

## Alcune considerazioni sui caratteri morfologici e fisiologici delle Alghe

### INTRODUZIONE

A prima vista può sembrare strano che una rassegna delle tendenze evoluzionarie dei Protisti sia pubblicata sul Bollettino di Zoologia Agraria e Bachicoltura. Ma un Bollettino di laboratorio riflette inevitabilmente l'impronta che un Maestro crea col suo lavoro personale e col lavoro dei suoi allievi, e rivela la sua abilità nel modellare la rozza pietra dei neofiti secondo la vena che la pietra indica.

Quando i coniugi GRANDORI studiarono i Protozoi del terreno (R. e L. GRANDORI, 1934) fui introdotto in un mondo nuovo il cui fascino permane inalterato e durante gli anni dell'assistentato imparai ad amare la gioia insaziabile di studiare la natura nei suoi mirabili aspetti. Mi sia dunque permesso di esprimere la mia profonda gratitudine ed il mio devoto affetto all'Uomo e allo Scienziato che così generosamente mi ha modellato e ispirato nella vita.

I classici problemi delle tendenze evoluzionarie nelle alghe sono diventati un campo di interesse immediato e generale e da alcuni anni si è cominciato ad attaccarli sperimentalmente abbandonando sterili polemiche. L'esistenza di parecchie larghe e fiorenti collezioni di alghe e protozoi attesta la crescente fede nel valore di questi organismi come strumenti per studiare i fondamentali problemi evoluzionari. Intendo quindi di passare in rivista parecchi dei classici problemi evoluzionari nelle alghe con lo scopo di segnalare le fasi in cui il lavoro è in progresso e i problemi negletti. In molti casi gli organismi adatti per studiare questi ultimi problemi sono già stati isolati in coltura pura e si possono ottenere facilmente dalle collezioni di

(\*) Queste ricerche sono state aiutate in parte dai contratti: G-3216 dei National Institutes of Health, NR 163-262 dell'Office of Naval Research, e G-650 della National Science Foundation degli Stati Uniti d'America.



alghe e protozoi delle Università di Cambridge, Gottingen e Indiana (1). In altri casi organismi molto interessanti non sono ancora stati addomesticati, una magnifica occasione per i giovani di soddisfare il loro spirito avventuroso.

Prendo come tema centrale le tendenze evoluzionarie animali e vegetali delle alghe perchè è in questo gruppo che i primi tentativi verso la vegetalità e l'animalità si manifestano. Nelle alghe e protozoi attuali, per la loro grande antichità, possiamo prevedere che esista una mescolanza di caratteristiche arcaiche e recenti. Il compito da assolvere è quindi di arrivare con studi comparativi a concetti di quello che è primitivo e di quello che è recente, pur riconoscendo quello che è pressochè impossibile e che in ultime analisi il piacere di questo tipo di lavoro è nella contemplazione delle infinite idiosincrasie e varietà di queste affascinanti forme della vita. In pratica la maggior parte delle nostre conoscenze sulle alghe è derivata da studi intrapresi per altri motivi.

Le alghe microscopiche hanno un'enorme importanza nella economia delle acque dolci e marine perchè sono gli unici organismi di questi ambienti capaci di produrre nuova materia organica da sali inorganici, anidride carbonica e luce. In ultima analisi la produttività e la fertilità delle acque dipende dalla quantità e composizione del fitoplancton che è il principale cibo degli invertebrati erbivori. Il zooplancton è alla sua volta alla base di una sequela di predatori carnivori che culmina nei prodotti che l'uomo ricava dalle acque.

La pressione dell'enorme crescita in popolazione umana mondiale a cui assistiamo ci fa prevedere un futuro in cui ogni centimetro del suolo sarà coltivato nel modo più razionale e ogni altra risorsa dovrà essere sfruttata: il mare è l'ultima frontiera del nostro pianeta che rimane ancora da conquistare. E' quindi ovvio che uno dei problemi fondamentali è di comprendere le condizioni fisiche e chimiche che governano la crescita e le enormi periodiche fioriture di alghe e le cause del ritmo delle successioni algali nelle acque.

Da anni gli idrobiologi e gli oceanofili hanno cercato di risolvere il problema misurando le fluttuazioni in nitrati, fosfati, e sali inor-

(1) Il catalogo delle specie mantenute nelle collezioni di Cambridge e Gottingen è apparso in: E. G. PRINGSHEIM, 1951, Arch. Mikrobiol., vol. 16: 1-17 e quello della collezione di Indiana in: R. C. Starr, 1956, Lloydia, vol. 19, n. 3. Ulteriori informazioni possono essere ottenute dai Direttori delle collezioni: Mr. Eric George, Botany School, Downing Street, Cambridge, Inghilterra; Dr. E. G. Pringsheim, Botanische Anstalten Unter Karspüle, Göttingen, Germania; Dr. R. C. Starr, Department of Botany, Indiana University, Bloomington, Indiana, U.S.A.

ganici nelle acque, cioè le sostanze che erano ritenute le sole responsabili per la crescita delle alghe. Ma le correlazioni fra il contenuto in nitrati e fosfati e crescita delle alghe sono scarse, e ciò costituisce un invito alla ricerca di altri parametri essenziali ancora sconosciuti e a condurre nuovi studi sulla nutrizione delle alghe.

Quando si tentò di coltivare le alghe ecologicamente importanti o alghe appartenenti a gruppi algali interessanti per i loro aspetti evoluzionari, i mezzi nutritivi minerali fallirono fintanto che PRINGSHEIM (1913, 1926) trovò che l'estratto di terra era necessario. L'uso di questo estratto fu esteso alle alghe marine da FOYN (1934), BARKER (1935) e da GROSS (1937). ALLEN (1914) trovò che una diatomea marina poteva essere coltivata in un mezzo artificiale solo se alcuni centimetri cubici di acqua di mare erano aggiunti e profeticamente postulò che le sostanze attive fossero vitamine perchè agivano in concentrazioni estremamente piccole e non erano sostanze minerali.

LOWFF e DUSI (1938) furono i primi a dimostrare che alcuni flagellati incolori (*Polytoma*, *Polytomella* e *Chilomonas*) abbisognavano di una vitamina e che la necessità di fornire peptoni o estratto di terra era dovuta al bisogno degli organismi in tiamina. Ma l'estratto di terra doveva contenere altri principi attivi perchè la tiamina era inattiva per altre alghe. HUTNER (1936) aveva notato che *Euglena gracilis* abbisognava di un fattore di crescita che era presente solo in proteine animali e PROVASOLI e coll. (1948) trovarono che era presente anche nell'estratto di fegato. La similarità di distribuzione negli estratti organici portò alla scoperta che la vitamina B<sub>12</sub> (cobalamina) era il misterioso fattore di crescita per *Euglena* (HUTNER e coll. 1949). ROBBINS e coll. (1950) dimostrarono che l'estratto di terra è ricco in questa vitamina. Era dunque logico di postulare che una gran parte delle alghe richiedenti estratto di terra sono auxotrofiche (cioè abbisognano di fattori di crescita); ciò risultò vero. PROVASOLI e PINTNER (1953) presentarono una prima lista delle alghe auxotrofiche e discussero la possibile importanza delle vitamine come fattori ecologici. ROBBINS e coll. (1950) trovarono che la cobalamina è presente nelle acque di uno stagno e che la fioritura di euglene avviene quando la concentrazione in B<sub>12</sub> nelle acque è massima. La cobalamina è pure presente nelle acque marine [PROVASOLI e PINTNER (1953), LEWIN (1954), DROOP (1955)] e il suo contenuto fluttua colle stagioni (COWEY 1956). Attualmente l'analisi della cobalamina nell'acqua di mare è laboriosa, ma in parecchi laboratori

si stanno cercando organismi alofili adatti all'assaggio biologico della  $B_{12}$ , tiamina e biotina in acque salate. Sarà così possibile di valutare l'effetto delle vitamine sulle fioriture algali e di conseguenza sulla fertilità del mare [per una discussione sull'auxotrofia e sulla sua importanza ecologica vedi: LUCAS (1955), DROOP (1957) e PROVASOLI (1957)].

*Euglena gracilis* e *Ochromonas malhamensis*, due alghe di acqua dolce che richiedono cobalamina, dopo intensi studi (ROSS 1952, HUTNER e coll. 1955) sono ora diventati di uso comune negli ospedali per misurare il contenuto in  $B_{12}$  del sangue, urine e feci di anemici e di persone con varie malattie metaboliche. Gli studi sulle alghe, come quelli degli altri microorganismi, ricevono un altro vigoroso impulso dalla sempre crescente necessità di trovare organismi che possano servire come assaggi biologici di importanti metaboliti, per comprendere meglio come vengono sintetizzati e per provare l'effetto del crescente numero di rimedi che la farmaceutica moderna sviluppa. Non ultimo è l'interesse nelle alghe come cibo per gli invertebrati marini economicamente importanti (ostriche, etc.) e come possibile alimento umano.

### 1. Tendenze morfologiche evoluzionarie nelle Alghe (1).

Morfologicamente lo stadio del flagellato fotosintetico è considerato la forma primitiva da cui derivano le due sequenze evoluzionarie: flagellato - pianta e flagellato - animale. I vari gradini delle due tendenze sono presenti nella maggior parte dei gruppi algali indicando che il tipo morfologico originario, il flagellato, offre solamente certe limitate possibilità. Tuttavia ciascun gruppo algale differisce dagli altri nel numero delle specie rappresentanti i vari gradini: in certi gruppi la tendenza vegetale predomina, in altri quella animale. La tendenza evolutiva « unicellulare »-pluricellulare, che è altrettanto potente, si sovrappone in molti gradini della sequenza evoluzionaria.

(1) Queste note sulle varie tendenze evoluzionarie morfologiche sono derivate dai lavori di Pascher e dai trattati di Smith (1933 e 1950), Frisch (1935 e 1948) e Grassé (1953) a cui rimando il lettore per più dettagliate informazioni. Sono fiducioso che se il lettore consulerà questi trattati, la meravigliosa varietà di specie l'invoglierà a scegliere fra di esse molti altri organismi non ancora studiati in cultura che gli permetteranno di studiare *in vitro* l'origine e l'evoluzione delle varie tendenze morfologiche e fisiologiche verso gli animali e i vegetali.

luzionaria vegetale, ma è più rara nella sequenza animale. I primi tentativi sono dei *cul de sac* evoluzionari perché gli aggregati cellulari non offrono la solidità e versatilità necessarie per lo sviluppo di un organismo composto da un gran numero di cellule (es.: tendenza volvocina, clorococcina e ameboide).

### a) TENDENZE VEGETALI.

I requisiti fondamentali per lo sviluppo della linea vegetale sono la perdita di motilità, la pluricellularità, e l'organizzazione di una struttura versatile. I tentativi evoluzionari derivanti dall'interazione di queste forze possono essere raggruppati in 3 tendenze originantesi tutte da un tipico organismo che è flagellato durante ambedue le fasi del ciclo vitale, la vegetativa e la riproduttiva.

1) *Tendenza volvocina*, è un tentativo di pluricellularità allo stadio flagellato e risulta, nella specie più evoluta, in un individuo pluricellulare, la « colonia » di *Volvox*. La serie evoluzionaria culminante in *Volvox* è un magnifico modello della perdita graduale della totipotenza dell'individuo e la nascita della interdipendenza cellulare, ma è un tentativo pluricellulare abortito per le limitazioni strutturali che sono imposte dalla pluricellularità allo stato flagellato (uno strato esterno di cellule flagellate è necessario per la motilità della « colonia », ma la tenuità di un tessuto monostratificato limita la rigidità e la misura della costruzione).

2) *Tendenza clorococcina*, in cui si ha la perdita contemporanea della motilità e dell'abilità di riprodurre vegetativamente altre cellule immobili: le cellule immobili producono esclusivamente forme flagellate o autospore.

3) *Tendenza tetrasporina*, è l'unica tendenza che combina i requisiti essenziali per lo sviluppo di un tallo organizzato versatile: la perdita di motilità, e l'abilità delle cellule immobili di riprodurre cellule uguali a se stesse. Le forme considerate più primitive producono colonie temporanee di individui inclusi in matrici inerti. E' solo quando le cellule figlie rimangono attaccate fra loro che si può originare la più semplice struttura pluricellulare, il filamento, da cui si possono derivare le forme più complesse: a) il filamento diventa eterotico: le cellule di uno degli apici perdono i pigmenti fotosintetici e diventano un organo di attacco (il precursore delle radici);

b) il filamento eterotrico si può ramificare allo stato monoassiale o può formare talli più complessi composti di vari filamenti (tallo plurialessiale). Tuttavia la versatilità di tale struttura è limitata e le varie possibilità di ulteriore sviluppo sorgono quando le cellule vegetative acquistano dapprima il potere di dividersi secondo due assi ortogonali giacenti sullo stesso piano (creando talli espansi, foliacei) e infine su due assi ortogonali locati su due piani ortogonali che permettono la costruzione di talli parenchimatosi dotati della solidità e versatilità necessarie per la graduale evoluzione verso le crittogame.

b) TENDENZE ANIMALI.

I requisiti fondamentali per lo sviluppo della linea animale sono la perdita di pigmenti fotosintetici, la perdita dei plastidi, e l'acquisizione della fagotrofia. La tendenza verso la pluricellularità nei protozoi attuali è scarsa: probabilmente le primitive forme pluricellulari si estinsero perché dotate di poco valore competitivo.

La perdita del pigmento fotosintetico (apoclorosi) è il primo segno visibile della tendenza verso l'animalità: i cloroplasti scompaiono ma gli altri caratteri morfologici del flagellato rimangono spesso immutati. In alcuni generi delle *Chlorophyceae* (*Chlamydomonas-Polytoma*; *Pyramidomonas*, *Tetrachloris-Polytomella*, etc.) e delle *Eugleninae* (*Euglena-Astasia*) la derivazione delle specie apoclorotiche delle pigmentate è chiarissima: le forme incolore sono morfologicamente identiche in ogni dettaglio ad eccezione naturalmente dei cloroplasti che sono assenti. Nel caso particolare *Euglena-Astasia*, l'evoluzione vegetale - animale è attualmente in atto nella specie *Euglena gracilis*. TERNEZ (1912) aveva notato che occasionalmente e spontaneamente alcuni individui incolore comparivano in cloni di *Euglena*. Più tardi fu possibile di provocare sperimentalmente la trasformazione di euglene in astasie: PROVASOLI e coll. (1948) ottennero la perdita permanente dei cloroplasti in tutti gli individui trattati colla streptomicina, e PRINGSHEIM (1952) dimostrò che le temperature ottime per la crescita dei vari ceppi di *Euglena* (34-35°C) inducono nella maggioranza dei cloni il sorgere di individui apoclorotici. Mentre si può presumere che le concentrazioni di streptomicina necessarie per effettuare la perdita dei cloroplasti esistono in natura solo in particolari nicchie ecologiche favorevoli per

la crescita degli actinomiceti, le temperature che inducono la mutazione euglena-astasia sono le normali temperature estive: non rimane quindi alcun dubbio che questo fenomeno occorre egualmente in natura. È inoltre interessante notare che le abilità eterotrofiche e i bisogni in vitamine sono assolutamente identici in *Euglena gracilis* coltivata in assenza di luce, e nelle forme incolore ottenute con il calore o colla streptomicina. Ma l'assenza della luce, la streptomina ed il calore inducono in euglena non solo la perdita della clorofilla ma il completo collasso dei cloroplasti. WOLKEN (1953) dimostrò che i cloroplasti delle alghe sono costituiti da lamelle regolarmente orientate: in queste lamelle le molecole di clorofilla formerebbero un regolare reticolo monostratificato situato fra gli strati proteici e lipidici che formano la lamella. Durante la scolorazione della clorofilla si nota che lo spettro di assorbimento del pigmento varia indicando formazione di feofitina, e di altre sostanze non ancora identificate, e contemporaneamente si ha la disintegrazione delle lamelle: apparentemente le molecole di clorofilla sono una parte integrale e strutturale di esse (WOLKEN 1956).

