

Articoli/Articles

LA SCOPERTA DELL'ORGANO STATO-ACUSTICO
NEI CROSTACEI DA PARTE DI
ANDREA COMPARETTI (1746-1801)

ANTONIO SPILLER¹, GIORGIO ZANCHIN¹⁻²

¹Biblioteca “V. Pinali” - Sez. Antica

¹⁻²Dipartimento di Neuroscienze e Biblioteca “V. Pinali” - Sez. Antica
Università degli Studi di Padova, I

SUMMARY

*THE DISCOVERY OF THE CRUSTACEAN ORGAN OF HEARING BY
ANDREA COMPARETI (1746-1801)*

Crustacean statocyst is a peculiar organ, which allows a rudimental hearing along with the perception of movement. Its morphology and position are truly unusual, so that for a long period researchers were unable to agree on the subjects. Earlier investigator (Minasi 1775, Fabricius 1783, Cavolini 1787, Scarpa 1789) paid attention to two small cylinders, protected by a membrane quite similar to the tympanic one, located at the basis of larger antennae.

*Very different, instead, was the position of Andrea Comparetti, who already in 1789 in his book *Observationes anatomicae de aure interna comparata* maintained that the organ of hearing is hidden in a crescent-shaped cavity, located inside the basis of smaller antennae. Later on, this pioneering discovery was underestimated or forgotten. Only in 1843, Arthur Farre asserted that the organ of hearing is located in correspondence of the basis of the smaller first pair of antennae. Currently, Farre is considered the discoverer of this organ; nobody knows the priority of Comparetti, who described this neurosensory structure fifty four years in advance. A comprehensive review of the original sources on the topic is illustrated, that clearly identifies the priority of Comparetti.*

Key words: Crustacean statocyst - Andrea Comparetti - Organ of hearing - Arthur Farre

Introduzione

Il vero organo uditivo dei Granchi è stato male stabilito fin dall'inizio (cattivo pronostico!); è vero che illustri ricercatori si sono molto decisamente pronunciati sul significato della struttura ritenuta quale organo dell'udito, ma insolite situazioni hanno impedito, ancora fino all'ora presente, un universale riconoscimento¹.

Victor Hensen, 1863.

Questa affermazione è di un autorevole “addetto ai lavori”, Hensen². Da essa è già possibile intuire le grandi difficoltà incontrate nella individuazione dell’ organo stato-acustico dei crostacei e delle accese e prolungate controversie insorte fra i ricercatori. Al tempo in cui Hensen scrisse i suoi *Studien über das Gehörorgan der Decapoden*³ (1863), erano trascorsi quasi novant’anni dalla *Dissertatio su de’ timpanetti dell’udito scoperti nel granchio paguro* pubblicata a Napoli da Minasi nel 1775⁴, ma le opinioni non erano ancora concordi, nonostante la ricerca avesse coinvolto alcuni tra i più importanti anatomisti e naturalisti a partire dalla fine del 700. Ancora nel 1901 Prentiss, ricercatore dello Zoological Laboratory of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College, nell’introduzione della sua pubblicazione *The otocyst of Decapod Crustacea*⁵ scriveva:

... we must determine... whether we are justified in ascribing a true auditory function to this much discussed apparatus.

Queste opere di Hensen e di Prentiss costituiscono ancor oggi validi riferimenti per lo studio dell’anatomia e della fisiologia di questo affascinante e sconcertante organo di senso.

Peraltro, né in queste pubblicazioni, né nelle successive, viene citata l’opera di Andrea Comparetti (Fig. 1) *Observationes anatomicae de aure interna comparata* (Fig. 2), pubblicata a Padova nel 1789⁶.

E a tutt’oggi viene riconosciuto come scopritore dell’organo uditivo dei crostacei e dei suoi particolarissimi otoliti il medico e naturalista inglese Arthur Farre, che nel 1843 pubblicò nelle *Philosophical Transactions*⁷ la sua opera *On the organ of hearing in Crustacea*.

Il merito spetta invece al nostro Andrea Comparetti, che ha preceduto Farre di ben 54 anni. Purtroppo il Comparetti morì relativamente giovane, nel 1801, e la sua descrizione dell'organo uditivo e degli otoliti dei crostacei fu, da quanto esporremo successivamente, misconosciuta o non accettata.

