Il Bethe ammette bensì che il cervello eserciti una generica azione inibi-

toria sugli automatismi e sui riflessi segmentali dei metameri dell'organismo posteriori a quelli cefalici. E esso cervello inoltre agisce come tonificatore dei muscoli; la sua azione si esercita—ed in questo il Bethe si collega alle vedute dello Yung e del Demoor—con uno spiccato lateralismo: ogni metà del cervello inibisce e tonifica la muscolatura del corrispondente antimerico. Gli impulsi che partono dal cervello sono trasmessi all'indietro senza sottostare a smistamenti od a deviazioni chiasmatiche. Per lesione di una porzione laterale dell'organo inibitore viene tolta questa sorta di controllo ai muscoli degli arti dal lato corrispondente, i quali, movendosi senz'essere inibiti, dispiegano un'attività maggiore di quella degli arti dal lato opposto; questo disquilibrio di attività produrrebbe il moto in circolo dal lato sano.

Ecco le parole testuali del Bethe: "*Der Kreisgang, nach der gesunden Seite ist lediglich auf die Ungehemmtheit der operierten Seite zurückzuführen.*"

Ne segue—ed il Bethe infatti lo afferma—che il moto in circolo non sia un moto coatto: compensando in qualche modo questa deficienza di inibizione dal lato leso, si deve poter raddrizzare la deambulazione. Ossia, il Bethe inverte quella che era la posizione del Dubois, il quale indeboliva il lato dell'animale opposto alla lesione. Mentre il Bethe, per assenza di tonificazione indebolisce il lato corrispondente.

Riferendoci sempre a quanto abbiamo veduto sulle nostre specie di coleotteri, confesseremo che l'interpretazione del Bethe ci sembra contenere bensì elementi di verità e rispondere in parte alle condizioni che effettivamente si verificano nel maneggio, ma sembraci pure che essa non descriva che un aspetto del fenomeno e non possa rappresentare una teoria completa del moto in circolo. Eccone le ragioni.

Anzitutto, constatazioni anatomiche compiute senz'alcuna preoccupazione fisiologica da morfologi puri, il Viallanes, il Cucati, il Berlese, hanno assodato nel cervello degli insetti la presenza di chiasmi. Nelle fig. 39-40 riproduciamo taluni disegni del Berlese, togliendone il decorso di taluni fasci che s'incrociano prima di partirsi dal cerebrone per incanalarsi nelle commissure della catena subintestinale.

Fig. 39 Decorso di fasci chiasmatici nel cerebrone degli insetti (da Berlese)
Fig. 40 Il chiasma ottico olfattivo nel cerebrone degli insetti (da Berlese)

Il fascio indicato con il N° 37, si diparte dalla superficie del protocerebron da un lobulo di cellule gangliari, si incrocia con il simmetrico posteriormente alla sutura dei lobi protocerebrali e si reca ai lobi dorsali del deutocerebron. I morfologi lo hanno espressamente designato come *cordone chiasmatico*. Vi é ancora il *chiasma ottico olfattivo*, che abbiamo schematizzato nella fig. 40 e che dipartendosi dai calici si suddivide in tre rami di cui uno va al corpo centrale, l'altro al deutocerebron dalla propria parte ed il terzo, incrociandosi con il simmetrico, molto dietro il corpo centrale, al deutocerebron dalla parte opposta. Ma vi sono fasci che dal deutocerebron passano direttamente al tritocerebron e di qui alle commissure longitudinali della catena subintestinale.

Uno di essi fu descritto da Cuccati, l'altro, denominato *fascio chiasmatico*, parte dal deutocerebron, indi si biforca e mentre uno dei rami incrociandosi con il simmetrico, termina nel deutocerebron dalla parte opposta, l'altro, pure dopo essersi incrociato, va al tritocerebron e passa nelle commissure sottoesofagee.

Ve n' é ancora uno, proveniente dai lobi ottici, che, radendo il confine tra la sostanza punteggiata e la sostanza corticale passa al tritocerebron dalla banda opposta.

Tutte le regioni laterali del cerebrone sono quindi in mutua relazione anatomica.