La riduzione dei cloroplasti a « fantasmi » è accompagnata da un grande sviluppo del preesistente condrioma che forma un reticolo superficiale [PRINGSHEIM e HOVASSE (1948) e WOLKEN (1953)]. Simili reticoli sono stati descritti per parecchie specie di *Polytoma*, *Polytomella*, *Astasia*, *Distigma* e *Menoidium*, specie naturali di flagellati permanentemente incolore. VOLKONSKY (1930) che per primo ha dimostrato citologicamente questo reticolo lo ha omologato a un leucoplasto perché i grani di amido si formano nelle sue maglie, mentre HOVASSE (1947) considera il reticolo delle euglenine come mitocondriale, e LWOFF (1950) suppone che avvenga una fusione fra il condrioma vero e proprio e i « fantasmi » dei cloroplasti. Indipendentemente da ogni discussione sull'esatta natura di questo reticolo e del destino e della funzione dei « fantasmi » (che può essere risolta solo con più dettagliate ricerche al microscopio elettronico), due fatti rimangono certi: a) molti flagellati incolore sono capaci di produrre riserve amilacee, e b) sono provvisti di un reticolo di tipe mitocondriale molto più sviluppato che nelle corrispondenti forme con cloroplasti. Questi organismi, rappresentanti il primo passo verso l'animalità, furono designati da LWOFF (1932) « leucofiti » e sono dotati di oxiotrofia (cioè dell'abilità di sintetizzare riserve amilacee e partire

da acidi organici); gli stessi organismi erano stati chiamati da PRINGSHEIM (1935) « azetatflagellaten » perchè l'acido acetico è la loro comune fonte di carbonio. I leucofiti rimpiazzano la deficienza nutriziva causata dalla perdita dei pigmenti fotosintetici coll'eterotrofia, tritizia causata dalla perdita della loro forma esterna e l'osmotrofia (acquirizione di sostanze nutritive allo stato disciolto).

In altri gruppi algali, le *Chrysophyceae* e le *Dynophyceae*, parecchie delle specie flagellate pigmentate sono capaci di ingerire particelle solide in determinate zone del protoplasto. In questi gruppi la scomparsa della clorofilla non è seguita dalla produzione di un leucoplasto ma è compensata dalla nutrizione fagotrofica. La maggior parte degli organismi descritti dai protozoologi come Zooflagellati sono specie che mostrano queste due tendenze o che derivano da esse.

La tendenza animale più spiccata è l'*ameboide*: l'individuo assume temporaneamente o permanentemente la tipica forma ameboide e le prede possono essere catturate in ogni parte del protoplasto. Che le vere amebe derivano da forme pigmentate flagellate è provato dall'esistenza di organismi ameboidi che conservano come *Chloramoeba heteromorpha* cloroplasti e flagelli, e di organismi transizionali come: amebe che non hanno stadi flagellati, ma che conservano i cloroplasti (*Rhynchocystidinae*); amebe completamente incolori che hanno uno stigma, il tipico organello fototattico dei flagellati pigmentati; amebe incolori che hanno stadi flagellati come la *Dimastigamoeba gruberi* e il fantastico *Ciliophrys infusorium* che ha uno stadio di tipico eliozoo che si può rasformare in un plasmodio amebico o in un tipico flagellato. In realtà i Rizopodi benchè per la maggior parte derivati dalle *Chrysophyceae* non sono per nulla un gruppo omogeneo filogeneticamente, perchè le *Xanthophyceae* e le *Dinophyceae* mostrano pure tendenze ameboidi.

## 2. Tendenze morfologiche evoluzionarie dei vari gruppi algali e autotrofia.

1) *Chlorophyceae*. Questo gruppo è di particolare interesse perchè è più vicino di ogni altro gruppo algale alle principali linee evoluzionarie delle piante. Ha in comune con esse: pareti cellulari cellulari, gli stessi tipi e proporzioni simili dei pigmenti fotosintetici, presenza di pirenoidi, e formazione di amido. Questo gruppo inoltre

ha una varietà di tendenze vegetali e più di ogni altro si presta a investigazioni, perchè moltissime specie rappresentanti i diversi gradini nella sequenza evoluzionaria sono in coltura e si possono ottenere facilmente dalle collezioni di colture menzionate nella introduzione.

Le *Chlorophyceae* hanno fortissime tendenze vegetali e, benchè non comprendano le più complesse forme di tipo parenchimatoso, mostrano una varietà di avanzate strutture eterotriche e nelle *Syphonales* raggiungono costruzioni tallari simili a quelle delle alghe rosse e brune. Inoltre in nessun'altra classe delle alghe appare una così evidente dovizia e varietà in tipi di talli primitivi: un esempio magnifico di alcuni degli innumerevoli tentativi di formazione di un soma che caratterizzano le prime fasi dell'evoluzione delle piante.

Lo stadio flagellato pigmentato è rappresentato da una abbondanza di specie e forme raggruppate nelle *Volvocales*. Molte *Volvocales* sono in coltura pura e hanno già servito per studi sulla nutrizione delle forme pigmentate e incolori. Due tendenze, la sessualità e la colonialità sono comuni in questo gruppo. La serie evolutiva sessuale occorre sia nelle forme unicellulari che nelle coloniali; esistono forme unicellulari monoiche ologame (*Dunaliella*, *Palytomella*, etc.) e forme dioiche con isogameti (*Chlamydomonas eugametos*, *C. simplex*, *C. moewusii*, etc.); altre specie (*Gonium*, *Pandorina*, coloniali) hanno apparenti anisogameti (condizione intermedia fra anisogamia e isogamia); alcune forme sono anisogametiche (*Chlamydomonas Braunii*), o oogame (*Chl. coccifera*) e con spermatozoidi (*Chlorogonium oogamum* e le forme coloniali *Eudorina*, *Pleodorina* e *Volvox*). Sfortunatamente le forme interessanti unicellulari di *Chlamydomonas* e *Chlorogonium* non sono in coltura pura. Sarebbe specialmente interessante studiare quando i gameti nella sequenza isogamia-eterogamia-eterogamia diventano specializzati e perdono il potere di svilupparsi come individui vegetativi (MOEWUS asserisce che i gameti di *C. eugametos* hanno questo potere) e di studiare i fattori che inducono gli isogameti a comportarsi in un modo fisiologico diverso (eterogamia fisiologica).

Quasi tutte le specie coloniali sono in coltura pura (*Gonium*, *Pandorina*, *Eudorina*, e *Volvox*): esse possono essere impiegate per studiare i fattori che determinano il ciclo vitale, il sesso delle colonie, la sessualità, e problemi di differenziazione cellulare (perdita della totipotenza e acquisizione della interdipendenza cellulare).

Molte specie delle *Chlorophyceae*, le *Tetrasporinae*, hanno forme palmelloidi immerse in matrici più o meno solide e possono formare interessanti talli (*Prasinocladus*, *Tetraspora* e *Chaetopeltis*). Parecchie forme sono in coltura pura; le due ultime sono in coltura impura ma potrebbero essere purificate con lavaggi successivi delle zoospore. Specie di questo gruppo potrebbero servire per studi sulla produzione delle matrici e sulle condizioni che favoriscono la produzione di zoospore.

La tendenza clorococcina è altrettanto diffusa e varia in tipi (*Chlorococcales*). La colonialità appare anche in questa tendenza benchè le cellule immobili vegetative siano incapaci di dividersi direttamente in cellule eguali a sè stesse ma producano zoospore o autospore (cioè aplanospore immobili simili alle cellule vegetative). Nuove colonie vengono formate da zoospore o autospore che si uniscono fra loro a formare la caratteristica forma coloniale della specie. Molte clorococcali sono in coltura pura e presentano interessanti problemi morfogenetici: *Hydrodictyon*, che forma splendidi sacchi cilindrici di larga taglia (10 cm. e più), o fogli, composti di una rete di cellule cilindriche, è in coltura impura ma forse potrebbe essere purificato adoperando antibiotici. Le clorococcali sono pure interessanti perchè parecchie specie hanno abilità eterotrofiche (*Chlorella*, etc), altre sono simbiotiche, e vi sono alcune specie apoclorotiche. Poichè la tendenza clorococcina è considerata come una delle più primitive tendenze vegetali sarebbe interessante di studiare a fondo il loro potere eterotrofico e il bisogno in vitamine (alcune specie come vedremo in seguito sono autotrofiche).

La tendenza tetrasporina è molto diffusa ed è rappresentata da filamenti semplici (*Ultrichales*) o ramificati (*Chladophorales*) o da filamenti tipicamente eterotrichi (cioè differenziati in una parte prostrata dendroide che serve di attacco al substrato e di un sistema di filamenti ramificati eretti) di varia complessità come nelle *Chaetophorales*. Talli parenchimatosi a strati mono- o bicellulari derivanti da stadi giovanili filamentosi, possono formare espansioni fogliacee (*Ulva*, *Prasiola*), sacchi allungati vuoti (*Enteromorpha*), o cilindri solidi (*Schizomeris*). In questo gruppo esistono molte delle prime tappe nello sviluppo del filamento eterotrico e delle sue possibilità evoluzionarie. Rimando le persone interessate a questa evoluzione ai magnifici lavori di FRITSCH (1939, 1952 a, b, 1953, 1945, 1946)

che saranno loro di grande ispirazione. Purtroppo questi lavori non hanno finora risvegliato l'interesse che meritano nonostante offrano una varietà di problemi fondamentali che possono essere attaccati sperimentalmente. Molte forme estremamente interessanti e note sono in coltura pura come: *Stichococcus*, *Horidium*, *Microspora*, *Pseudodendroclonium*, *Sphaeroplea*, e persino *Ullothrix*, *Stigeoclonium*, *Draparnaldia* e *Prasiola*. *Coleochaete scutata* è una specie dioica molto interessante che è in coltura impura; il tallo è un semplice filamento dicotomo ma gli organi sessuali sono specializzati in anteridi e archegoni. Specialmente interessanti sono gli studi sulla totipotenza delle varie cellule e delle varie parti del filamento eterotico e la loro abilità a formare zoospore e gameti. Studi preliminari su *Ulva lactuca* in coltura pura indicano che l'acido indolacetico e la kinetina hanno un'azione sul numero e lunghezza dei filamenti prodotti da pezzi di filamento semplice. Le colture pure furono cominciate con un pezzo di tallo che fu purificato con antibiotici e che produsse zoospore; le zoospore originarono filamenti spessi, lunghi circa un centimetro, che non si svilupparono in espansioni foliose; parecchi passaggi sono stati ottenuti trapiantando pezzi di essi. In quali gradini della tendenza algale compare per primo il bisogno di ormoni vegetali?

Altri tipi di filamenti sono prodotti dalle *Oedogoniales*, che hanno una particolare divisione cellulare e crescita delle pareti cellulari, e nelle *Conjugales* che hanno gameti ameboidi richiedenti un processo di fusione fra i due filamenti che è generalmente designato « coniugazione ». Parecchie specie di questi due ordini sono in coltura pura ma la maggior parte di esse, specialmente le specie filamentose, sono in colture impure.

È meraviglioso che i talli più complessi e specializzati delle *Chlorophyceae* compaiano nelle *Syphonales*. I talli di questo ordine sono costituiti da filamenti ramificati sprovvisti di setti e contenenti una unica massa citoplasmatica con molti nuclei. Tuttavia questi talli con ingegnosi mezzi hanno la solidità strutturale necessaria, normalmente rappresentata dai setti, per lo sviluppo di strutture morfologiche complesse e di notevole taglia: le *Caulerpaceae* e *Dasycladaceae* hanno talli erbacei con espansioni fogliiformi disposte in verticilli o pennate, e le *Codiaceae* una varietà di talli composti di filamenti intrecciati. Infine le *Charales*, considerate da alcuni come un

ordine delle *Chlorophyceae* e da altri come una classe distinta ma intimamente affine, hanno talli cellulari costituiti da sottili fusti con lunghi internodi, ciuffi di rametti verticillati, elaborati organi sessuali, e la presenza di stadi protonemici nello sviluppo delle zigote - caratteristiche ricordanti le *Bryophyta*. Nessuna specie delle *Siphonales* è in coltura e una sola specie delle *Charales*, *Chara*, è in coltura in pura.

L'unica tendenza verso l'animalità presente nelle *Chlorophyceae* è la perdita dei pigmenti fotosintetici che è pertanto praticamente circoscritta alle *Volvocales*: in questo ordine, composto di flagellati, la forma più primitiva morfologica, la tendenza all'apoclorosi è parecchio diffusa. La tendenza ameboide è del tutto occasionale e finora si conosce un solo *Chlamydomonas* (PASCHER 1918) pigmentato che forma amebogameti, amebozigoti e plasmodi, e *Gametaeoba* (PASCHER 1917), un'ameba incolore che produce gameti flagellati e zigoti di tipo clamidomonadino.

Circa 200 specie di *Chlorophyceae* sono state ottenute in colture pure e vengono mantenute da anni in soluzioni nutritive minerali agarizzate. Non sono state incluse nella tabella 1 perchè la maggior parte di esse non è stata studiata colle tecniche moderne che evitano gli inquinamenti in vitamine derivanti dall'uso dell'agar, del cotone (che contiene tiamina) e dell'acqua distillata, in cui possono crescere microrganismi sintetizzanti cobalamina (ROEBS e coll. 1953). Benchè è probabile che la maggioranza di esse sia fotoautotrofa, è necessario di accertare con tecniche rigorose se alcune di esse sono autotrofe (come lo sono *Coelastrum* e *Selenastrum*). Ciò è importante per determinare in quali dei gruppi a tendenza vegetale cessa il bisogno in vitamine.

La pluralità delle specie recentemente studiate è fotoautotrofa e la minoranza richiede vitamine: il bisogno in tiamina predomina e solo quattro specie richiedono cobalamina. E' sintomatico che il gruppo algale che possiede le più sviluppate tendenze verso le piante (che non abbisognano di vitamine) ha un'assoluta minoranza di specie autotrofiche e che la maggioranza di esse compare nelle *Volvocales*, l'ordine che ha una spiccata tendenza verso l'apoclorosi. *Coelastrum*, *Selenastrum* e *Prototheca* appartengono alle *Chlorococcales* che, benchè mostrino la più primitiva tendenza vegetale (clorococcina), hanno, se pure rarissime, alcune specie incolori come *Prototheca*.