I primi ricercatori

Molti animali invertebrati non mostrano una chiara capacità di udire. Nei Crostacei, però, tale facoltà è apparsa decisamente presente a molti ricercatori. Se ne erano convinti già i pescatori antichi, come racconta Eliano⁸ nel sesto libro de *La natura degli animali*:

Quelli che vanno a caccia di paguri, si servono astutamente della musica, come esca per attirarli. Li catturano infatti col fotingio (questo è infatti il nome di questo strumento [una specie di flauto]). Mentre i paguri stanno nascosti nei loro antri, i suonatori danno inizio alla melodia. I paguri, essendo dotati di udito, vengono sedotti, come da un incantesimo



Fig. 1 - Ritratto litografico di Andrea Comparetti. Dal *Saggio sopra la vita letteraria di Andrea Comparetti* di Domenico Palmaroli. Venezia 1802. Biblioteca e Archivio di Bassano del Grappa.

Antonio Spiller, Giorgio Zanchin



Fig. 2 - Frontespizio delle *Observationes anatomicae de aure interna comparata*, pubblicato da Andrea Comparetti a Padova nel 1789. Biblioteca Universitaria di Padova

amoroso, ad uscire dal nascondiglio, e, attratti dal piacere, si lasciano andare persino fuori dal mare; allora i suonatori di flauto retrocedono passo passo, e i paguri, appena sono giunti in secca, vengono catturati⁹.

L'argomento venne ripreso solo a distanza di molto secoli da Minasi¹⁰ che nel 1775 pubblicò a Napoli il suo delizioso opuscolo *Dissertazione su de' timpanetti dell'udito scoperti nel Granchio Paguro e sulla bizzarra di lui vita.*

Citiamo dal cap. IV:

§ 8 *Non minore è l'acutezza, onde presentono anche da lungi ogni leggier rumore; dapoichè quando a notte buja , essendo il mare in calma si va pe' lidi d'essi in traccia colle fiaccole accese, appena un pescatore parla o fa rumore, mentre l'altro sta per chiappar il granchio sorpreso già dalla luce ed abbarbagliato, che in sull'istante sen fugge, a sghembo, o salta nel mare. Più, e più volte standomi cheto ne' cavi scogli delle scillee riviere per osservar come sì astuto Paguro veglia accanto le patelle (che in veggendolo si attaccano strettamente a' luoghi per ove camminano), vidi che appena al mio orecchio giungea sono o fragore fatto altrove, che momento prima ei dava segno di paurosa sensazione, appiattandosi subito col ventre al sito ove alla vedetta stava per sorprendere una patella allorché ella si fosse levata...*

§9... *La natura dunque pe'l genio di sua anfibia e vagabonda vita, gli ha formati due timpanetti di fragil crosta, volti paralleli al suo obliquo camminare, e glieli ha coverti d'una bianca membrana, acciocché vie più rettamente sentisse l'impressione dell'aria quando è in terra, e tuffandosi in mare potesse anco per mezzo di quella, riparar l' ingresso dell'acque irruenti.*

§10. *Né manca l'esempio del granchio d'acqua dolce, ch'è forse il cancer ruricola di Linneo, il quale per ciò che abbiamo detto, mostra d' avere gli stessi timpanetti del sensorio dell'udito...*

§11. *Ma se il sempre con lode mentovato Signor D. Domenico Cutugno Professore di Notomia in questi regj Studj, e Genio meritamente di quest'arte, volesse col suo lincio occhio esaminare più minutamente questi nuovi organi, ne' più grossi de' soprammentovati granchi; troverebbe senza molto stento, ondeggiar tra un bianco acquoso umore i nervi acustici, distesi pe' cavi timpanetti ...*

F. Cavolini¹¹, A. Scarpa¹², G. Cuvier¹³. H. Weber¹⁴ riportano che nel 1783 Fabricius¹⁵ fece una analoga descrizione nei Nova Acta