In realtà, l'effetto fisiologico della lesione laterale non é ristretto all'antimero corrispondente, come provano le informazioni che abbiamo precedentemente esposte e che dipingono un quadro generale di lesioni cui nessuna parte del corpo sfugge e che in ispecie per quel che riguarda l'impiego degli arti nella locomozione si accentua negli arti situati dalla parte opposta a quella della lesione. Né é chiaro, fondamentalmente, il concetto medesimo di inibizione. Il fatto capitale e piú volte verificato si é che l'assenza del cervello e la sua lesione provocano la comparsa di moti pendolari degli arti, di automatismi, di gesti ritmici e continuativi. Ma sappiamo noi in qual misura si dividano il determinismo di questi fenomeni, il sistema nervoso centrale e le disposizioni neuromuscolari del rimanente organismo? Ed il parlare di centri e di inibizione puó anche essere giustificato, allorché, con esse espressioni, per mancanza di una migliore cono-

scenza e di una più adeguata interpretazione dei fatti, si intenda designare un complesso di reciproche influenze fra le parti innervate, le cui relazioni, traducendosi in un definito comportamento, vengono alterate in un determinato senso dalla mancata funzionalità di un anello della catena, del ganglio, cioè.

Altri fenomeni di ordine analogo a quelli che hanno suggerito il concetto di una inibizione del cervello sui gangli della catena, hanno condotto infatti al concetto simmetrico di una inibizione della catena sui gangli cerebrali, concetto già accennato dal Bethe e che, nell'interpretazione del Comes ('12) ("inibizione reciproca dei gangli"), ha assunto importanza ed ampiezza pari a quella del primo.

E benché noi non mettiamo in dubbio il valore dell'interpretazione per dimostrare come all'espressione di inibizione vada assegnato anzitutto un valore schematico e simbolico, ritorneremo un istante sulla nota esperienza del Normann, che tagliata trasversalmente una *Allobophora*, osservava come la metà anteriore, "inibita" dal cervello tuttora presente, non alterasse il comportamento proprio all'individuo integro, mentre la metà posteriore non più inibita nei suoi riflessi, si divincolava incessantemente. Ripetuta l'operazione sulla metà anteriore, il fenomeno si ripete identicamente. Ma identicamente si ripete pure operando similmente sulla metà posteriore, per la quale non può più venire invocata l'azione inibitoria di un cervello.

Vi è forse infine una contraddizione nel modo con cui il Bethe descrive le funzioni del cervello negli artropodi. Esso è ad un tempo organo tonificatore ed inibitore. Quindi gli arti dal lato leso, benché apparentemente godano di una esaltata attività, dovranno avere minore efficacia dinamica, minore energia, almeno in quanto energia è attitudine alla produzione di lavoro meccanico, mentre gli arti dal lato illeso dovranno avere conservato la loro primitiva efficienza. Il corpo dell'insetto dovrebbe quindi essere più debolmente sorretto e guidato e spostato dal lato leso che da quello sano, e, se un disquilibrio vi è e se tale disquilibrio è sufficiente a turbare la dirittura della deambulazione, ciò dovrebbe avvenire in senso inverso a quello che è indicato dai fatti ed è preveduto dalla teoria del Bethe. Né ci si

obbietti che basti il solo fatto esteriore della maggiore distensione delle arcate dal lato leso ed il maggiore distanziamento dei punti di appoggio, ivi, degli arti sul terreno, per provocare il moto in circolo. Poiché si é visto come l'insetto sappia autoregolarsi e correggere disquilibrii puramente meccanici analoghi e di valore di gran lunga superiore a quelli naturalmente provocati da un esaltato divaricamento degli arti.