TABELLA 1  
CHLOROPHYCEAE

Specie	Bisogno in fattori di crescita		Autore
	Vitamine	Altri fattori	
<i>Dunaliella salina</i>	0	0	
<i>Dunaliella primolecta</i>	0	0	Provasoli, inedito
<i>Dunaliella viridis</i>	0	0	Gibor 1956
<i>Pyramimonas inconstans</i>	B <sub>12</sub> , tiamina	0	Lewin, inedito
<i>Polytomella caeca</i> (*)	tiamina	0	Lwoff e Dusi 1938
<i>Stephanoptera gracilis</i>	0	0	Gibor 1956
<i>Brachiomonas submarina</i>	0	0	Droop 1955
<i>Chlamydomonas agloeformis</i>	0	0	Lwoff 1932
<i>Chlamydomonas chlamydogona</i>	B <sub>12</sub>	istidina	Hutner, Pintner, Provasoli 1951
<i>Chlamydomonas moewusii</i>	0	0	Hutner e Provasoli 1951
<i>Chlamydomonas reinhardtii</i>	0	0	Smith
<i>Polytoma caudatum</i> (*)	tiamina	0	Lwoff e Dusi 1938
<i>Polytoma obtusum</i> (*)	0	0	Lwoff e Dusi 1938
<i>Polytoma ocellatum</i> (*)	tiamina	0	Lwoff e Dusi 1938
<i>Polytoma uvella</i> (*)	0	0	Lwoff e Dusi 1938
<i>Chlorogonium elongatum</i>	0	0	Loefer 1934
<i>Chlorogonium euchlorum</i>	0	0	Loefer 1934
<i>Lobomonas pyriformis</i>	0	0	Osterud 1938
<i>Lobomonas rostrata</i>	B <sub>12</sub>	0	Lewin 1952
<i>Platymonas</i> sp.	0	0	Gibor 1956
<i>Haematococcus pluvialis</i>	0	0	Lwoff 1932
<i>Nannochloris atomus</i>	0	0	Ryther 1954
<i>Nannochloris oculata</i>	0	0	Droop 1955
<i>Stichococcus cylindricus</i> (?)	0	0	Ryther 1954
<i>Stichococcus cylindricus</i> (?)	B <sub>12</sub>	0	Lewin 1954
<i>Stichococcus</i> sp.	0	0	Gibor 1952
<i>Coelastrum morus</i> (?)	tiamina	0	Lewin 1952
<i>Selenastrum minutum</i> (Cambridge-Culture Collection)	0	0	Lewin 1952
<i>Selenastrum minutum</i>	tiamina	0	Lewin 1952
<i>Chlorella vulgaris</i>	0	0	
<i>Prototheca zopfii</i> (*)	tiamina	0	Anderson 1945
<i>Pilinia</i> sp.	0	0	Lewin, inedito
<i>Prasiola stipitata</i>	0	0	Lewin 1955

\* specie incolora

Si potrebbe essere tentati di generalizzare che l'auxotrofia è una perdita di funzione strettamente legata all'animalità; tale generalizzazione, se valida quando si comparano gli animali primitivi colle piante primitive (invertebrati e crittogame), non può essere sostenuta come assoluta al livello dei Protisti in cui questa perdita di funzione apparentemente origina. Nelle alghe l'auxotrofia è preponderante nei gruppi che rivelano incipienti segni di animalità (come l'apocloresi) ma non necessariamente li accompagna. E' così che specie flagellate provviste di pigmenti fotosintetici come *Chlamydomonas chlamydogama* e *Pyramimonas inconspans* sono auxotrofe mentre specie apoclorotiche come *Polytoma obtusum* e *P. uvella* non abbisognano di vitamine.

2) *Eugleninae*. Questo gruppo è quasi esclusivamente composto di specie flagellate; l'unico accenno a una tendenza vegetale appare nelle pochissime specie dell'ordine *Colaciales*, in cui le cellule immobili formano colonie palmelloidi amorphe o dendroidi e producono zoospore di tipo euglenoide.

Al contrario le tendenze animali sono predominanti: si conoscono generi di flagellati incolori in numero molto maggiore di quelli pigmentati. L'evoluzione verso le forme incolori, benchè in atto in alcune euglene, deve essere incominciata da lungo tempo perchè molti generi delle *Astasiacee* e tutti i generi delle *Peranemaceae* non hanno corrispondenti generi fotosintetici nelle *Euglenaceae*. La predominante tendenza animale di questo gruppo non è solamente espressa nelle forme apoclorotiche capaci di sintetizzare riserve amilacee (*Astasiaceae*) ma anche nelle abbondanti specie fagotrofiche (la totalità dei generi dell'ordine *Peranemaceae*). Nelle forme fagotrofiche l'ingestione di particelle solide avviene in determinate porzioni del protoplasto che spesso sono cos' specializzate da formare un vero e proprio citostoma indicando che nelle *Eugleninae* le tendenze animali hanno raggiunto un alto grado di specializzazione.

La maggior parte delle specie che sono in coltura pura sono incluse nella tabella 2, ad eccezione di alcune euglene che sono state poco studiate. Alcune di esse come *E. spirogyra* e *rubra* sono molto difficili da coltivare e probabilmente richiedono mezzi nutritizi speciali e forse parecchi fattori di crescita. Molte altre specie sono in coltura impura e sono mantenute nei mezzi bifasici di PRINGSHEIM (1946) (terra-acqua con piccoli pezzetti di amido o formaggio per

TABELLA 2  
EUGLENOPHYTA

Specie	Bisogno in fattori di crescita		Autore
	Vitamine	Altri	
<i>Euglena gracilis</i> varietà: <i>typica</i> , <i>bacillaris</i> , <i>urophora</i>	B <sub>12</sub> , tiamina		Hutner e coll., 1949
<i>Asiata longae</i> (= <i>A. klebsii</i> , van Dach) (*)	B <sub>12</sub> , tiamina		Thayer 1949
<i>Euglena gracilis</i> (*) (1) (permanentemente incolora)	B <sub>12</sub> , tiamina		Robbin 1953
<i>Euglena piscijormis</i>	tiamina		Dusi 1939
<i>Euglena viridis</i>	B <sub>12</sub> , tiamina		Hutner e coll., inedito
<i>Euglena stellata</i>	B <sub>12</sub> , tiamina		Hutner e coll., inedito
<i>Eutreptia</i> sp.	B <sub>12</sub> , tiamina, biotina		Mc Laughlin, Gold, e Provasoli, inedito
<i>Phacus pyrum</i>	B <sub>12</sub> , tiamina		Provasoli e Pintner, inedito
<i>Trachelomonas abrupta</i>	B <sub>12</sub> , tiamina (2)		Provasoli e Pintner 1955
<i>Trachelomonas pertyi</i>	B <sub>12</sub> , tiamina (2)		Provasoli e Pintner, inedito
<i>Peranema trichophorum</i> (*)	B <sub>12</sub> , tiamina, riboflavina,		Storm e Hutner 1953

(\*) Specie incolora.

(1) ottenuta con l'azione della streptomiceina.

(2) tiamina non è assolutamente necessaria ma mantiene le colture vive e pigmentate più a lungo.

favorire la crescita dei batteri). Ripetuti tentativi di ottenere colture di queste specie sono falliti; ciò non è dovuto alla difficoltà di eliminare i batteri, ma alla inabilità di fornire loro mezzi nutritizi in cui possano crescere. Questo gruppo offre perciò grandi possibilità ai giovani volenterosi di scoprire il nuovo. Lo studio dei requisiti nutritizi di queste specie può rivelare il bisogno di speciali metaboliti, fattori di crescita o altre condizioni culturali (forse la semianaerobiosi) e permettere quindi di ottenere in coltura pura molti organismi interessanti come avvenne dopo la scoperta che la cobalamina era necessaria per *Euglena gracilis*.

Fra le specie pigmentate in coltura impura vi sono: *Euglena*, *Phacus*, *Cryptoglena*, *Trachelomonas*, e fra le specie incolori *Asiata*,

*Distigma*, *Hyalophacus*, *Menoidium* e *Rhabdomonas*. L'unica specie fagotrofica in coltura è *Peranema*. Due *Colacium* sono in coltura pura e attendono l'amatore che studi la loro nutrizione: sarà interessante vedere se anche queste specie che mostrano tendenze vegetali primitive richiedono vitamine.

Tutte le *Euglenaceae* e *Astasiaceae* finora studiate (tabella 2) richiedono cobalamina e tiamina: questo comportamento estremamente rigido e costante può essere la caratteristica tendenza auxotrofica di questo gruppo. È interessante che la tiamina in due specie di *Trachelomonas* non è assolutamente necessaria: non influenza né la velocità di divisione né la crescita totale ma mantiene le colture vitali e pigmentate molto più a lungo che in quelle con sola cobalamina.

L'unica specie fagotrofica finora studiata, *Peranema*, richiede riboflavina e possibilmente altre vitamine oltre alla cobalamina e tiamina (STORM e HUTNER 1953). È importante notare che la fagotrofia in *Peranema* è accompagnata da perdite di funzioni, come il bisogno di aminoacidi, purine, piramidine e steroli, che sono simili a quelle riscontrate in alcuni Ciliati (*Tetrahymena* e *Paramoecium*) (un invito a studiare la nutrizione di molte altre specie flagellate fagotrofe, fotosintetiche ed incolore).

3) *Cryptophyceae*. Le *Cryptophyceae* sono un gruppo di incerta sede: PASCHER (1911) aveva proposto di radunare le *Cryptophyceae*, *Desmokontae* e *Dinokontae* nella divisione *Pyrrophyta* considerando che, per la similarità di alcuni caratteri, questi tre gruppi rappresentano tre divergenti linee evoluzionarie originatesi da comuni antenati. Col progresso degli studi e la scoperta di nuove specie SMITH (1933) e FRITSCH (1934) preferiscono di tenere separate le *Cryptophyceae*.

Due principali caratteristiche distinguono questo gruppo algale dagli altri: la varietà di pigmenti fotosintetici (bruni, blu-verdi e rossi) e la scarsità di specie. HOLLANDE (in GRASSÉ 1952) postula che i pigmenti accessori delle *Cryptophyceae* possono essere delle ficobiline. Dati preliminari di WOLKEN e HAXO (comunicazione personale) indicano che il pigmento rosso di *Rhodomonas lens* è idrosolubile ed ha massimo assorbimento a 546 m $\mu$  e un andamento della curva di assorbimento simile alle ficoeritrine. Queste ricerche saranno estese alle altre specie che sono in coltura pura, alcune delle quali

sono verde-oliva o blu-verdi. È possibile che non tutte le *Cryptophyceae* abbiano ficobiline e ciò sarebbe di estrema importanza filogenetica, perché farebbe considerare le *Cryptophyceae* come il più primitivo gruppo di alghe a nucleo convenzionale. FRITSCH (1934, p. 661) considera oscure le affinità delle *Cryptophyceae* con altri gruppi algali, ma nota che esistono notevoli somiglianze colle *Dinophyceae*, remote somiglianze colle *Phaeophyceae* e possibili connessioni con le *Ochromadaceae* e persino colle *Chlorophyceae*.

La scarsità in specie delle *Cryptophyceae* induce a postulare che le specie attuali sono i resti di un gruppo antichissimo, e in tal caso è logico che manchino forme morfologiche transizionali con altri gruppi. Per stabilire eventuali legami filogenetici diventa quindi necessario studiare la loro composizione chimica per trovare al livello molecolare tracce che possano illuminare l'evoluzione algale. Dati biochimici accoppiati con dati morfologici sono già stati impiegati per stabilire la possibile primitività di alcuni gruppi algali. Si considera ad esempio, che le ficobiline sono pigmenti accessori primitivi, perchè sono i pigmenti delle *Cyanophyceae* che sono considerate morfologicamente le alghe più primitive per avere un nucleo simile a quello dei batteri.

Le *Rhodophyceae* erano finora il solo altro gruppo algale che avesse ficobiline e fu considerato il più primitivo gruppo algale a nucleo convenzionale non solo per avere pigmenti « primitivi » ma perchè le forme attuali rappresentano solo tendenze vegetali tetrasporine sviluppatissime. Inoltre le *Rhodophyceae* non hanno forme flagellate né stadi flagellati, neanche i gameti, e solo rarissime specie sono unicellulari. Come possiamo dunque rintracciare la loro origine nell'assenza apparente di forme attuali che permettano di correlarle con altri gruppi algali? Ma è veramente ogni traccia col passato scomparsa? Non è forse possibile rintracciarle biochimicamente? *Rhodomonas lens*, come probabilmente molte altre *Cryptophyceae*, possiede ficobiline; non è questo un invito a considerare l'ipotesi che le *Rhodophyceae* e le *Cryptophyceae* sono quel che rimane di un gruppo antichissimo? Possono i dati chimici permettere di riunire le due classi, ciascuna delle quali allo stato attuale, sembra incompleta perchè una comprende solamente le forme flagellate a tendenze animali (*Cryptophyceae*) e l'altra solo forme a tendenze vegetali (*Rhodophyceae*)? Alcune caratteristiche morfologiche simili, come il nucleo

provvisto di un evidente nucleolo, cloroplasti parietali e pirenoidi, non rendono impossibile un ravvicinamento che possa essere suggerito dalla comunanza di caratteri chimici. L'identificazione chimica dei pigmenti e delle riserve amilacee delle *Cryptophyceae* permetterà di escludere o definire le affinità con le *Rhodophyceae* che hanno una tipica ficoianina e ficoeritrina, un solubile corbodrato, il floridosio, e un tipico amido « florideo ». A questo proposito, benché le reazioni colorate non siano un sicuro indice, val la pena di accennare che GETTLER (1924) riporta che le riserve amilacee di alcune *Cryptophyceae* rassomigliano all'amido florideo sia per la reazione colorata con lo iodio che per il modo di deposizione.

Come abbiamo accennato sopra, le *Cryptophyceae* sono quasi esclusivamente composte da forme flagellate e l'unica tendenza vegetale appare in *Phaeoplax* che ha stadi palmelloidi e *Tetragonidium* che forma cellule immobili producenti zoospore. Al contrario le tendenze animali sono più sviluppate: parecchie specie (*Chilomonas*) hanno perso i pigmenti assimilatori ma sono capaci di sintetizzare riserve amilacee (leucofiti) mentre altre specie incolori si nutrono fagotroficamente (*Cyatomonas* e *Phyllomitus*) e una specie pigmettata (*Cryptochrysis ameboides*) è capace di formare pseudopodi.

Le poche specie studiate (tabella 3) sono tutte auxotrofiche e richiedono cobalamina, tiamina o ambedue; il bisogno in vitamine è presente tanto nelle forme fotosintetiche che in quelle incolore.

È interessante che *Rhodomonas lens* può essere trasferito con dieci passaggi, e probabilmente indefinitivamente, in mezzi contenenti solamente tiamina: ma la crescita è molto più scarsa e lenta che nei mezzi contenenti tiamina e cobalamina. La tiamina è quindi un bisogno assoluto e la cobalamina è probabilmente sintetizzata lentamente, indicando che questa specie sta perdendo gradualmente questa abilità sintetica. Le altre specie di *Rhodomonas* richiedono tutte cobalamina e tiamina. Recentemente ho trovato un mezzo nutritizio che favorisce la crescita dei *Rhodomonas marini*, pur non essendo completamente elettivo; ciò ha permesso di ottenere colture pure di *Chroomonas*, una specie blu-verde. Nello stesso mezzo nutritizio, e in assenza di batteri, la crescita di *Chroomonas* è povera e lenta, ma rapida ed abbondante in colture batterizzate.

Grazie all'abilità di PRINGSHEIM, *Cyatomonas truncata*, una specie fagotrofica, è ora in coltura pura, e alcune altre specie pigmentate e un altro *Chilomonas* sono in coltura impura.

TABELLA 3  
CRYPTOPHYCEAE

Specie	Bisogno in fattori di crescita		Autore
	Vitamine	Altri fattori	
<i>Cryptomonas ovata</i> (var. <i>palmensis</i> )	B <sub>12</sub>		Provasoli e Pintner 1953
<i>Chilomonas paramoecium</i> (*)	tiamina		Lwoff e Dusi 1938
<i>Cyanophora paradoxa</i>	B <sub>12</sub>		Provasoli e Pintner 1953
<i>Hemiselmis virescens</i>	B <sub>12</sub> , tiamina (2)	glicina	Droop 1955 a
<i>Rhodomonas lens</i>	tiamina (1)		Provasoli e McLaughlin, inedito
<i>Rhodomonas</i> sp. (6 strains)	B <sub>12</sub> , tiamina		Provasoli e Gold, inedito

(\*) specie incolora.

(1) l'aggiunta di vitamina B<sub>12</sub> permette colture più abbondanti.

(2) Droop, (comunicazione personale).