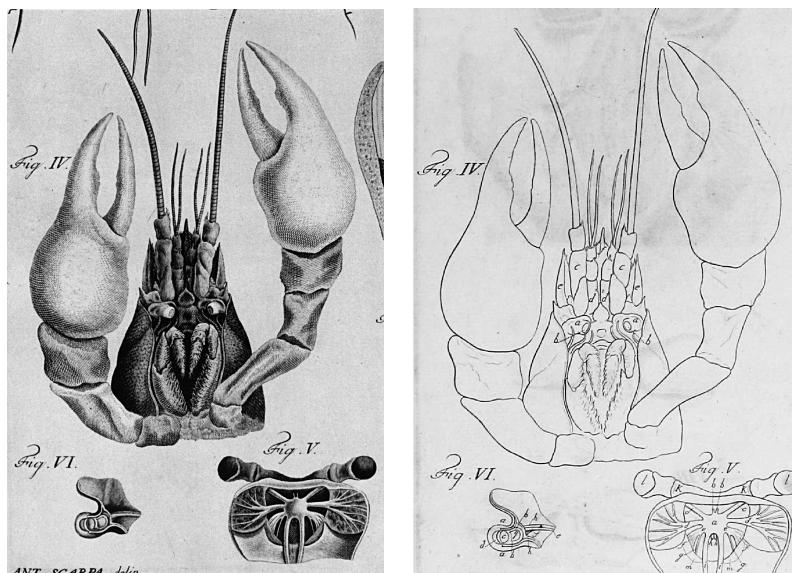


Fig. 3 - Nervi della testa e organo dell'udito nel granchio secondo Scarpa. A sinistra, disegno al naturale; a destra, al tratteggio.

FIGURA IV:

- Testa del GRANCHIO di fiume;* a. *Organo dell'udito.*
- b. *Membrana della Finestra del vestibolo.*
- c. *Antenne maggiori.*
- d. *Antenne minori.*
- e. *Piramide serrata all'apice.*

FIGURA V:

- Nervi della testa del GRANCHIO di fiume disegnati al microscopio.*
- a *Ganglio al posto del cervello.*
- e. e. *Quarto paio.*
- g. g *Nervi uditivi*
- l. l. *Occhi.*

FIGURA VI:

- Organo dell'udito del GRANCHIO*
- a. *Papilla ossea sezionata longitudinalmente.*
- b. *Sacculo dell'udito.*
- Parete anteriore del sacculo dell'udito, tenue e trasparente.*
- d. *Parte della membrana della finestra del vestibolo.*

Da A. Scarpa: *Anatomicae disquisitiones de auditu et olfactu.* In Typographeo Josephi Galeatii. Mediolani 1795. Biblioteca Pinali Antica. Facoltà di Medicina e Chirurgia. Università di Padova.

Haphniensis, corredandola anche con disegni.

Nel 1787 Cavolini, nella sua *Memoria sulla generazione dei Pesci e dei Granchi* si propone di descrivere più dettagliatamente due

... cilindretti... posti sotto la regione dei palpi, ossiano due antenne più crasse...¹⁶

Due anni dopo, Scarpa¹⁷ pubblica le sue *Anatomicae disquisiciones de auditu et olfactu*. A proposito dei Crostacei egli scrive:

...fra gli insetti, abbiamo scelto il granchio, come particolarmente adatto alle nostre disquisizioni, perché in esso è evidente la sede dell'uditio... Ebbene, subito sotto la radice delle antenne, e precisamente vicino alla base della cuspide serrata, si trova l'organo dell'uditio nel granchio, sotto forma di una papilla ossea, una per parte, gli apici prominenti delle quali, rotondeggianti e alquanto rivolti medialmente, si rispecchiano vicendevolmente...¹⁸.

Le immagini riportate in Fig. 3, disegnate dallo stesso Antonio Scarpa e tratte dall'opera suddetta, illustrano splendidamente quanto appena descritto.

La scoperta di Andrea Comparetti

Sempre nel 1789, Andrea Comparetti pubblica le sue *Observationes anatomicae de aure interna comparata*. A proposito dei Crostacei, egli diverge nettamente dalle opinioni di Minasi, di Fabricius, di Cavolini, di Scarpa. Ritiene infatti che l'organo dell'uditio sia contenuto nella base delle antenne mediane o minori. Il testo è corredata da incisioni, che non hanno la sontuosità delle immagini dello Scarpa, ma che tuttavia non lasciano adito a dubbi (Fig. 4). Nella figura XXVI della Tavola III (Fig. 4), che rappresenta “*partes exteriores cancri vulgaris latipedis*”, la lettera *d* indica “*cornicula, aut antennae breves & subtile*s” e la lettera *e* “*tuberculum ad radicem in quo continetur cavea acustica*”.