Ma ci si può chiedere se tale mancanza di inibizione realmente esista, se cioè esista una reale esaltazione della motilità limitata agli arti dell'antimero che ha sofferta la lesione. Il Bethe pone l'affermazione senza suffragarla di dati numerici, frutto di esperienze quantitative. Ma a noi sembra, benché anche per noi l'esecuzione di simili misurazioni sia programma di ulteriori ricerche, che ben poco valore debbasi accordare all'osservazione immediata di un insetto che compia un moto di maneggio. Il nostro occhio é soprattutto giudice, in tale osservazione, non di velocità angolari, bensí di velocità lineari (moti degli estremi degli arti, rispetto al centro di curvatura del maneggio). Ed in realtà non si saprebbe decidere qual sia la più adeguata fra le due questioni; se l'insetto si muova in circolo perché gli arti esterni sono dotati di maggiori velocità lineari degli interni, o se detti arti esterni siano dotati delle suddette maggiori velocità perché l'insetto si muove in circolo. Né la questione potrebbe essere detta oziosa. D'altro canto, ciò che nella considerazione delle azioni dinamiche cui bilateralmente é sottoposto l'organismo, ha importanza, non é il valore assoluto di esse dall'uno dei lati, bensí il rapporto di quelle da un lato a quelle dall'altro. Moltiplicando per un uguale fattore i valori degli impulsi forniti al corpo dagli arti dei due antimeri, muterá la velocità di trasporto di esso corpo, ma non la forma della traiettoria. Ora, osservando un insetto che compia il maneggio, siamo impossibilitati ad istituire un simile confronto fra gli arti dal lato leso e quelli dal lato illeso, poiche gli arti vengono, dai due lati, impiegati diversamente e poiché un possibile aumento della motilità—che negli arti dal lato leso si traduca in una maggiore ampiezza delle arcate in senso anteroposteriore, più facilmente apprezzabile ad un'osservazione dorsale—dal lato illeso può manifestarsi, ed in

realta' si manifesta, come ho detto a piu' riprese, con una maggiore ampiezza delle arcate attrattive tibiofemorali, in un piano trasversale al corpo dell'animale.

L'aumento della motilita' pur essendo esteso a tutto l'organismo, non verrebbe quindi apprezzato che come aumento della motilita' in senso anteroposteriore degli arti posti esternamente. Se poi tali variazioni realmente corrispondano, o meno, a variazioni dell'energia intrinseca, del tono e delle condizioni fisiologiche del muscolo, non potra' essere deciso che da ricerche ergografiche istituite sui muscoli dei due antimeri.

Misurando infine l'ampiezza delle arcate sui reogrammi, cioe' il valore numerico di una quantita' proporzionale alla dissimmetria propulsiva, ai due lati del corpo, abbiamo visto che in taluni casi—senza peraltro generalizzare—allo stabilirsi di essa dissimmetria maggiormente contribuiscono le diminuite attivita' propulsive dal lato illeso, che un loro aumento dal lato oposto.

Ancora un'osservazione a proposito dell'inibizione cerebrale sui gangli della catena. Per toccamento elitrale le *Pimelia* presentano la nettissima reazione di una immobilizzazione riflessa che deve essere interpretata come una inibizione energica del cervello su ogni impulso motorio coordinato dei gangli della catena. In un animale normale, tale riflesso e' simmetrico, cioe', si esercita contemporaneamente ed ugualmente su tutti gli arti del corpo. In un animale privato dei gangli sopraesofagei e quindi delle azioni inibitorie sulla corrispondente meta' del corpo, tale immobilizzazione riflessa non potra' stabilirsi normalmente che nell'antimero illeso. Od almeno, fra i due antimeri dovra' potersi notare qualche divario nell'assunzione della posizione di immobilita' e nella sua durata. Tale divario, in realta', non si nota, come se, cioe', non si fosse verificato alcun fatto di inibizione mancata.

D'altro canto l'insufficienza dell'interpretazione del Bethe, che uno squilibrio propulsivo sia bastevole ad originare e ad intrattenere il moto di maneggio, e' gia' stata dimostrata nella mancanza di simili moti in quelle esperienze in cui tale disquilibrio era stato artificialmente provocato, prescindendo da lesioni nervose.

Vi e' ancora una difficolta' e sta nel concepire le modalita' della distribuzione della "mancanza di inibizione" nell'organismo.

Essa dovrebbe infatti colpire tutti i gruppi muscolari ugualmente il che non si verifica, poiché abbiamo visto come, a prescindere dai muscoli degli arti, il capo, lo stesso asse sagittale del corpo siano flessi così da formare concavità verso il lato illeso. E perché nell'antimero illeso, in cui, in grazia della lateralità dell'azione cerebrale ammessa dal Bethe, nessuna condizione nuova avrebbe dovuto insorgere, dovrebbero invece predominare i gruppi di muscoli flessori che originano quelle curvature?