4) *Dinophyceae*. Le *Dinophyceae* sono caratterizzate dalla ricchezza e varietà in specie flagellate, dall'abbondanza di tendenze animali e dalla povertà in tipi a tendenze vegetali. La più primitiva tendenza vegetale, la palmelloide, compare in una sola specie, (*Gloeodinium*) e la più evoluta, la tetrasporina, è presente solo in due specie, *Dinotherix paradoxa* e *Dinoclonium conradi*, quest'ultima forma un corto filamento non specializzato. La tendenza clorococcina è più diffusa ma debole (una decina di specie di *Dinococcales*). Le forme a tendenza vegetale sono quindi un'assoluta minoranza e di tipo primitivo.

La maggioranza delle *Dinophyceae* è composta di individui flagellati fotosintetici. In alcune specie fotosintetiche si ha un interessante tentativo di colonialità: *Gonyaulax catenella* forma, durante la fase logaritmica di crescita, catene di 4-6 individui e *Gonyaulax monilata* catene di una ventina di individui. Benché in quest'ultima specie la colonialità è solamente temporanea, la coordinazione degli individui costituenti la catena (che nuota con un movimento serpentino) è sorprendente: apparentemente l'individuo di testa comanda il movimento degli altri perchè quando urta la parete della provetta, ogni movimento cessa e l'intero serpente comincia ad affondare; quando il movimento è ripreso un istante più tardi lo stesso individuo è

alla testa del movimento di nuoto. In *Polykrikos*, una specie incolore, si ha una fusione permanente ed intima di parecchi individui (spesso esiste un solo nucleo ogni due individui originari); la colonia è in realtà un individuo.

Un'altra spiccata tendenza dei dinoflagellati è il parassitismo: vi sono molte specie fotosintetiche o incolore che sono ectoparassite o endoparassite di pesci, di vari metazozi marini (artropodi, anellidi, molluschi e celenterati) e persino di alcune alghe e protozoi. Le forme parassite hanno stadi trofici immobili, spesso formano sporcocisti nell'ospite, e in ogni caso producono zoospore gimnodinioidi che servono per la diffusione della specie. HOVASSE e TEISSIER (1923) e PRINGSHEIM (1955) avevano postulato, basandosi su considerazioni morfologiche, che le « zooxantelle simbiotiche » di alcuni coralli e di una varietà di invertebrati marini sono stadi immobili di dinoflagellati. Ciò è stato dimostrato sperimentalmente da KAWAGUTI (1944) che ha ottenuto in coltura impura la produzione di zoospore gimnodinioidi da zooxantelle di coralli e da MC LAUGHLIN e ZAHL (1957) che hanno in coltura pura clonale le zooxantelle di una medusa (*Cassiopea* sp.) e di un anemone marino (*Condylactis* sp.). Le ricerche in corso di MC LAUGHLIN sulla nutrizione delle zooxantelle sono estremamente importanti perchè serviranno a chiarire la controversa natura dell'associazione zooxantella-invertebrati che secondo gli O'BUM (1955) è « simbiotica », mentre YONGE e coll. (1931) considerano che le xantelle non sono di alcun vantaggio nutrizio per l'ospite. Il ciclo vitale delle zooxantelle è simile ai cicli semplici dei dinoflagellati parassiti, è possibile quindi che questo gruppo di dinoflagellati presenti una serie di passaggi graduali fra la simbiosi ed il parassitismo e che offra così un'opportunità preziosa di studiare sperimentalmente l'origine del parassitismo.

La tendenza animale verso la fagotrofia è molto sviluppata e compare in parecchie delle forme fotosintetiche e nelle abbondanti specie incolore. In generale le prede sono catturate da pseudopodi che il protoplasto forma nella vicinanza dei pori flagellari. Poichè l'abilità di formare pseudopodi è diffusa nei dinoflagellati non è sorprendente che esistano stadi ameboidi in alcune specie di *Gymnodinium* e *Gyrodinium* e che PASCHER (1915) abbia trovata un'ameba marina incolore (*Dinamoebidium*) con zoospore dinoflagelloidi. Altre specie incolore come le noctiluche raggiungono una larga taglia e hanno una

morfologia cellulare specializzata: oltre a un flagello longitudinale hanno un tentacolo che serve a portare le prede nel citostoma.

La perdita dei pigmenti fotosintetici tuttavia non è sempre accompagnata dalla predominante fagotrofia, ma vi sono alcune specie, come *Gyrodinium colanii*, che conservano la nutrizione osmotrofica e sono capaci di sintetizzare riserve amilacee da fonti di carbonio organiche.

Un solo dinoflagellato di acqua dolce, *Woloszynskia*, è in coltura pura. Parecchi dinoflagellati fotosintetici marini sono stati ottenuti in coltura pura e sono coltivati in mezzi a composizione chimica definita (PROVASOLI, MC LAUGHLIN e DROOP, 1957). Questi mezzi sono adatti per una varietà di organismi marini e hanno permesso l'isolamento in coltura pura di parecchie crisomonadine, diatomee, criptomonadine e alghe blu-verdi.

I dinoflagellati sono interessanti non solo dal punto di vista evolutivo, ma sono le forme dominanti del fitoplancton estivo-autunnale e spesso le fioriture (« red tides ») di alcune specie causano estese mortalità di pesci e invertebrati marini: il veleno di *Gonyaulax catenella* è uno dei più potenti veleni conosciuti. *Gymnodinium brevis* e *Gonyaulax catenella* sono ora in coltura pura e *Gymnodinium veneficum* in coltura impura; gli studi sulla loro nutrizione sono allo inizio e si sta tentando di purificare le loro tossine (RIEGLER e coll. 1949, ABBOTT e BALLANTINE 1957). Questi veleni sono molto interessanti perchè agiscono sul sistema nervoso e sono sintomatologicamente simili al curaro e alla tossina di *Botulinum*.

Molti altri dinoflagellati sono bioluminescenti e sono responsabili della magnifica bioluminescenza delle baie marine e delle zone costiere. *Gonyaulax polyedra* è in coltura pura e lo studio della sua bioluminescenza è in progresso (HASTINGS and SWEENEY, inedito). Un altro spettacoloso fenomeno naturale è l'arrossamento delle acque del Lago Tovel in Italia che è causato da *Glenodinium sanguineum* (BALDI 1941, MARCHESONI 1941).

Culture impure di altre specie di dinoflagellati fotosintetici sono mantenute in alcuni laboratori marini. Una lista dei Protozoi in coltura apparirà quest'anno sul Journal of Protozoology; in questa lista sono indicati i laboratori da cui si possono ottenere le varie culture.

Le uniche specie incolore in coltura sono *Gyrodinium colanii* (osmotrofo con riserve amilacee) e *Oxyrrhis marina* (fagotrofo) che

è per ora coltivato con lieviti vivi. Il lavoro sui dinoflagellati è all'inizio e progredisce rapidamente perchè i dinoflagellati offrono la possibilità di studiare interessanti problemi ecologici e biologici.

Tutte le specie finora studiate (tabella 4) sono auxotrofiche. La maggioranza delle specie fotosintetiche abbisogna di cobalamina solamente ad eccezione degli *Amphidinium* che richiedono inoltre tiamina e biotina. È possibile che *Gonyaulax polyedra* e *Gymnodinium brevis* abbisognino di addizionali vitamine perchè *G. polyedra* (HAXO e SWEENEY 1955) richiede estratto di terra oltre alla cobalamina e il mezzo di WILSON e COLLIER (1955) contiene tiamina, biotina, coha-

TABELLA 4  
DINOPHYCEAE

Specie	Bisogno in fattori di crescita		Autore
	Vitamine	Altri fattori	
<i>Exuviaella cassubica</i>	B <sub>12</sub>		Provasoli e McLaughlin 1955
<i>Amphidinium Klebsii</i> (?)	B <sub>12</sub> , tiamina biotina		McLaughlin e Provasoli 1957
<i>Amphidinium rhychnocephalum</i> (?)	B <sub>12</sub> , tiamina biotina		McLaughlin e Provasoli 1957
<i>Gymnodinium splendens</i>	B <sub>12</sub>		Sweeney 1954
<i>Gymnodinium brevis</i>	B <sub>12</sub> , tiamina biotina	?	Wilson e Collier 1955
<i>Gyrodinium californicum</i> (= <i>Gyrodinium</i> sp.)	B <sub>12</sub>		Provasoli e Pintner 1953
<i>Gyrodinium resplendens</i>	B <sub>12</sub>		Provasoli e McLaughlin 1955
<i>Gyrodinium uncatenum</i>	B <sub>12</sub>		Provasoli e McLaughlin 1955
<i>Gyrodinium cohnii</i> (*)	biotina tiamina (1)	istidina (2)	Provasoli e Gold 1957
<i>Woloszynskia limnetica</i> (= <i>Peridinium</i> sp.)	B <sub>12</sub>		Provasoli e Pintner 1953
<i>Peridinium balticum</i>	B <sub>12</sub>		Provasoli e McLaughlin 1955
<i>Peridinium chattoni</i>	B <sub>12</sub>		Provasoli e McLaughlin 1955
<i>Gonyaulax polyedra</i>	B <sub>12</sub>	?	Haxo e Sweeney 1955

(\*) Specie incolore

(1) La tiamina non è assolutamente necessaria, ma colture senza tiamina sono povere.  
(2) *G. cohnii* può crescere senza istidina dopo un periodo di adattamento.

lamina ed estratto di terra. È estremamente interessante che l'unica specie incolore finora studiata, *G. cohnii*, non richieda cobalamina (il fattore di crescita predominante per questo gruppo) ma abbisogni di biotina e parzialmente di tiamina e istidina.

5) *Chrysophyceae*. - Le *Chrysophyceae* sono molto simili nelle loro tendenze evoluzionarie alle *Dinophyceae*. Hanno essenzialmente un'organizzazione flagellata, deboli tendenze vegetali, benché molto più sviluppate e varie che nella *Dinophyceae*, e fortissime tendenze animali, specialmente la tendenza ameboide. Si distinguono inoltre dagli altri gruppi algal per una forte tendenza alla colonialità.

La più primitiva tendenza vegetale, la clorococcina, è in genere diffusa ma debole e compare in alcuni generi formanti le *Chryso-sphaeraceae*. La tendenza tetrasporina, pure debole, comprende tanto forme palmelloidi che semplici forme filamentose. Le forme palmeloidi (*Chrysocapsineae*, parecchi generi) formano colonie, a volta macroscopiche, di individui dispersi in una matrice gelatinosa amorfa: *Hydrurus*, la specie più evoluta di questa tendenza, sorpassa in specializzazione cellulare ogni forma palmelloide degli altri gruppi algal. La colonia cresce in un ciuffo piumoso verde-oliva, spesso lungo 30 cm., grazie alle ripetute divisioni di cellule apicali: ognuna di esse forma un ramo del tallo che è composto di filamenti cilindrici di una mucilagine densissima e resistente secreta dalla parte posteriore delle cellule.

Nelle *Chryso-trichales* sono raggruppate le forme più evolute della tendenza tetrasporina: filamenti eretti semplici (*Nematochrysis*) o ramificati (*Phaeothamion*) e filamenti dendroidi prostrati che spesso formano masse discoidi incrostanti (*Apistonema*, *Thallochrysis*, *Pleurochrysis*, ecc.). Questi talli dendroidi sono estremamente simili, ma lo zoospore che producono sono di vario tipo (eromulinoidi, oeromonadoide, o isocrisidoide) e appartengono a tre dei quattro sottordini delle *Chrysomonadales* (finora non si conoscono forme filamentose con zoospore di tipo *Prymnesium*). Le *Chryso-trichales* sono dunque un gruppo polifiletico e la tendenza vegetale tetrasporina compare in due gruppi che hanno sviluppate tendenze animali come le *Ochromonadaceae* e le *Chromulineae*. È interessante che recentemente si siano trovate specie con zoospore eccollitoforidi (VON STOSCH (1955) e PROVASOLI, inedito), perchè alcuni autori hanno tentato di separare questo gruppo dalle *Chryso-phyceae*.

Le forme flagellate presentano una grande varietà morfologica: sono nude e possono produrre vari tipi di scaglie silicee (*Synuraceae*, *Mallomonadaceae*) o di coccoliti calcarei che coprono gli individui (*Coccolithophoridae*); hanno anche forme sessili flagellate contenute in teche varie.

La prevalente tendenza coloniale di questo gruppo si manifesta in tutti i vari tipi cellulari originando una grande varietà di colonie. Questa tendenza benché estremamente diffusa non risulta in forme coloniali così evolute come quelle di *Volvox*: ogni individuo nelle colonie crisonomadine sembra conservare la sua totipotenza e alcuni autori ritengono che possa persino vivere isolato. Le forme flagellate libere formano colonie mobili di vari tipi organizzativi: gli individui sono immersi in masse gelatinose amorphe (*Volvochrysis*), o le cellule allungate all'apice posteriore sono disposte radialmente e unite al centro (*Pseudosyncrypta*), oppure simili colonie sono prodotte dall'unione di cilindri mucilaginosi secreti dalle cellule (*Synura*, *Chryso-sphaerella*, *Monas* e *Oicomonas socialis*, ecc.). Queste colonie si ingrandiscono colla divisione delle cellule e possono occasionalmente sdoppiarsi (*Synura*).

La tendenza delle cellule delle *Chrysophyceae* a produrre mucilagini varie all'antipolo cellulare produce svariate colonie dendroidi in cui le cellule flagellate sono localizzate agli apici. Una bella serie evolutiva omogenea è: *Ochromonas* (specie libere o attaccate ad un corto pedicello) - *Ochrostylon* (disco di attacco e lungo pedicello) - *Chrysoendron* (formazione di rami su un tronco comune). Data l'origine secretiva dei cordoni mucilaginosi, le ramificazioni sono dicotome e ogni dicotomia rappresenta una divisione in cellule figlie. In *Anthophysa* all'apice dei rami della colonia dendroide invece di singoli individui vi sono colonie globose che possono distaccarsi e nuotare libere. In altri casi l'unione laterale dei cordoni mucilaginosi può formare una specie di tallo fogliaceo (*Rhipidodendron*).

Le forme tectate formano magnifiche colonie regolari arborescenti di vario tipo a seconda della forma della teca (*Dinobryon*, *Stylobryon*, *Codonodendron*, ecc.).

Le tendenze animali delle *Chrysophyceae* sono più sviluppate che in ogni altro gruppo algale. Le forme flagellate sono nude ed il loro periplasto ha una eccezionale abilità di formare pseudopodi; di conseguenza le tendenze aneboide e fagotrofica sono preponderanti

Questo gruppo presenta una varietà di forme di transizione fra il flagellato e l'ameba, ed è un esempio meraviglioso di alcuni degli innumerevoli tentativi evolutivi che collegano queste due forme. Questa transizione avviene sia nelle specie provviste di cloroplasto che nelle specie incolore.

Vi sono specie flagellate che formano pseudopodi temporaneamente (*Ochromonas*, *Chromulina*, *Chrysoendron*) e altre che formano depressioni infundibolari con un lobo prominente che si piega verso l'infundibolo come un labbro di una minuscola bocca (*Histiona*, *Stenocodon*, *Stomatochone*, ecc.). In altre specie fotosintetiche, axopodi di varia lunghezza originano dai bordi di una coppa al cui centro è il flagello (*Palatinella*, *Pedinella*); questi axopodi possono diventare robusti organi predatori (*Cyrtophora*) e l'individuo rassomiglia a un microscopico polipo.