La figura XXVIII rappresenta le parti anteriori interne dell'astice, con questa precisa didascalia: “*cornua media, lata ac depressa, ad quorum radicem continetur cavum pro organo auditus*”. La lettera *c*

indica “*cavitas, quae ad radices cornuum producitur.*” La lettera *e* specifica “*ambitus substantiae mucosae virescentis, cum particula intermedia flavicante*”. Questa “particella giallo-rossastra”, contenuta nella sostanza mucosa della cavità in corrispondenza della radice delle antenne minori, sarebbe da interpretare come otolito.

Sempre a proposito dell’astice, egli precisa:

... due tenui filamenti nervosi decorrono sotto due forellini ovali, che, posti sotto gli occhi, conducono verso i processi scavati intermedi, anteriori e minori, dai quali si originano i corni minori, che possiamo definire doppi da ciascun processo... Alla base infero-posteriore del primo processo sporge in fuori un tubercolo mammillare, che nella sua parete posteriore alloggia una macula, ed una lamina sottile, trasparente, e quasi cornea, che un piccolo ago facilmente perfora. Per cui la cavità triangolare all’interno contiene la foveola, del processo mammillare... Filamenti nervosi, avvolti da tenui membrane... riempivano la foveola, e si connettevano con una prominenza cartilaginea elevata, dimodoché ho avuto sufficienti motivi per pensare che proprio qui si nascondesse l’organo peculiare dell’udito, composto dalla foveola e dalla piccola cavità semilunare, in cui ho reperito una sostanza mucosa¹⁹.



Fig. 4 - Strutture anatomiche della testa *cancri vulgaris* e *astaci fluviatilis* secondo Comparetti.

Fig. XXVI. Partes exteriores cancri vulgaris latipedis.

Fig. XXVII. Partes anteriores internae cancri ejusdem.

Fig. XXVIII. Partes anteriores internae astaci fluviatilis. Descrizione nel testo. Da A. Comparetti: *Observationes anatomicae de aure interna comparata.* Apud S. Bartholomaeum. Ex Typographia Jo. Antonii Conzatti, Patavii 1789. Biblioteca Universitaria di Padova.

Comparetti e l'organo stato-acustico dei crostacei

Nell’aragosta (“*in cancro marino hastato*”), il Comparetti riferisce inoltre di avere riscontrato ... *un ossicino simile ad un piccolissimo chiodo solcato, al quale si collega una membranella che avvolge una sostanza mucosa. La base dell’ossicino è laterale, la punta è mediale; e questo l’ho sempre osservato; e per questo si è presentato come una sufficiente prova dell’organo acustico*²⁰.

Questo ossicino, simile ad un minutissimo chiodo solcato, è sicuramente riferibile all’otolito, che nell’aragosta è costituito da un piccolo agglomerato di granellini di sabbia.

Dunque, secondo Comparetti l’organo dell’udito dei Crostacei è contenuto in una struttura anatomica completamente diversa da quella precedentemente descritta da Minasi, Fabricius, Cavolini e Scarpa.

L’Ottocento

Quali posizioni furono assunte dagli esponenti del mondo scientifico dell’epoca di fronte a questa controversa localizzazione anatomica dell’organo dell’udito dei Crostacei?

Nel 1805 Cuvier²¹ pubblica a Parigi le sue *Leçons d’Anatomie Comparée*. Egli si schiera con Fabricius e Scarpa, e non fa alcuna menzione del Comparetti:

*Nei gamberi la membrana del labirinto non merita neanche questo nome, essa consiste in una piccola borsa racchiusa in un cilindro squamoso aperto alle due estremità. L'estremità mediante la quale questo piccolo cilindro si unisce con la base dell'antenna, lascia passare i nervi nella borsa: l'estremità opposta è chiusa da una membrana elastica che può portare il nome di timpano, o meglio ancora di finestra ovale. Questa membrana è immediatamente sollecitata dall'aria o dall'acqua, nella quale si trattiene l'animale. È sufficiente guardare con un po' di attenzione la base delle grandi antenne, alla loro faccia inferiore, per scorgere questo timpano. Fabricius e Scarpa l'hanno descritto dettagliatamente*²².