E per quanto riguarda la muscolatura degli arti, già abbiamo fatto osservare come essa sia costituita di muscoli antagonisti. Come si potrà concepire in questi una distribuzione della mancata inibizione? Entrambi gli antagonisti dovrebbero essere ugualmente non-inibiti e la loro azione dovrebbe liberamente ed accentuatamente esplicarsi in ogni possibile senso. Come si interpreteranno allora quelle particolari modificazioni d'impiego e quelle determinate ed obbligate direzioni assunte nello spazio dai moti degli arti, che abbiamo particolareggiatamente descritte?

Sono, queste, altrettante difficoltà che offre l'interpretazione del Bethe e che forse non si oppongono all'interpretazione che mi ha suggerita l'osservazione dei moti di maneggio nelle note specie di coelotteri.

La esporrò per sommi capi, senza dettagliarla, come concezione d'assieme.

1. La lesione di una regione laterale dei gangli sopraesofagei trae seco un'alterazione nel portamento dell'animale, che, in armonia con le disposizioni chiasmatiche osservate nei fasci nervosi cerebrocatenali non è ristretta ad una metà laterale del corpo, ma interessa l'intero organismo e con particolare evidenza si rivela nell'antimero opposto a quello della lesione.

2. Detta lesione provoca molto probabilmente un accrescimento generale della motilità, particolarmente visibile negli arti dal lato leso.

3. Provoca infine nell'organismo uno squilibrio nel normale uso della muscolatura, predominando in essa l'attività dei muscoli flessori nell'antimero illeso, attività resa manifesta dalla permanente maggiore flessione degli arti illesi e dall'incurvamento del corpo verso il lato sano.

4. Tali abnormi condizioni fisiologiche della muscolatura influenzano il normale svolgersi dei moti locomotorii, così da generare il movimento in circolo.

5. Il moto in circolo é dovuto prevalentemente—(ma non esclusivamente, poi che esso é un movimento cui attivamente partecipa tutto l'organismo)—alle azioni attrattive predominanti dei due primi arti del lato illeso, variamente orientate, rispetto alla direzione dell'asse sagittale. E'coadiuvato e facilitato dai moti propulsivi ad arcata, caratteristicamente proprii di tutti gli arti dal lato leso e particolarmente dei primi due.

6. Che tali azioni flessive siano il movente principale del giro in circolo é provato

a) dall'impossibilitá di provocare moti in circolo per esagerazione artificiale delle attivitá propulsive da uno dei lati.

b) dal ristabilirsi di locomozione retta od oscillante, allorché, per l'amputazione dei segmenti articolati degli arti, venga resa impossibile l'esecuzione dei moti attrattivi.

c) dal permanere del moto di maneggio allorché siano impediti i soli moti propulsivi ad arcata degli arti dal lato leso.

7. Il moto di maneggio risulta quindi bensí da un'alterazione delle condizioni generali di simmetria dell'organismo, come avevamo assunto dapprincipio, ma da tale alterazione che interessi tutto l'organismo stesso, assumendo vario aspetto nelle diverse sue regioni.

Quest'interpretazione dei moti di maneggio, che crediamo piú adeguata alla complessa realtá dei fatti, non contiene alcuna ipotesi, né va al di lá dei fatti medesimi, opportunamente coordinati e collegati.

Essa quindi non ci dice nulla di preciso circa le modalitá dell'alterata influenza del sistema nervoso sui gruppi muscolari. Né peraltro attribuisce a gangli condensazioni verbalistiche di proprietà non altro che supposte. Essa, per quanto non sia che un'approssimazione a quella che dovrà poter essere la teoria dei moti di maneggio, offre però ancora alcuni vantaggi da questo punto di vista, dai quali si potrà trar partito, indagando, come é in animo di chi scrive, le alterazioni istologiche del sistema nervoso che accompagnano le alterazioni fisiologiche del comportamento.

L'ammettere infatti la propagazione di una inibitività e di una azione tonificante dal complesso cerebrale alla muscolatura ed alla sua innervazione é concetto che, ove anche fosse esatto, sarebbe troppo generico per prestarsi a precisazioni anatomiche. Né il considerare solamente la soppressione dell'inibizione e del tono (di essi, infatti non si può pensare, al più, che una graduazione di intensità) può rendere conto degli svariati effetti che la diversità della localizzazione lesiva induce come sperimentalmente abbiamo constatato accadere.