TABELLA 5  
CHRYSOPHYCEAE

Specie	Bisogno in fattori di crescita		Autore
	Vitamine	Altri fattori	
<i>Microglena arenicola</i>	B <sub>12</sub>	(1)	Droop 1955 a
<i>Isochrysis galbana</i>	B <sub>12</sub> , tiamina	0	McLaughlin, Gold e Provasoli, inedito
<i>Monochrysis lutherii</i>	B <sub>12</sub>	(1)	Droop 1954, McLaughlin 1958
<i>Hymenomonas</i> ( <i>Syracosphaera</i> ) <i>carterae</i>	B <sub>12</sub>	0	Provasoli e Pintner 1953
<i>Hymenomonas</i> ( <i>Syracosphaera</i> ) <i>elongata</i>	B <sub>12</sub>	(1)	Droop 1954
<i>Synura petersenii</i>	B <sub>12</sub>	0	Provasoli e Pintner 1953
<i>Sinura caroliniana</i>	B <sub>12</sub> , biotina	0	Provasoli e Pintner, inedito
<i>Ochromonas malhamensis</i>	B <sub>12</sub> , tiamina biotina	*	Hutner, Provasoli e Filfus 1953
<i>Ochromonas danica</i>	tiamina biotina	*	Heinrich 1955
<i>Poterochromonas stipitata</i>	B <sub>12</sub> , tiamina biotina	*	Hutner, Provasoli e Filfus 1953
<i>Prymnesium parvum</i>	B <sub>12</sub> , tiamina	0	Droop 1954, McLaughlin 1958

(\*) gli acidi organici del ciclo di Krebs e glicerina favoriscono enormemente la crescita eterotrofica.

(1) Anche la tiamina è indispensabile e gli aminoacidi sono buone fonti di azoto (Droop, manoscritto in preparazione).

I flagelli possono regredire e scomparire temporaneamente o permanentemente: vi sono generi in cui lo stadio flagellato è predominante e lo stadio ameboide transitorio (*Chrysaemoeba*, *Ochromonas*, *Chromulina*, *Heterochloris*); altri con stadio rizopodiale prolungato e stadi flagellati riproduttivi (*Chrysoxyx*, *Myxochrysis* e *Cyrtophyceae*); infine lo stadio rizopodiale è permanente e mancano del tutto gli stadi flagellati (*Rhizochrysidineae*). Alcune delle forme prevalentemente o permanentemente rizopodiali hanno tendenze coloniali e formano corte catene (*Chrysydiastrium*), un reticolo (*Heliapsis*), tele (*Chrysarachnion*) e persino plasmodi (*Myxochrysis*).

Le forme rizopodiali permanenti si distinguono dai « veri » Rizopodi solo perchè hanno uno o più caratteri tipici delle *Chrysophyceae* come cloroplasti, teche o cisti. Ogni passo evolutivo di questa tendenza che determina perdita di questi caratteri distintivi crea dei tipici Rizopodi. E' molto probabile che la maggioranza dei Rizopodi derivi da antenati ricicofici non solo perchè questo gruppo ha una così spiccata tendenza rizopodiale, ma anche perchè le *Chrysophyceae* hanno specie con pseudopodi, rizopodi, axopodi e fillopodi come i Rizopodi.

La perdita dei cloroplasti si effettua ad ogni livello descritto: unicellulare, coloniale, flagellato, flagellato rizopodiale e rizopodo risultando in numerosissimi generi incolori. Benchè le crisomonadine in generale assumano la fagotrofia con la scomparsa dei cloroplasti, non è escluso che alcune specie diventino dei leucofiti (*Anthophysa vegetans*).

Lo studio della nutrizione delle *Chrysophyceae* è all'inizio e la maggioranza delle specie ottenute in coltura sono flagellati fotosintetici, ad eccezione di *Pleurochrysis* e *Stichochrysis* che formano filamenti. Tutte le specie flagellate sono autotrofe: la maggioranza di esse richiede cobalamina ad eccezione di *Ochromonas danica*; altre specie richiedono inoltre tiamina, biotina o ambedue. La maggioranza di esse ha poteri eterotrofici, specialmente *Ochromonas* e *Potriochromonas* che possono utilizzare una varietà di composti organici (HUTNER e coll. 1953); *Synura* al contrario è fotoautotrofa obbligata. Studi preliminari (HUTNER inedito) indicano che *Pleurochrysis* e *Stichochrysis*, che hanno tendenze vegetali, non sono autotrofi.

Recenti studi (KNIGHT-JONES 1951) hanno mostrato che il nanoplancton è una parte cospicua e forse predominante del fito-

plancton e che è per la maggior parte composto di crisomonadine fotosintetiche. Le crisomonadine sono quindi molto importanti ecologicamente e colle diatomee costituiscono la massa della materia organica prodotta negli oceani. Le crisomonadine del nanoplancton sono di speciale interesse perchè la piccolezza delle loro cellule (2-5  $\mu$ ) le rende il cibo favorito delle giovani forme larvali degli invertebrati marini. E' perciò che *Isochrysis galbana* è un ottimo organismo per coltivare le larve delle ostriche (BRUCE, KNIGHT e PARKE 1940, DAVIS e GUILLARD, in corso di stampa). *Chromulina pusilla*, la specie più comune del nanoplancton del mare del Nord, è in coltura impura. Parecchie altre specie di crisomonadine sono in coltura impura (vedi lista delle colture di Protozoi che apparirà in J. Protozoology): specialmente interessanti sono le specie fagotrofiche con stadi flagellati e ameboidi di *Chrysochromulina* recentemente descritte da PARKE, MANTON e CLARKE (1955, 1956). Si può prevedere che l'ottenimento di colture pure di *Chrysochromulina* non sarà facile, ma ogni sforzo in questa direzione è certamente necessario perchè queste sono le uniche specie di crisomonadine addomesticate in laboratorio che offrono la possibilità di studiare sperimentalmente in un solo organismo la specializzazione più cospicua della *Chrysophyceae* che è la versatilità nutriziva e morfologica.

In vari modi si è potuto stabilire la enorme versatilità nutriziva di alcune specie fotosintetiche fagotrofiche: esse praticano simultaneamente la fotoautotrofia, l'eterotrofia osmotrofica e la fagotrofia. BERNARD (1948-49) trovò abbondanti popolazioni di *Coccolithus fragilis* a una profondità di mille e più metri e notò che spesso giovani individui di *Coccolithus* sono attaccati a carapaci di crostacei in decomposizione; queste popolazioni che vivono in profondità, e quindi in assenza di luce, devono avere una nutrizione eterotrofa, probabilmente fagotrofa. Ma questa specie è anche una delle specie dominanti del plancton delle zone eutrofiche dell'Atlantico orientale e del Mediterraneo che sono poveri in nutrimento, e delle zone costiere più ricche in nutrimento, dimostrando così la sua abilità di vivere fototroficamente o saprofitamente.

Sperimentalmente si è potuto osservare che il cloroplasto di *Ochromonas malhamensis* (HUTNER, PROVASOLI e FILFUS 1953) si scolora e scompare quasi totalmente in mezzi nutritivi ricchi in so-

stanze organiche e che ritorna allo stato normale espanso nelle culture vecchie, quando le fonti di carbonio esogene sono state consumate. MYERS e GRAHAM (1956) hanno trovato che *Ochromonas* può crescere fotoautotroficamente, se pur più lentamente e scarsamente, e che in tali condizioni il contenuto delle cellule in clorofilla è sei volte più grande che in quelle cresciute con fonti organiche di carbonio. *Ochromonas* è fagotrofico, ma la fagotrofia si manifesta solo in mezzi nutritivi poveri in sostanze organiche disciolte (AARONSON e BAKER, inedito). In conclusione *Ochromonas* è capace di impiegare tre forme di nutrizione, ma, quando gli è data la scelta, preferisce l'eterotrofia osmotrofica alle altre, e la fagotrofia alla fotoautotrofia.

L'abilità di adoperare la fotoautotrofia o l'eterotrofia è presente e comune in altre alghe pigmentate appartenenti a gruppi che hanno la tendenza a perdere i cloroplasti, come in *Chlamydomonas*, *Chlorella*, *Euglena*. PRINGSHEIM (1952) nota che i flagellati incolori sembrano derivare da antenati che hanno abilità eterotrofiche; PROVASOLI e PINTNER (1953) considerano che l'acquisizione di una eterotrofia facoltativa (osmotrofica o fagotrofica) precede la perdita dei cloroplasti e che l'eterotrofia è un indice fisiologico della tendenza evolutiva verso l'animalità.

PASCHER considera che la perdita del cloroplasto è probabilmente un processo progressivo e ciò appare vero se considerato in termini fisiologici (acquisizione di eterotrofia). Se normalmente in natura la perdita dei cloroplasti avvenga attraverso un processo regressivo, come è teoricamente possibile in *Ochromonas*, o subitaneamente, è impossibile dire. Organismi dotati di una eterotrofia efficiente possono sopravvivere alla perdita subitanea dei cloroplasti, come avviene nelle euglene trattate con streptomicina o calore. È stato inoltre osservato che in parecchie specie di crisonomadine foto sintetiche (*Ochromonas gracilis*, *Myxochrysis*, *Brehmiella*, e *Chrysoarachnion*) occasionalmente la citodieresi precede la divisione del cloroplasto risultando in una cellula figlia incolore e una pigmentata. PARKE, MANTON e CLARKE (1955, 1956) hanno osservato lo stesso fenomeno in *Chrysochromulina*; è probabile che queste cellule incolori siano perfettamente capaci di vivere, perchè dotate di fagotrofia, ma tale ipotesi attende la prova sperimentale.

### 3. Tendenze fisiologiche nelle alghe.

Vediamo ora se è possibile discernere nelle specie di alghe finora studiate quando sorgono le tendenze fisiologiche animali e vegetali e quali possono essere i criteri che ci guidano. Possiamo considerare che essenzialmente le piante sono fotoautotrofe, non bisognano di vitamine, e certe sostanze come le auxine, la kinetina e forse le gibberelline hanno vari effetti morfogenetici solo sulle piante. È opportuno di specificare che questo concetto di vegetalità fisiologica è un concetto operativo ed è basato sul comportamento delle poche piante terrestri di cui la nutrizione è nota. Benchè sembra ovvio di considerare che le piante sono fotoautotrofe, bisogna tuttavia riconoscere che le piante hanno anche considerevoli abilità eterotrofiche e che alcune di esse possono svilupparsi e fiorire al buio adoperando glucosio come fonte di energia (vedi la rivista sull'eterotrofia nelle piante di HUTNER 1953). La fotoautotrofia non è quindi un criterio assoluto di vegetalità poichè in tal caso si dovrebbero considerare le alghe, che sono esclusivamente e rigidamente fotoautotrofiche, come più vegetali delle piante stesse. Il secondo criterio di vegetalità è l'effetto delle auxine, kinetina e gibberelline; anche in questo caso è opportuno notare che finora si può solo dire che queste sostanze se somministrate agli animali non producono in essi effetti morfogenetici, ciò non esclude però che esse possano avere una importante funzione nel metabolismo animale: finora non si ha alcun dato in proposito, ma si sa che i metazoi e parecchi funghi hanno considerevoli quantità di acido indolacetico.

Gli animali al contrario sono eterotrofici e auxotrofici e abbisognano non solo di fonti di energia esogene (l'eterotrofia in senso stretto) ma di altre molecole organiche essenziali (« building blocks ») che non sono capaci di sintetizzare (purine, pirimidine, steroli, polipeptidi, amino acidi).

Fra le specie algali finora studiate abbiamo due organismi che forse rappresentano questi due estremi nutritivi: *Ulva* e *Peranema*. I dati su *Ulva* sono completamente preliminari: non ho alcun dato sulla sua nutrizione, e per ora ho ottenuto solo lo stadio filamentoso (simile alla forma giovanile) e non sono riuscito ad ottenere il tallo fogliaceo espanso normale. È appunto per questa ragione che ho aggiunto al mezzo culturale varie concentrazioni e combinazioni di acido indolacetico, kinetina, gibberellina e adenina. le sostanze che

hanno effetti morfogenetici sulle piante terrestri. I risultati indicano per ora che la combinazione adenina-kinetina, o kinetina-indolacetico stimolano il numero e la lunghezza dei filamenti che sono prodotti da precedenti pezzi di filamenti. La gibberellina, nell'unico esperimento in cui fu impiegata, provoca un drammatico allungamento dei filamenti. Tuttavia questi risultati, allo stato attuale delle ricerche, devono essere interpretati solo come un effetto generale di queste sostanze, e un gran numero di esperimenti sarà necessario per determinare l'effetto specifico di ciascuna di queste sostanze. L'interessante è che sostanze di questo genere abbiano un effetto positivo su un'alga relativamente semplice. KYLIN (1942) aveva mostrato che l'acido indolacetico stimola la divisione cellulare nei primissimi stadi filamentosi di *Ulva* e *Enteromorpha*; questi risultati sono difficili da interpretare perchè furono ottenuti in coltura impura e sono limitati alle prime divisioni cellulari (fino a 15-20 cellule) dopo la germinazione del zigote. DAVIDSON (1950) osservò che l'acido indolacetico stimola la crescita apicale di *Fucus* e *Ascophyllum*. L'acido indolacetico stimola la divisione cellulare anche di alghe più semplici come *Chlorella* e *Coccomyxa* (BRANNON e BARTSCH 1939); e può triplicare la crescita di *Chlorella* e *Scenedesmus* (ATCEUS 1946), ma solo in condizioni di nutrizione fotoautotrofiche, e stimola la crescita di *Euglena gracilis* alla luce ma non al buio e non ha nessuna azione su *Astasia* (ELLIOT 1939). Effetti basati semplicemente sulla moltiplicazione cellulare sono difficili da interpretare perchè dipendono spesso da altre condizioni sperimentali. Appare quindi necessario di accertare l'azione delle sostanze morfogenetiche sui vari gradini morfologici delle tendenze vegetali delle alghe per determinare in quali di esse compaiono effetti più facili da interpretare.

*Peranema* è una euglenina fagotrofica incolore che richiede non solo parecchie vitamine, ma anche importanti metaboliti che non può sintetizzare e corrisponde quindi alla definizione fisiologica di animale.

#### a) Auxotrofia e fotoautotrofia.

Le nostre conoscenze sulla nutrizione delle alghe sono praticamente confinate ad alcune specie flagellate pigmentate o incolore (leucofiti) appartenenti ai vari gruppi algali. Ciò è dovuto in gran

parte al grande interesse sulla transizione vegetale-animale provocato dai lavori di PASCHER, PRINGSHEIM e LWOFF.

L'analisi dei dati sulla auxotrofia dei flagellati mostra che:

1) Il bisogno in vitamine è presente in parecchie specie fotoautotrofe obbligate come *Cyanophora* e *Rhodomonas* (tabella 3), *Woloszynskia*, *Gyrodinium californicum*, *splendens*, *resplendes* e *uncatenum*, *Peridinium balticum* e *chattoni* (tabella 4), *Synura petersenii* e *caroliniana* (tabella 5).

2) Il bisogno in vitamine non è legato apparentemente alla abilità di adoperare determinate fonti di energia, perchè è presente sia nelle forme che derivano energia unicamente dalla fotosintesi come in forme fotosintetiche con abilità eterotrofiche sviluppate (*Euglena gracilis*, *Phacus*, *Trachelomonas* (tabella 2), *Ochromonas malhamensis* e *danica*, *Poteriochromonas* (tabella 5) e in forme che hanno perso la fotosintesi (*Polytoma caudatum*, e *ocellatum* (tabella 1), *Astasia* e *Peranema* (tabella 2), *Chilomonas* (tabella 3), *Gyrodinium cohnii* (tabella 4).

3) La perdita di clorofilla non è accompagnata necessariamente alla perdita del potere di sintetizzare vitamine: specie incolore come *Polytoma obtusum* e *uvella* (tabella 1) non sono auxotrofe.

Questi dati indicano che l'auxotrofia è una perdita di funzione che occorre indipendentemente da altre perdite di funzioni (fotosintesi) o acquisizione di pronunciati poteri eterotrofici.