Sempre nel 1805, Blumenbach²³, pubblica a Göttingen lo *Handbuch der vergleichenden Anatomie*, ove scrive:

Solo in alcuni dei più grossi granchi si evidenzia una parte speciale, che per analogia dovrebbe essere paragonata con l’atrio del labirinto nelle classi

superiori di animali. Si trova, cioè, alla radice delle loro antenne, da ciascun lato, un breve tubulo, simile ad una gambetta, la cui apertura esterna è chiusa da una spessa membrana, e quella interna sostiene un sacculo membranoso, nel quale si perde un nervo che trae origine da un medesimo tronco comune con quello che proviene dalle antenne. Quest'ultima circostanza potrebbe favorire l'opinione che le antenne stesse coadiuvino gli organi uditivi²⁴.

La sua conclusione sembra voler in parte conciliare posizioni diverse, ossia il cilindretto di Minasi e la base delle antenne minori del Comparetti, che egli cita in nota.

Alla fine, però, Blumenbach aggiunge una obiezione a sfavore della possibilità che le antenne coadiuvino gli organi uditivi:

Questa opinione viene però indebolita sia da osservazioni di un fine udito in alcuni insetti, che, come i ragni, per esempio, non possiedono vere antenne, e così pure mediante esperimenti in altri, per esempio le cavallette, i quali, dopoché siano state loro recise le antenne, hanno tuttavia un udito altrettanto acuto dopo, quanto prima²⁵.

Weber, di cui si parlerà in seguito, interpreta questa pagina di Blumenbach come un preciso schieramento a favore di Minasi e Scarpa:

Scarpa ha indagato l'orecchio dell'astice di fiume con quella finezza mediante la quale egli eccelle, e lo ha disegnato dal microscopio... Coloro che molto recentemente hanno prestato attenzione verso questo argomento, Cuvier, Blumenbach e Pohlius, non hanno aggiunto niente di nuovo²⁶.

E la struttura anatomica descritta da Comparetti, alla base delle antenne minori e mediane, come venne interpretata?

Nel 1811 Rosenthal²⁷ pubblica i risultati delle sue ricerche sul senso dell'olfatto degli insetti (Fig. 5):

Molti, quasi la maggior parte degli entomologi, considerano le antenne quali apparati olfattivi... I granchi, contraddistinti dalla loro perfetta conformazione, occupano il gradino più alto in questa serie animale, e sono perciò anche i primi, coi quali abbiamo iniziato la nostra ricerca... Nell'astice di fiume... dopo aver messo in evidenza la superficie inferiore

del piccolo cervello... si vede anche l'origine di due piccoli nervi che si dirigono alle antenne minori. Questo nervo non insignificante rispetto al piccolo cervello, e la scoperta di Scarpa dell'organo uditivo nelle antenne maggiori, mi portò alla supposizione che queste antenne minori potessero contenere l'organo dell'olfatto²⁸.

Qualche anno dopo (1822) Treviranus²⁹ condivide l'opinione di Rosenthal, e approfondisce l'argomento, concludendo che quanto egli ha osservato



Fig. 5 - L'apparato olfattivo dell'astice (figg. 1,2), e dell'aragosta (figg. 3,4) secondo Rosenthal.
Fig1, c: il primo, quasi prismatico canalino delle piccole antenne; d: la cavità nasale triangolare occupata da setole.

Fig.2, b: la conca (o turbinato).

Fig.3 b: la cavità nasale, c: una setola che è stata introdotta nella cavità nasale.

Fig. 4: piccola antenna da sotto, dopo aver asportata la parete inferiore del canalino, cosicché si vede la conca (o turbinato) allungata; a. bordi della coppetta asportata, b: la conca (turbinato); c: la fossetta striata, arcuata.

Reil's Archiv fur die Physiologie, Bd. 10, Taf.8.:Ueber den Geruchsinn der Insekten. 1811.
Biblioteca Universitaria di Padova.

... costituisce un insieme di circostanze che rendono molto verosimile la sede dell'organo dell'olfatto in questa struttura³⁰.