Convorrà invece esaminare il decorso dei fasci e veder di porre in relazione la rottura di continuità anatomiche e la soppressione di contiguità funzionali oppure la deviazione di archi riflessi, che possano render ragione delle particolari condizioni di innervazione che rivela la fisiologia del maneggio. E basterebbe, a provare l'insufficienza di quel concetto, la constatazione di lesioni laterali del cerebrone non accompagnate da moti di maneggio.

Siamo ben lungi dal poterne precisar le ragioni, ma noi non vediamo altra via—per quanto questa sia irta di difficoltà—per giungervi.

Riuscirà pure chiaro come nella nostra interpretazione, altrettanto bene come in quella del Bethe, possano rientrare i moti di maneggio provocati per sezione unilaterale delle commissure fra sopra e sottoesofageo così come eventuali maneggi provocati da lesioni del sottoesofageo stesso.

Ma conviene lasciare libertà completa di indirizzo alla futura ricerca sperimentale e non costringerla entro predeterminate linee suggerite dalla teoria.

La quale potrebbe anche venire contraddetta da nuovi fatti, fors'anche per avere troppo voluto rimanere aderente ai fatti medesimi.

SUMMARY OF CONCLUSIONS

1. Injury to one side of the supraoesophageal ganglion brings about a change in the behavior of the animal (beetle), which, in harmony with the chiasmatic arrangement of the fibers running from the brain to the lower ganglia, is not restricted to one lateral half of the body but involves the whole organism and

reveals itself with special clearness in the antimere opposite to that of the lesion.

2. This injury provokes very probably a general increase of movement which is manifest particularly in the appendages of the injured side.

3. The final effect is to produce a disturbance of equilibrium in the normal functioning of the musculature, in which the activity of the flexor muscles of the uninjured side predominates, an activity rendered manifest by the greater permanent flexion of the uninjured appendages and by the bending of the body toward the uninjured side.

4. These abnormal physiological conditions in the musculature so influence the normal course of the locomotor movements as to produce movement in a circle.

5. The movement in a circle is due for the most part (but not exclusively, since it is a movement in which the whole organism participates actively) to the traction predominatingly exercised by the first two appendages of the uninjured side, this traction being variously directed with respect to the sagittal plane. It is helped and facilitated by the propulsive arcuate movements, characteristic of all the appendages of the injured side particularly of the first two.

6. That the movements of flexion are the principal cause of circus movements is proved:

a) By the impossibility of eliciting such movements by the artificial exaggeration of the propulsive activity of one side.

b) By the re-establishment of straight or oscillatory locomotion, when, by the amputation of the segments of the leg, the execution of the movements of traction is rendered impossible.

c) By the persistence of circus movements where only the propulsive arcuate movements are prevented in the legs of the injured side.

7. Thus circus movement does indeed result from an alteration of the general conditions of symmetry of the organism, as we have assumed from the beginning, but from such an alteration as affects the entire organism, assuming various aspects in different regions.