L'auxotrofia delle forme flagellate (escludendo perciò le forme immobili a tendenza vegetale) sembra essere più frequente nei gruppi algali in cui le tendenze animali sono più sviluppate e meno frequente in quelli a forti tendenze vegetali: le *Volvocales* hanno una netta minoranza di specie auxotrofe mentre tutte le euglenine, le criptomonadine, i dinoflagellati e le erisomonadine finora isolate sono auxotrofe. Benchè il numero delle specie finora studiate è limitatissimo ed è solamente un misero campione, i risultati ottenuti non sono dovuti a una preselezione compiuta dalla scelta dei mezzi nutritivi impiegati per l'isolamento in coltura pura, perchè queste specie furono isolate direttamente da campioni naturali o da colture impure in mezzi contenenti una mistura di tutte le vitamine idrosolubili; se una selezione è avvenuta è stata di escludere le specie richiedenti vitamine liposolubili.

Sembra logico perciò di postulare che l'auxotrofia è uno dei primi indici fisiologici delle tendenze verso l'animalità. Tuttavia anche alghe non flagellate sono auxotrofe: *Coelastrum* e *Selenastrum* (*Chlorococcales*, tabella 1), *Amphora perpusilla* e *Skeletonema costatum* (diatomee, tabella 6) e *Phormidium persicinum* (alghe blu verdi). Ciò non sembra contraddire quanto si è detto sopra perchè questi gruppi algali hanno, se pur rare, forme incolore e l'auxotrofia appare solo sporadicamente.

Una analisi più dettagliata dei bisogni auxotrofici dei vari gruppi algali non rivela ben definite tendenze di gruppi, benchè vi siano indicazioni di possibili preferenze, ma mostra molto chiaramente che nelle alghe l'auxotrofia è estremamente stereotipata; la maggior parte di esse infatti richiede solo cobalamina, tiamina e biotina isolatamente o in varie combinazioni. Considerando la molteplicità dei metaboliti in natura, questo comportamento stereotipato sembra strano e induce a pensare che non sia fortuito, ma esprima una speciale tendenza evolutiva fisiologica delle alghe.

Poichè la tendenza a perdere i pigmenti fotosintetici è estremamente sviluppata nelle alghe, non è strano che esse mostrino grada-

TABELLA 6  
BACILLARIOPHYCEAE

Specie	Bisogno in fattori di crescita		Autore
	Vitamine	Altri fattori	
<i>Asterionella formosa</i>	0	0	Provasoli e Pintner, inedito
<i>Amphora perpusilla</i>	B <sub>12</sub>	0	Hutner e Provasoli 1953
<i>Fragilaria capucina</i>	0	0	Provasoli e Pintner, inedito
<i>Navicula pelliculosa</i>	0	0	J. Lewin 1953
<i>Phaeodactylum tricornutum</i> ( <i>N. closterium f. minutissima</i> )	0	0	Hutner 1948
<i>Nitzschia putrida</i> (*)	0	0	Hutner e Provasoli 1953
<i>Skeletonema costatum</i>	B <sub>12</sub>	0	Droop 1955 b
<i>Tabellaria flocculosa</i>	0	0	Provasoli e Pintner, inedito

(\*) specie incolore.

zioni fisiologiche fra la fotoautotrofia e la eterotrofia. Molte specie sono fotoautotrofe obbligate, sono incapaci di crescere al buio e utilizzano solo la anidride carbonica come fonte di carbonio. Altre specie sono capaci di utilizzare fonti di carbonio organiche solo alla luce, ma questi composti organici esogeni non sostituiscono completamente la fotosintesi e perciò queste specie sono incapaci di crescere al buio. Infine, vi sono specie che crescono al buio se fornite con composti organici assimilabili; queste specie sono i potenziali precursori delle forme incolore, perchè solamente le specie dotate di poteri eterotrofici possono sopravvivere alla perdita dei poteri sintetici legati alla fotosintesi.

b) Eterotrofia.

La perdita della clorofilla nelle alghe risulta in due tipi fondamentali di organismi eterotrofi: i leucofiti e i protozoi. Consideriamo brevemente la natura della loro eterotrofia.

1) *Leucofiti e oxitrofia*. LWOFF ha chiamato molto propriamente « leucofiti » le alghe incolore che hanno conservato inalterata la caratteristica vegetale di formare riserve glucidiche. Fondamentalmente i leucofiti sono delle varietà albine dei flagellati pigmentati perchè i loro caratteri morfologici e fisiologici sono strettamente legati alle piante. Nelle tendenze morfologiche generali abbiamo già descritto gli eventi morfologici che accompagnano la perdita temporanea (buio) o permanente (specie naturali o artificiali incolore) dei pigmenti assimilatori: i leucofiti hanno un reticolo « mitocondriale » che esplica funzioni simili al leucoplasto (cioè sintesi di riserve glucidiche). VOLKONSKY ha mostrato inoltre che questo reticolo è più sviluppato in mezzi sintetici poveri e meno sviluppato in mezzi nutritivi ricchi.

Fisiologicamente, la perdita dei pigmenti assimilatori si manifesta nei leucofiti principalmente col bisogno di fonti organiche di carbonio e la fotosintesi è rimpiazzata da prodotti intermediari; le altre proprietà sintetiche dell'organismo rimangono inalterate compresa quella di formare riserve amilacee.

Questi organismi hanno un'eterotrofia speciale; tutte le specie possono utilizzare l'acido acetico, e per alcune l'acido acetico è l'unica fonte di carbonio utilizzata; altre specie possono utilizzare vari acidi grassi e alcool e la maggioranza di esse è incapace di utiliz-

zare gli zuccheri e utilizza con difficoltà gli amino-acidi. Queste caratteristiche indussero LWOFF (1932) a chiamarli oxiotrofi e PRINGSHEIM (1935) « azetatflagellaten ». Ricerche più recenti, riassunte e discusse in due rassegne (HUTNER e PROVASOLI 1951 e 1955), confermano questi dati per pH vicini a quelli in cui gli organismi vivono nell'ambiente naturale (pH 5.5-8.0); ma a pH acidi parecchi leucofiti, specialmente le euglene, sono capaci di utilizzare l'acido glicolico, acidi organici e amino acidi connessi con il ciclo di KREBS e certe varietà o specie di euglene sono più permeabili di altre. La specificità verso i substrati dipende dunque in gran parte da fenomeni di penetrazione e l'acido acetico è usato da tutti i leucofiti perchè è la fonte di carbonio che penetra più facilmente. La partecipazione dell'acetato in un ciclo metabolico simile in principio al ciclo di KREBS, ma di differente nei dettagli, è uno dei problemi che interessa attualmente i biochimici.

La non utilizzazione del glucosio è apparentemente dovuta alla mancanza di enzimi fosforilanti: *Polytomella coeca* (LWOFF e coll. 1949) manca di esokinasi e fosfoglucomutasi e *Astasia longa* (VON DACH 1942) consuma ossigeno in presenza di fruttosio difosfato ma non di glucosio. Questa perdita di funzione non è comune a tutti i leucofiti perchè PRINGSHEIM (1954, 1955) riporta che *Polytoma mirum* e *Euglena gracilis* var. *saccharophila* utilizzano glucosio, e *Euglena gracilis* (CRAMER e MYERS 1952) è capace di utilizzare glucosio in presenza di alte concentrazioni di CO<sub>2</sub> e di acidi organici. Ciò pone molte nuove questioni, e molti laboratori equipaggiati per il lavoro con isotopi stanno ora studiando il metabolismo del glucosio ed i più importanti cicli metabolici dei leucofiti.

I termini *Azetatflagellaten* e *Zuckerflagellaten* sono troppo ristretti e mi pare più opportuno di conservare il termine oxiotrofia (*sensu lato*, LWOFF 1943 p. 107) per designare l'eterotrofia dei leucofiti che differisce dalla convenzionale eterotrofia: a) perchè è legata alla sintesi di riserve glicidiche e b) perchè i leucofiti dimostrano preferenze spiccate per certe fonti organiche di carbonio in condizioni naturali di pH.

La tendenza a formare leucofiti è predominante nelle *Cholorophyceae*; le *Cryptophyceae* e, più spiccatamente, le *Eugleninae* originano sia leucofiti che forme fagotrofiche incolore; le *Dinophyceae* e le *Chrysophyceae* originano prevalentemente forme fagotrofiche e

solo occasionalmente leucofiti. La transizione clorofita-leucofita è dunque prevalente nel gruppo a forti tendenze vegetali, mentre la fagotrofia prevale nei gruppi a deboli tendenze vegetali.

2) *Osmotrofia e fagotrofia*. - Gli altri clorofiti che perdono i pigmenti assimilatori non sono capaci di sintetizzare sostanze di riserva, non hanno plasti, e si nutrono osmotroficamente o fagotroficamente: sono dei veri protozoi. A prima vista potrebbe sembrare inutile di separare i protozoi in osmotrofi e fagotrofi perchè alcuni organismi, come *Tetrahymena geleii*, che vivono fagotroficamente in natura, possono essere coltivati in mezzi nutritizi in cui tutti i metaboliti necessari sono allo stato disciolto. Ma alcune specie di ciliati richiedono il cibo come particelle solide presumibilmente perchè esse richiedono grosse molecole proteiche che certamente non possono penetrare attraverso la membrana cellulare; altri richiedono steroli (VAN WAGTENDONK 1955 e JOHNSON 1956) che non sono solubili in acqua.

E' ovvio quindi che la fagotrofia può essere sostituita dall'osmotrofia, e l'osmotrofia impiegata come la via normale per acquisire sostanze nutritizie dell'ambiente solo se l'erosione evolutiva espressa nella crescente perdita di funzioni, non abbia creato il bisogno in sostanze insolubili in acqua o di molecole che non possono penetrare attraverso la membrana cellulare; tali organismi devono di necessità fagocitare.

Inoltre è logico domandarsi se la fagotrofia, fors'anche in specie fotoautotrofiche, non sia la maniera più conveniente alla sopravvivenza e alla competizione fra specie in certi ambienti naturali. CHU (1942), RODHE (1948), PROVASOLI e coll. (1954) hanno mostrato che le alghe tipiche delle acque dolci oligotrofiche, come *Synura*, *Asterionella*, *Tabellaria*, ecc., richiedono mezzi nutritizi estremamente diluiti e che non tollerano concentrazioni totali di soluti che superino 20-40 mg.%. Questi organismi sono inoltre sensibili a piccole concentrazioni di fosforo e di sostanze organiche. Le acque marine, benchè concentrate in certi cationi inorganici, sono come le acque oligotrofiche, estremamente povere in nitrati, fosfati, microelementi e sostanze organiche disciolte, ma sono relativamente ricche in precipitati organici e inorganici colloidali. Le poche alghe fototrofiche marine finora studiate sono pure sensibili a relativamente piccole concentrazioni di fosfati e sostanze organiche disciolte.

Il problema comune delle alghe che vivono in ambienti poveri in sostanze nutritive disciolte è di avere meccanismi che permettano di acquistare quantità sufficienti di sostanze nutritive. Alcune alghe sono capaci di captare più o meno selettivamente e di concentrare enormemente nel loro citoplasma alcuni ioni inorganici presenti in quantità minime nell'ambiente in cui vivono. BLACK e MITCHELL (1952) trovarono che le alghe bruno-concentrano nel loro protoplasma da 10 a 1000 volte certi microelementi, e KRUMHOLZ (1954) dimostrò che *Volvox*, *Euglena*, *Pandorina* e *Spirogyra* concentrano fosforo radioattivo da 100.000 a 800.000 volte. Nel mare certi microelementi indispensabili alla vita, come il ferro e il manganese, sono presenti quasi totalmente avidamente dal detrito organico e si depositano sulla superficie delle diatomee e forse di altre alghe. HARVEY (1937) e GOLDBERG (1952) hanno dimostrato che le diatomee possono utilizzare precipitati micellari di ferro.

È probabile che il meccanismo più usato dagli organismi per captare i microelementi, sia allo stato soluto che allo stato micellare, sia quello proposto da HUTNER e coll. (1950): gli amino-acidi e acidi organici, di cui il protoplasma è ricco, sono ottimi solubilizzanti e captano preferenzialmente gli ioni dei metalli pesanti formando dei complessi organometallici. Evidentemente l'efficienza di questo meccanismo, per quanto riguarda l'assimilazione di ioni allo stato micellare, dipende da un intimo contatto fra le particelle solide e il citoplasma: specie a periplasto nudo hanno un vantaggio su specie rivestite da membrane; specie dotate di fagotrofia, hanno indubbiamente il massimo vantaggio perchè possono utilizzare non solo le micelle e i precipitati colloidali che vengono a contatto col loro periplasto, ma possono ingegire le particelle solide del detrito. Le particelle di detrito assorbono non solo precipitati inorganici ma batteri (FERGUSON WOOD 1950) e quindi sono ricche nei prodotti del metabolismo microbico, ad esempio in vitamina B<sub>12</sub> (BURKHOLDER 1956). Nelle acque dolci oligotrofiche la fagotrofia può presentare un differente vantaggio. È probabile che anche le alghe fagotrofiche che vivono in questo ambiente siano stenoaline e sensibili a concentrazioni totali in soluti superiori a 40 mg.%; in tal caso la fagotrofia offre loro un grande vantaggio competitivo perchè il loro cibo (detrito, microrganismi e altre alghe) può essere abbondante senza influire sulla concentrazione totale in soluti. La fagotrofia può quindi essersi

originata in ambienti oligotrofici poichè è in questi ambienti che la fagotrofia offre alle specie le più grandi possibilità di sopravvivere con un netto vantaggio nella competizione fra le specie.

È logico postulare che la fagotrofia servi come un mezzo per acquistare più facilmente ed efficacemente particelle di sostanze minerali, e che in seguito questa abilità abbia permesso la sopravvivenza delle specie fagotrofiche che hanno perso il potere di sintetizzare i pigmenti fotosintetici e i metaboliti essenziali, aprendo la via alla evoluzione animale. È degno di nota che la fagotrofia nelle piante superiori si presenta predominante in ambienti poveri in azoto piuttosto che in ambienti ricchi, mostrando chiaramente i vantaggi della fagotrofia. Ciò potrebbe spiegare l'esistenza delle abbondanti specie fotosintetiche fagotrofiche delle *Dinophyceae* e *Chrysophyceae*: è plausibile perciò che si possa trovare qualche specie fagotrofica che sia fototrofica obbligata.

Le specie marine e d'acqua dolce che vivono in ambienti ricchi in sostanze organiche (stagni, baie marine interne, paludi salmastre o no) sono molto più resistenti a concentrazioni di soluti organici e molte di esse sono osmotrofe, benchè specie fagotrofiche siano pure abbondanti. Tutti i leucofiti finora studiati sono osmotrofi, e la maggior parte di essi sono resistenti a relativamente alte concentrazioni di soluti organici.

#### RIASSUNTO

Le note tendenze vegetali ed animali presenti nei vari gruppi algali sono passate in rassegna con lo scopo di ricordare la grande ricchezza di specie che le alghe offrono per lo studio degli importanti gradini verso la vegetalità e l'animalità. Per aiutare i ricercatori ci è parso opportuno di indicare quali sono le specie che sono già state isolate in coltura pura e dove queste colture possono essere ottenute.

Ogni gruppo algale ha tendenze speciali ben sviluppate ed offre quindi una grande ricchezza di forme adatte per affrontare sperimentamente alcuni interessanti problemi. Così le *Chlorophyceae* hanno forme che si prestano a studi sulla sessualità, perdita della totipotenza, specializzazione cellulare, e morfogenesi dell'eterotricchia. Le *Chlorophyceae*, le *Cryptophyceae*, e meno le *Eugleninae*, sono ricche in specie che tendono verso i leucofiti (alghe incolore capaci di sintetizzare sostanze di riserva amilacee).

Molte specie parassite e probabilmente molte delle zooxantelle simbiotiche degli invertebrati marini sono Dinoflagellati; questo gruppo è

probabilmente il più adatto per studiare l'origine del parasitismo. I Dinoflagellati sono anche importanti per lo studio della bioluminescenza e della produzione dei veleni. Le *Chrysophyceae*, a causa della loro eccezionale versatilità morfologica e nutriziva, costituiscono un meraviglioso materiale per lo studio della transizione: « fototrofia-eterotrofia-fagotrofia » e « flagellato-rizopodo ». Le *Cryptophyceae* mostrano una varietà di colori (bruno, verde-oliva, blu-verde, rosso); studi preliminari indicano che *Rhodomonas* ha un pigmento simile alla ficocierina. Studi chimici sui pigmenti e le riserve d'amido delle *Cryptophyceae* possono chiarire le loro relazioni con altri gruppi algali, specialmente con le *Rhodophyceae*.

Una rivista dell'autotrofia dei flagellati appartenenti ai vari gruppi indica che l'autotrofia nelle alghe è probabilmente una perdita indipendente di funzione e che non è connessa con la fonte di energia impiegata: essa infatti appare tanto nei fototrofi obbligati come nei fototrofi dotati di capacità eterotrofiche e negli eterotrofi in senso stretto (specie incolore). Nei flagellati l'autotrofia è predominante nei gruppi algali con tendenze animali ben sviluppate e scarsa nei gruppi algali con forti tendenze alla vegetalità, e può essere considerata come un'espressione fisiologica primitiva della tendenza animale. L'autotrofia appare sporadicamente anche nelle *Chlorococcales* le quali hanno tendenze vegetali deboli ma anche alcune forme incolore (un segno di animalità).

Le alghe autotrofe finora studiate, eccetto una specie fagotrofica, *Peranema*, richiedono un ristrettissimo numero di vitamine: solo la cobalamina, tiamina e biotina sono necessarie, singolarmente o in varie combinazioni. Malgrado l'esiguità dei dati, questo comportamento stereotipato, se si considera la molteplicità dei metaboliti disponibili in natura, sembra essere troppo specifico per essere fortuito ed è probabilmente l'espressione di una tendenza evolutivistica particolare delle alghe, specialmente di quelle della transizione clorofita-leucofita. Benchè vi siano indizi sulla esistenza di possibili tendenze autotrofiche di gruppo, i dati a disposizione sono troppo pochi per poter giungere a generalizzazioni.

Le specie della transizione clorofita-leucofita hanno una speciale e limitata eterotrofia al pH delle acque naturali in cui vivono. Le loro capacità eterotrofiche sono molto più estese a pH più estremi, indicando che la peculiarità della loro eterotrofia può essere dovuta a fenomeni di permeabilità piuttosto che all'impossibilità di utilizzare i composti normali del ciclo di Krebs; tuttavia alcuni di essi mancano di alcuni enzimi come l'esochinasi e la fosfoglucomutasi in *Polytomella*.

La perdita dei pigmenti fotosintetici nelle *Dinophyceae* e *Chrysophyceae* risulta per lo più in specie fagotrofiche. La fagotrofia è strettamente indispensabile se l'organismo necessita di molecole insolubili in acqua o di molecole troppo grandi per la loro penetrazione attraverso la membrana cellulare. Tuttavia la fagotrofia, anche se non indispensabile, può essere di gran vantaggio nella battaglia per la vita negli ambienti oligotrofici. Nel mare alcuni ioni importanti sono presenti per lo più come micelle: l'assorbimento di questi ioni dipende dal contatto fisico col protoplasma e dalla presenza di composti organici cellulari capaci di captare e solubilizzare i metalli. Specie con periplasto nudo hanno perciò un vantaggio sulle specie con pareti cellulari, e specie fagotrofe sono in vantaggio sopra tutte, specialmente perché nel mare le particelle inorganiche in sospensione as-

sorbono microorganismi e metaboliti vari. Le specie oligotrofiche delle acque dolci sono per lo più strettamente stenotiche e sono sensibilissime a concentrazioni di soluti organici ed inorganici; le specie fagotrofiche di questo ambiente hanno il vantaggio di poter utilizzare come cibo particelle solide che non incidono sulla totale concentrazione dei soluti e queste specie, se rigorosamente stenotiche, sono probabilmente dei fagotrofi obbligati.

Così come l'autotrofia nelle alghe può essere considerata come un indice fisiologico di animalità, l'effetto di sostanze morfogenetiche per le piante superiori, come la kintina, le auxine e la gibberellina, può essere considerato come un indice di vegetalità. In esperimenti preliminari si è trovato che *Ulva* risponde a queste sostanze; sarà quindi interessante di vedere se forme a tendenze vegetali meno sviluppate di *Ulva* rispondono agli ormoni vegetali e a qual punto nella serie evolutivistica algale tale effetto si esplica.

#### SUMMARY

The well known vegetal and animal tendencies of the Algae are reviewed as a reminder of the wealth of material at our disposal for studying some of the important steps toward vegetality and animality. All along there are remarks on the availability of bacteria-free cultures and where they can be obtained.

Each group of algae has well developed special tendencies and offers therefore the greatest wealth of forms for attacking experimentally some interesting problems.

Thus the *Chlorophyceae* have forms suitable for studies on sexuality, loss of totipotency, cell specialization and morphogenesis of heterotrichy.

The *Chlorophyceae*, the *Cryptophyceae*, and less the *Eugleninae*, are rich in species leading toward the leucophytes which though colorless are still able to synthesize starchy reserves.

Many parasitic species and probably many of the symbiotic zooxanthellae of the marine invertebrates are dinoflagellates; this group may be the best for studying the origin of parasitism. The *Dinophyceae* are also important for the study of bioluminescence and production of poisons.

The *Chrysophyceae*, because of their exceptional morphological and nutritional versatility, offer wonderful material for the study of the transitions: phototrophy-heterotrophy-fagotrophy and flagellate-rizopode. The *Cryptophyceae* display a variety of colors (brown, olive-green, blue-green and red); preliminary studies show that *Rhodomonas* has a phycoerythrin-like pigment. Chemical studies on the pigments and starchy reserves of the *Cryptophyceae* may clarify their relationships with other algal groups especially with the *Rhodophyceae*.

The autotrophy of the flagellates of different algal groups is reviewed. Autotrophy appears to be an independent loss of function in the Algae and is not apparently connected with the sources of energy employed; it occurs in obligate photoautotrophs, in phototrophs endowed with heterotrophic abilities, and in strict heterotrophs (colorless species).

In the flagellates, auxotrophy is predominant in algal groups with well developed animal tendencies and weak in groups with strong vegetal tendencies and appears therefore to be an early physiological indication of animal tendencies. Auxotrophy appears also, but sporadically, in the *Chlo. roococles* which have a weak vegetal tendency: this group has however also some colorless forms - a sign of animality.

The auxotrophic algae so far studied, excepting one phagotrophic species, *Peranema*, have an extremely stereotyped need in vitamins; only cobalamin, thiamine, and biotin are needed, singly or in various combinations. Though our sampling is ridiculously small, this stereotyped behaviour seems too strange to be fortuitous if one considers the multiplicity of available metabolites in nature: it might express a physiological evolutionary tendency peculiar to the algae especially those of the transition chlorophyte-leucophyte. There are indications of possible auxotrophic tendencies in some algal groups but the sampling is too small to attempt generalizations.

The osmotrophic heterotrophy of the chlorophyte-leucophyte transition is also a peculiar one if considered at the pH of the natural waters in which the organisms are found. Their heterotrophic potencies are larger at more extreme pH indicating that the peculiarities of their heterotrophy may be due more to permeability phenomena than to the impossibility of handling the normal Krebs cycle components; however some of them may lack particular enzymes, as hexokinase and phosphoglucomutase in *Polytomella*.

In the *Dinophyceae* and *Chrysophyceae* the loss of photosynthetic pigments results almost exclusively in phagotrophic species. Phagotrophy may be indispensable only if the organism needs molecules too large to penetrate through the cell membrane or if the molecules are insoluble in water. But phagotrophy may be a great advantage in the fight for life in oligotrophic environments. In the sea some important ions like iron are present mostly as micelles; acquisition of these ions depends on cellular metal binders as well as on physical contact. Species with naked periplast have an advantage over species with a cell wall and phagotrophic species an advantage over all, especially because the particulate matter in the sea absorbs microorganisms and metabolites. Oligotrophic freshwater species are mostly strict stenohalines and do not withstand high concentrations of inorganic and organic solutes; phagotrophic species can utilize particulate food which does not impinge on the total concentration of solutes and may be obligate phagotrophs if strictly stenohaline.

As auxotrophy may be an indication of animality in algae, the effect of morphogenetic substances as auxines, kinetin and gibberellin may be an indication of vegetality. In preliminary experiments *Ulva* was found to respond to these substances. How far down in the scale of unfolding vegetal tendencies does this effect take place?

## BIBLIOGRAFIA

- ABBOTT B. C. e D. BALLANTINE, 1957 - The toxin of *Gymnodinium veneficum*. - J. Mar. Biol. Ass. U. K. 36, 169.
- ALGUEUS S., 1946 - Untersuchungen über die ernährungsphysiologie der Chlorophyceen. - Sond. Botaniska Notiser, Lund.
- ALLEN E. J., 1914 - On the culture of the plankton diatom *Thalassiosira gracilis* Cleve in artificial sea water. - J. Mar. Biol. Assoc. U. K., 17, 417-39.
- ANDERSON E. H., 1945 - Nature of the growth factors for the colorless alga *Prototheca zopfii*. - J. Gen. Physiol. 28, 287-296.
- BALDI E., 1941 - Ricerche idrobiologiche sul lago di Tovel. - Mem. Museo Storia Natur. Venezia Tridentina, vol. 6.
- BARKER H. A., 1935 - The culture and physiology of the marine dinoflagellates. - Arch. Mikrobiol. 6, 157-181.
- BERNARD F., 1948 - Recherches sur le cycle du *Coccolithus fragilis*, flagellé dominant des mers chaudes. - Journ. Cons. Int. Expl. Mer., 15, 177-188.
- BERNARD F., 1949 - Remarques sur la biologie du *Coccolithus fragilis*, flagellé calcare dominant du plankton méditerranéen. - Mem. Soc. Hist. Nat. Afr. du N., 2, 21-28.
- BLACK W. A. P. e R. L. MITCHEL, 1952 - Trace elements in the common brown algae and in sea water. - J. Mar. Biol. Ass. U. K., 30, 575-584.
- BRANNON M. A. e BARTSCH A. F. 1939 - Influence of growth substances on growth and cell division in green algae. - Am. J. Bot., 26, 271.
- BRUCE J. R., M. KINCHIT e M. W. PARKE, 1940 - The rearing of oyster larvae on an algal diet. - J. Mar. Biol. U. K., 24, 337-374.
- BURKHOLDER P. R. e L. M. BURKHOLDER, 1956 - Vitamin B<sub>12</sub> in suspended solids and marsh muds collected along the coast of Georgia. - Limnol. and Oceanogr. 1, 202-208.
- CHU S. P., 1942 - The influence of the mineral composition of the medium on the growth of planktonic algae. - J. Ecol., 30, 384-325.
- CRAMER M. e J. MYERS, 1952 - Growth and photosynthetic characteristics of *Euglena gracilis*. - Arch. Mikrobiol., 17, 384-402.
- COWEY C. B., 1956 - A preliminary investigation of the distribution and seasonal variations of vitamin B<sub>12</sub> in seawater of the North Sea during 1955 - J. Mar. Biol. Ass. U. K., 35, 609-20.
- DAVIDSON F. F., 1950 - The effects of auxins on the growth of marine algae. - Am. J. Botany, 37, 502-510.
- DROOP M. R., 1954 - Cobalamin requirement in Chrysophyceae. - Nature, London, 174, 520.
- DROOP M. R., 1955 a - Some new supra-littoral protista. - J. Mar. Biol. Ass. U. K., 34, 233-45.
- DROOP M. R. 1955 b - A pelagic marine diatom requiring cobalamin. - J. Mar. Biol. Ass. U. K., 34, 229-31.
- DROOP M. R., 1957 - Auxotrophy and organic compounds in the nutrition of marine phytoplankton. - J. Gen. Microb., 16, 286-93.

- DUSI H., 1939 - La pyrimidine et le thiazol, facteurs de croissance pour le flagellé a chlo-  
rophyllé *Euglena pisciformis*. - C. R. Soc. Biol., 130, 419-421.
- ELLROY A. M., 1938 - The influence of certain plant hormones on growth of protozoa. -  
Physiol. Zool., 11, 31.
- FERGUSON WOOD K. J., 1950 - Bacteria in marine environments. - Indo-Pacific Fisheries  
Council Proc. 2nd Meeting p. 69-71.
- FÖRN B., 1934 a - Lebenszyklus, Cytologie, und Sexualität der Chlorophyceae *Cladophora*  
*Salteriana* Kutzing. - Arch. Protistenk., 83, 154-177.
- FÖRN B., 1934 b - Lebenszyklus, und Sexualität der Chlorophyceae *Ulva lactuca* L. -  
Arch. Protistenk., 83, 154-177.
- FRIETSCH F. E., 1931 - The Structure and Reproduction of the algae. - Vol. I. Cambridge.  
791 pp.; 2nd Ed. 1948.
- FRIETSCH F. E., 1939 - The heterotrichous habit. - Botaniska Notiser (Lund), 125-33.
- FRIETSCH F. E., 1942 - Studies in the Comparative Morphology of Algae: I - Heterotrichy  
and Juvenile Stages. - Ann. Botany N. S., 6, 397-413.
- FRIETSCH F. E., 1942 - II - The Algal Life Cycle. Ann. Botany N. S., 6, 533-563.
- FRIETSCH F. E., 1943 - III - Evolutionary Tendencies and Affinities among Phaeophyceae. -  
Ann. Botany N. S., 7, 63-87.
- FRIETSCH F. E., 1945 - IV - Algae and Archeogoniate Plants. - Ann. Botany N. S., 9, 1-29.
- FRIETSCH F. E., 1949 - The Lines of Algal Advance - Biological Reviews, 24, 94-123.
- GETTLER L., 1924 - Ueber einige wenig bekannte Süßwasserorganismen mit roten oder  
blau-grünen Chromatophoren. - Rev. algol., 1, 357-75.
- GIBBS A., 1956 - The culture of brine algae. - Biol. Bull., 111, 223-29.
- GOLDBERG E. D., 1952 - Iron assimilation by marine diatoms. - Biol. Bull., 102, 243-248.
- GRANDORI R. e L., 1934 - Studi sui Protozoi del terreno. - Annali del R. Istituto Superi-  
ore Agrario di Milano, XII, 1, 33-39.
- GRASSÉ P. P., 1952 - Traité de Zoologie: Tome I. Phylogénie, Protozoaires: Généralités.  
Flagellés. - Masson et Cie. Paris.
- GROSS F., 1937 - Notes on the culture of some marine plankton organisms. - J. Mar.  
Biol. Assoc. U. K., 21, 753-68.
- HARVEY H. W., 1937 - The supply of iron to diatoms. - J. Mar. Biol. Ass. U. K., 22, 205-19.
- HANO F. T. e B. M. SWEENEY, 1955 - Bioluminescence in *Gonyaulax polyedra* in « The  
Luminescence of Biological Systems » - edito da F. H. Johnson, Amer. Assoc.  
Advanc. of Sci., Washington, D. C.
- HEINRICH H. C., 1955 - Der B-vitamin - Bedarf der Chrysophyceen *Ochromonas danica*.  
nom. prov. Pringsheim, und *Ochromonas malthamensis*, Pringsheim. - Naturwiss.,  
14, 418.
- HIVASSE R., 1947 - Constituants cytoplasmiques et mitose chez *Polytomella caeca*  
Pringsheim. - Bull. Soc. Zool. Fr., 72, 83-87.
- HIVASSE R. e G. TEISSIER, 1923 - Peridinien et Zooxanthelles. - C. R. Acad. Sci. Paris.  
176, 716-17.
- HUTNER S. H., 1936 - The nutritional requirements of two species of *Euglena*. - Arch.  
Protist., 80, 93-106.
- HUTNER S. H., 1953 - Comparative physiology of heterotrophic growth in plants, in:  
« Growth and Differentiation in Plants », - Iowa State College Press.