GLI AUTORI CITATI

- BAGLIONI Die Grundlagen der vergleichenden Physiologie des Nervensystems und der Sinnesorgane. Winterstein's Handb. d. vergl. Physiol., 4er Bd. Fischer, Jena, 1913.
Physiologie des Nervensystems. Ibidem.
- BARROWS The reactions of *Drosophila ampelophila* to odorous substances. Jour. Exp. Zool., vol. 4, 1907.
- BAUDRIMONT Note sur la marche des insectes. Procès Verbaux Société Linn. Bordeaux, T. 65, 1911.
- BETHE Vergleichende Untersuchungen über die Funktionen des Centralnervensystems der Arthropoden. Pflüger's Archiv., 68. Bd., 1897.
- BOHN Mouvements de manège en rapport avec les mouvements de la marée. C. R. Soc. de Biologie, Paris, 1904.
Mouvements rotatoires chez les larves des crustacés. Ibidem, T. 59, 1905.
Mouvements rotatoires d'origine oculaire. Ibidem, T. 58, 1905.
L'éclairement des yeux et les mouvements rotatoires. Ibidem, T. 59, 1905.
- BRUNDIN Light reactions of terrestrial amphipods. Journal Animal Behavior, vol. 3, 1913.
- CARPENTER Some reactions of *Drosophila* with especial references to convulsive reflexes.
- COMES Sui movimenti di maneggio e sul loro significato nella teoria segmentale. Biologisches Centralblatt, Bd. 30, 1910.
Effetti della decapitazione in *Calotermes flavicollis* ed in altri artropodi. Ibidem, Bd. 32, 1912.
- CORNETZ Les explorations et les voyages des fourmis. Flammarion, Paris, 1914.
- DELAGE Sur une fonction nouvelle des otocystes. Arch. de Zool. exp., IX série, T. 7, 1887.
- DEMOOR Recherches sur la marche des arachnides et des insectes. Arch. de Biol., T. 10, 1890.
Étude des manifestations motrices des crustacés au point de vue des fonctions nerveuses. Arch. de Zool. exp., IIe série, T. 9, 1891.
- DOLLEY Reactions to light in *Vanessa antiopa* with special references to circus movements. Jour. Exp. Zool., vol. 20, 1916.
The rate of locomotion in *Vanessa antiopa* in intermittent and in continuous light of different illuminations and its bearing on the continuous theory of orientation. Ibidem, vol. 23, 1917.
- DRZEWINA Mouvements de rotation et retour à la marche normale après section unilatérale du système nerveux. C. R. Soc. de Biol., T. 65, 1908.
- DUBOIS Application de la méthode graphique à l'étude des modifications imprimées à la marche par les lésions nerveuses expérimentales chez les insectes. Bull. Soc. Biol. (8), I, 1885.
Les élatérides lumineux. Bull. Soc. Zool. de France, T. 11, 1886.
Leçons de physiologie générale et comparée. Carré et Naud. Paris, 1898.
- DÜRKEN Experimental-Zoölogie. Springer, Berlin, 1919

- GARREY Light and the muscle-tonus of insects. The heliotropic mechanism. *The Journal of General Physiology*, 1918.
- HADLEY Reactions of blinded lobsters to light. *American Journ. Physiol.*, vol. 5, 1901.
- HERRERA Sur le mouvement de manège chez les insectes. *Bull. Soc. Zool. de France*, 1893, vol. 18.
- HOLMES Phototaxis in the amphipoda. *American Journ. Physiol.*, vol. 5, 1901.
The reactions of *Ranatra* to light. *Jour. Comp. Neur.*, vol. 15, 1905.
- KAFKA Einführung in die Tierpsychologie auf experimenteller und ethologischer Grundlage. Barth Leipzig, 1914.
- KELLOGG Some silkworm moths reflexes. *Biol. Bull.*, vol. 12, 1907.
- LOEB Die Tropismen. Wintersteins Handb. der vergl. Physiol., Bd. 4. Fischer, Jena, 1913.
Fisiologia comparata del cervello e psicologia comparata. Sandron, Palermo (1908).
- LYON A contribution to the comparative physiology of compensatory motions. *Americ. Journ. of Physiology*, vol. 3, 1900.
- MATULA Untersuchungen über die Funktionen des Centralnervensystems bei Insekten. *Pflüger's Archiv.*, Bd. 138, 1911.
- MCGRAW AND HOLMES Some experiments on the method of orientation to light. *Journ. Anim. Behavior*, vol. 3, 1913.
- NORMANN Dürfen wir aus den Reaktionen niederer Tiere auf das Vorhandensein von Schmerzempfindungen schliessen? *Pflüger's Arch.*, 67. Bd., 1897.
- PARKER AND PATTEN. The physiological effect of intermittent and continuous light of equal intensities. *Americ. Journ. Physiol.*, vol. 31, 1912.
- RADL Untersuchungen über die Lichtreaktionen der Arthropoden. *Archiv. für die gesamte Physiologie*, Bd. 87, 1901.
Ueber den Phototropismus einiger Arthropoden. *Biol. Centralbl.*, 21 Bd., 1901.
Untersuchungen ueber den Phototropismus der Tiere. Leipzig, 1903.
- YUNG Recherches sur la structure intime, etc. *Arch. Zool. expér.*, T. 7, 1878.