- HUTNER S. H., BACH M. K. e RESS G.J.M., 1955 - A sugar containing basal  
medium for vitamin B12 assay with *Euglena*; application to body fluids. - J. Pro-  
tozoal., 3, 101-112.
- HUTNER S. H. e L. PROVASOLI, 1951 - The phytoflagellates: in « Biochemistry and  
Physiology of Protozoa ». - Edito da A. Lwoff, Académ. Press, N. Y.
- HUTNER S. H. e L. PROVASOLI, 1955 - Comparative biochemistry of flagellates; in « Bio-  
chemistry and Physiology of Protozoa » edito da Hutner e Lwoff, Vol. II, Academic  
Press., N. Y.
- HUTNER S. H., PROVASOLI L. e J. FULFES, 1953 - Nutrition of some phagotrophic freshwater  
chrysoomads. - Ann. N. Y. Acad., 56, 852-862.
- HUTNER S. H., PROVASOLI L., SCHATZ A. e C. P. HASKINS 1950 - Some approaches to  
the study of the role of metals in the metabolism of microorganisms. - Proc. Amer.  
Philosoph. Soc., 94, 152-170.
- HUTNER S. H., PROVASOLI L., STORSTAD E. L. R., HOFMANN C. E., BELT M., FRANKLIN  
A. L. e JUKES T. H., 1949 - Assay of anti-pernicious anemia factor with *Euglena*. -  
Proc. Soc. Exptl. Biol. Med., 70, 118-120.
- JOHNSON W. H., 1956 - Nutrition of Protozoa. - Ann. Rev. of Microbiol., 10, 193-212.
- KAWAGUTI S., 1944 - On the physiology of reef corals. - VII. Zooxanthella of reef  
corals is Gymnodinium sp. Dinoflagellata; its culture *in vitro*. - Palao Trop. Biol.  
Sibl. Studies, 2, 675-79.
- KNIGHT-JONES E. W., 1951 - Preliminary studies of nanoplankton and ultraplankton  
systematics and abundance by a quantitative culture method. - J. Conseil. Inter.  
Expl. de la Mer, 17, 140-155.
- KRUMHOLTZ L. A., 1954 - A summary of findings of the ecological survey of White Oak  
Creek, Roane County, Tennessee 1950-1953. - U. S. Atomic Energy Commission,  
Techn. Inf. Serv. Oak Ridge ORO-132, 1-54.
- KVILIN H., 1942 - Ueber den Einfluss von Glucose, Ascorbinsäure und Heteroauxin auf  
die Keimlinge von *Ulva* und *Enteromorpha*. - Fisior. Salsk Forsch. Lund, 12, N. 12.
- LEWIN J. C., 1953 - Heterotrophy in Diatoms. - J. Gen. Microb., 9, 305-313.
- LEWIN R. A., 1952 - Vitamin requirements in the Chlorococcales. - News Bull.  
Physiological Soc. Am., 5, 21-22.
- LEWIN R. A., 1954 - A marine *Stichococcus* sp. which requires vitamin B12. - J. Gen.  
Microbiol., 10, 93-96.
- LEWIN R. A., 1955 - Culture of *Prasinon stipitata*. - Canadian J. Bot., 33, 5-10.
- LOEFER J. B., 1934 - The trophic nature of *Chlorogonium* and *Chilomonas*. - Biol.  
Bull., 66, 1-6.
- LUCAS C. E., 1955 - External metabolites in the sea. Papers in Marine Biology and  
Oceanography. - Suppl. al Vol. 3 del Deep. Sea Research, p. 139-148.
- LWOFF A., 1932 - Recherches biochimiques sur la nutrition des protozoaires. - Masson,  
Paris.
- LWOFF A., 1943 - L'évolution physiologique. - Hermann et Cie. Paris.
- LWOFF, 1950 - La synthèse de l'amidon chez les leucophytes et la valeur morphologique  
du réseau de Volkonsky. - New Physiologist, 49, 72-80.
- LWOFF A. e DUSI H., 1938 - Culture de divers flagellés leucophytes en milieu synthétique.  
- C. R. Soc. Biol., 127, 53-55.

- LOWOFF A. e DUSI H., 1938 - L'attività di diverse pirimidine considerate come fattori di crescita per le flagellate *Polytomella coeca* et *Chilomonas paramecium*. - C. R. Soc. Biol., 127, 1408.
- LOWOFF A., IENESCO H. e GUTMAN A., 1949 - Métabolisme de l'amidon chez un flagellé sans chlorophylle incapable d'utiliser le glucose. - C. R. Acad. Sci. Paris, 228, 342-44.
- MARCHESONI V., 1911 - Sulla posizione sistemática del *Glenodinium* determinante l'arrassamento del lago di Tovel. - Studi Trent. Sc. Natur., Ann. Vol. 22.
- MCLAUGHLIN J. J. A., 1958 - Euryhaline chrysoomads: Nutrition and toxigenesis in *Prymnesium parvum* with notes on *Isocypris galbana* and *Monochrysis lutherii*. - J. Protozool. (in corso di stampa).
- MCLAUGHLIN J. J. A. e PROVASOLI L., 1957 - Nutritional requirements and toxicity of two marine *Amphidinium*. - J. Protozool 4: Suppl. p. 7.
- MCLAUGHLIN J. J. A. e ZAHL P. A., 1957 - Studies in marine biology II. *In vitro* culture of Zooxanthellae. - Proc. Soc. Exp. Biol. e Med., 95, 115-120.
- MYERS J. e GRAHAM J., 1956 - The role of photosynthesis in the physiology of *Ochromonas*. - J. Cell. comp. Physiol., 47, 397-413.
- ORUM H. T. e ORUM E. P., 1955 - Trophic structure and productivity of a windward coral reef community on Ehuwetok Atoll. - Ecol. Mon., 25, 291-320.
- PARKE M., MANTON I. e CLARKE B., 1955 - Studies on marine flagellates; II - Three new species of *Chrysochromulina*. - J. Mar. Biol. Ass. U. K., 34, 579-604.
- PARKE M., MANTON I. e CLARKE B., 1956 - III - Three further species of *Chrysochromulina*. - J. Mar. Biol. Ass. U. K., 35, 387-414.
- PASCHER A., 1911 - Ueber die Beziehungen der Cryptomonaden zu den Algen. - Ber. deutsch. Bot. Ges., 29, 193-203.
- PASCHER A., 1915 - Ueber eine neue Amöbe - *Dinamoeba* (varians) - mit dinoflagellatenartigen Schwärmern. - Arch. Protistenk., 36, 118-36.
- PASCHER A., 1917 - Flagellaten und Rhizopoden in ihren gegenseitigen Beziehungen. - Arch. Protistenk., 36, 1-87.
- PASCHER A., 1918 - Ueber amöboid Gameten, Amoebozyoten und diploide Plasmodien bei einer Chlamydomonade. - Ber. Deutsch. Bot. Ges., 36, 352-59.
- PRINGSHEIM E. G., 1913 - Zur Physiologie der *Euglena gracilis*. - Beitr. Biol. Pflanz., 12, 1-47.
- PRINGSHEIM E. G., 1926 - Methoden und Erfahrungen. - Beitr. Biol. Pflanz., 14, 283-312.
- PRINGSHEIM E. G., 1935 - Ueber Azetiflagellaten. - Naturwiss., 23, 110.
- PRINGSHEIM E. G., 1946 - The biphasic or soil water culture method for growing algae and flagellata. - J. of Ecology (Great Britain), 33, 193-204.
- PRINGSHEIM E. G., 1954 - Ueber Zuckerflagellaten. - Naturwissen., 41, 380.
- PRINGSHEIM E. G., 1955 - Kleine Mitteilungen über Flagellaten und Algen. II *Euglena gracilis* var. *saccharophila* n. var. und eine vereinfachte Nährlösung zur Vitamin B<sub>12</sub> - Bestimmung. - Arch. f. Mikrobiol., 21, 414-19.
- PRINGSHEIM E. G., 1955 - Die « gelben Zellen » der Koralle *Cladocora*. - Pubbl. Staz. Zool., Napoli, 27, 5-9.
- PRINGSHEIM E. G. e HOYASSE R., 1948 - The loss of chromatophores in *Euglena gracilis*. - New Phytol., 47, 52.

- PRINGSHEIM E. G. e PRINGSHEIM O., 1952 - Experimental elimination of chromatophores and eye-spot in *Euglena gracilis*. - New Phytol., 51, 65-76.
- PROVASOLI L., 1957 - Growth factors in unicellular marine algae. in: Symposium on Perspectives in Marine Biology - University of California Press (in corso di stampa).
- PROVASOLI L. e GOLD K., 1957 - Some nutritional characteristics of *Gyrodinium cohnii*, a colorless marine dinoflagellate. - J. Protozool. 4: Suppl. p. 7.
- PROVASOLI L., HUTNER S. H. e SCHATZ A., 1948 - Streptomycin - induced chlorophyll - less races of *Euglena*. Proc. Soc. Exptl. Biol. Med., 69, 279-282.
- PROVASOLI L. e MCLAUGHLIN J. J. A., 1955 - Auxotrophy in some marine and brackish dinoflagellates. - J. Protozool., 2, Suppl. p. 10.
- PROVASOLI L., MCLAUGHLIN J. J. A. e M. R. DROOP, 1957 - The development of artificial media for marine algae. - Arch. Mikrobiol., 25, 392-428.
- PROVASOLI L., MCLAUGHLIN J. J. A. e PINTNER J. J., 1954 - Relative and limiting concentrations of major mineral constituents for the growth of algal flagellates. - Trans. N. Y. Acad. Sc., 16, 412-417.
- PROVASOLI L. e PINTNER J. J., 1953 - Ecological implications of *in vitro* nutritional requirements of algal flagellates. - Ann. N. Y. Acad. Sci., 56, 839-51.
- PROVASOLI L. e PINTNER I. J., 1953 - Assay of vitamin B<sub>12</sub> in seawater. - Proc. Soc. Protozool., 4, 10.
- PROVASOLI L. e PINTNER I. J., 1955 - Culture of *Trachelomonas* in chemically defined media. - News Bull. Physiol. Soc. Amer., 8, 7-8.
- RIEGEL B., STANGER D. W., WIKHOLM D. M., MOLD J. D. e H. SÖMMER, 1949 - Paralytic shellfish poison. V. The primary source of the poison, the marine plankton organism, *Gonyaulax catenella*. - J. Biol. Chem., 177, 7-11.
- ROBBINS W. J., HERVEY A. e STERBINS M. E., 1950 - Studies on *Euglena* and vitamin B<sub>12</sub>. - Bull. Torrey Botan. Club, 77, 423-441.
- ROBBINS W. J., HERVEY A. e STERBINS M. E., 1953. - *Euglena* and vitamin B<sub>12</sub>. - Ann. N. Y. Acad. Sci., 56, 818-830.
- RODIE W., 1948 - Environmental requirements of fresh-water plankton algae. - Symbolae Botan. Upsaliensis, 10, 1-149.
- ROSS G. I. M., 1952 - Vitamin B<sub>12</sub> assay in body fluids using *Euglena gracilis*. - J. Clin. Path., 5, 250-56.
- RYTHER J., 1954 - The ecology of phytoplankton blooms in Moriches Bay and Great South Bay L. I., N. Y. Biol. Bull., 166, 198-209.
- SMITH C. M., 1933 - The Fresh-Water Algae of The United States. - Mc Graw-Hill Book Co., New York, 1950 (2nd Edit.).
- STORM J. e HUTNER S. H., 1953 - Nutrition of *Peranema*. - Ann. N. Y. Acad. Sci., 56, 901-909.
- SWEENEY B. M., 1954 - *Gymnodinium splendens*, a marine dinoflagellate requiring B<sub>12</sub>. - Amer. J. Bot., 41, 821.
- TERNETZ C., 1912 - Beiträge zur Morphologie und Physiologie der *Euglena gracilis* Klebs. - Jahr. wiss. Bot. 51, 435.
- THAYER P. S., 1949 - Studies on the nutrition of *Astasia Klebsii* in synthetic medium. - Tesi, Amherst College, Amherst, Mass., citata da G. U. Kidder: Ann. Rev. Microbiol., 5, 144.

- VAN WAGENBONK W. G., 1955 - The nutrition of ciliates in: *Biochemistry and Physiology of Protozoa*. - Edito da Humer e Lwoff., Vol. II, Academic Press, New York.
- VOLKONSKY M., 1930 - Les constituants cytoplasmiques de *Polytoma uvella* Ehr. - C. R. Soc. Biol. Paris, 105, 619, 624, 680.
- VON DACH H., 1942 - Respiration of a colorless flagellate, *Astasia Klebsii*. - Biol. Bull., 82, 356-371.
- VON STOSCH H. A., 1955 - Ein morphologischer Phasenwechsel bei einer Coccolithophoride - *Naturwissen.*, 42, 423.
- WILSON W. B. e COLLIER A., 1955 - Preliminary notes on culturing *Gymnodinium brevis*, Davis. - *Science (U.S.)*, 121, 394-95.
- WOLKEN J. J. e PALADE G. E., 1953 - An electron microscope study of two flagellates. Chloroplast structure and variation. - *Annals N. Y. Acad. Sci.*, 56, 873-889.
- WOLKEN J. J., 1956 - A molecular morphology of *Euglena gracilis* var *bacillaris*, J. Protozool., 3, 211-221.
- YONGE C. M., YONGE M. J. e NICHOLLS A. C., 1931 - *Scientific Reports Great Barrier Reef Expedition*, vol. 135.

UNIVERSITA' DEGLI STUDI DI PERUGIA  
ISTITUTO DI IDROBIOLOGIA E PESCIOLTURA «G. B. GRASSI»  
(Monte del Lago sul Trasimeno)

GIAMPAOLO MORETTI  
Direttore

## I tricotteri delle marcite

### PREMESSE

Una lodevole iniziativa s'è assunta **GIORGIO DOMENICHINI** nell'affrontare lo studio degli insetti delle marcite lombarde, prendendo le mosse da quel criterio ecologico cui ebbe ad indirizzarci il Nostro comune e compianto Maestro **REMO GRANDORI**.

Negli studi di Idrobiologia **REMO GRANDORI** era particolarmente versato ed è per questo motivo che, gli anni in cui io fui Suo allievo, li dedicai precipuamente a ricerche di entomologia acquatica, traendo dai Suoi insegnamenti guida preziosa per le successive indagini di natura dulciaquicola.

Sulla scorta di questo stesso indirizzo, ho ritenuto opportuno affiancare il lavoro del collega **DOMENICHINI** aprendo un'inchiesta sulla fauna dei tricotteri che popolano le marcite.

Sotto forma di nota preliminare vengono qui presentate le nozioni fino ad ora acquisite sull'argomento mentre, ad una successiva comunicazione, saranno riservati gli aspetti fitopatologici che ancora attendono di essere debitamente chiariti.

Forte della convinzione di continuare, sia pure in tono ben più modesto, l'opera naturalistica del mio Maestro, dedico quindi questa prima rassegna dei tricotteri che frequentano le marcite alla di Lui memoria.

### La marcita.

Il lavoro del **Domenichini** costituisce un'indagine minuziosa e ragionata sul microclima, sulla flora e sugli insetti collemboli ed or-