Nel 1820 Weber³¹ pubblica a Lipsia *De aure animalium aquatilium*. Fra i Crostacei, egli prende in considerazione l'astice di fiume e ne fa una descrizione in perfetta armonia con quanto già descritto da Scarpa nel granchio³². Il testo di Weber è corredata da due splendide illustrazioni, del tutto simili a quelle di Scarpa. Weber mostra di conoscere benissimo l'opera di Comparetti, le cui conclusioni critica in maniera decisa:

Leggendo e rileggendo quanto Comparetti ha esposto riguardo all'orecchio dell'astice e dell'aragosta, e confrontando le figure della tavola terza dello stesso libro, che riportano le figure del granchio volgare, XXVI e XXVII, e dell'astice di fiume (XXVIII) mi sembra che questo autore non abbia conosciuto il vero organo dell'udito. La figura XXVIII, offre all'osservazione una parte del capo dell'astice, tale che non possano essere osservate le eminenze mammillari, sedi dell'organo dell'udito, poiché il capo è stato sezionato dalla parte dorsale. Le figure XXVI e XXVII chiarissimamente dimostrano che Comparetti ha ritenuto essere sede dell'uditio il primo articolo dell'antenna... La descrizione del Granchio astato è questa... “e addirittura nella fossetta anteriore e inferiore (che secondo l'immagine è contenuta nella prima porzione dell'antenna) ho riscontrato un ossicino dell'apparenza di un minuscolo chiodino solcato” (! !)”. Mi sono sentito in dovere di aggiungere queste cose, affinché si capisca cosa si debba pensare degli ossicini uditivi del Comparetti, che, è lecito dirlo, vediamo non aver evidentemente conosciuto la sede dell'organo dell'uditio, descritto nello stesso tempo da Scarpa³³.

Anche Milne-Edwards³⁴ si interessò alla ricerca dell'organo dell'uditio nei Crostacei e nel 1834 ne pubblicò i risultati, che supportano le vedute di Scarpa, nella sua monumentale *Histoire naturelle des Crustacés*^{35, 36} in tre volumi e in successive pubblicazioni.

Ma veniamo ad un momento cruciale nello sviluppo delle conoscenze al riguardo. Nel 1843 Arthur Farre³⁷ pubblica nelle *Philosophical Transactions of the Royal Society* di Londra le sue ricerche *On the Organ of Hearing in Crustacea*. Nell'introduzione l'Autore dice:

Benché l'esistenza di un organo dell'udito nella classe dei Crostacei non sia del tutto sfuggita all'osservazione degli anatomisti, tuttavia le descrizioni che finora sono state date di questa struttura si sono arrestate al punto in cui l'interesse dell'argomento incomincia. Per cui, mentre alcune generali analogie sono state tracciate fra le sue parti più prominenti ed ovvie, e quelle dell'organo dell'udito in altre classi, la essenziale conformazione di questo notevole strumento, sviluppata con l'aiuto del microscopio, è stata trascurata.

Ma dapprima è importante segnalare un errore che è sorto per la confusione di due separati e distinti organi situati, uno alla base del più grosso o secondo paio di antenne [Fig. 6, al suo interno si vedano le fig. 1a e fig. 11], e l'altro alla base del più piccolo o primo paio. [Fig. 6, al suo interno si vedano in particolare le figg. 2-8], a ciascuno dei quali è stata assegnata la funzione di organo dell'udito da parte di differenti anatomisti³⁸.

Farre, riconosce, dunque, come ad altri anatomisti non sia sfuggita la vera sede dell'organo dell'udito dei crostacei; tuttavia non nomina nessuno dei *different anatomists* che lo hanno preceduto in questa ricerca. E continua:

L'organo situato alla base delle grandi antenne certamente non è l'organo dell'udito... questo rimarchevole organo è situato alla base del primo segmento del paio più piccolo di antenne³⁹.

L'Autore descrive quindi dettagliatamente questo segmento alquanto dilatato alla base, ricoperto da una membrana che presenta però una piccola apertura, che conduce internamente al sacco vestibolare [Fig. 6, vedasi fig. 7]. Aperta la cavità di questo sacco,

... si trovano nel suo fondo numerose piccole particelle di sabbia silicea. Nei primi pezzi esaminati, la presenza di queste sembrava accidentale; ma poiché, proseguendo la ricerca ulteriormente, le trovavo invariabilmente, non solo in questa specie (aragosta), ma in ogni altra in cui l'organo esisteva, cominciai a considerarle come parti costitutive essenziali della struttura; come effettivamente otoliti facenti funzione, derivati dall'esterno, e occupanti il posto di quei corpi calcarei che si riscontrano in varie classi, quale costante porzione dell'apparato uditivo. Queste particelle indubbiamente riescono ad entrare dall'apertura poco sopra descritta...

Lungo la superficie inferiore del sacco vestibolare si osserva decorrere una

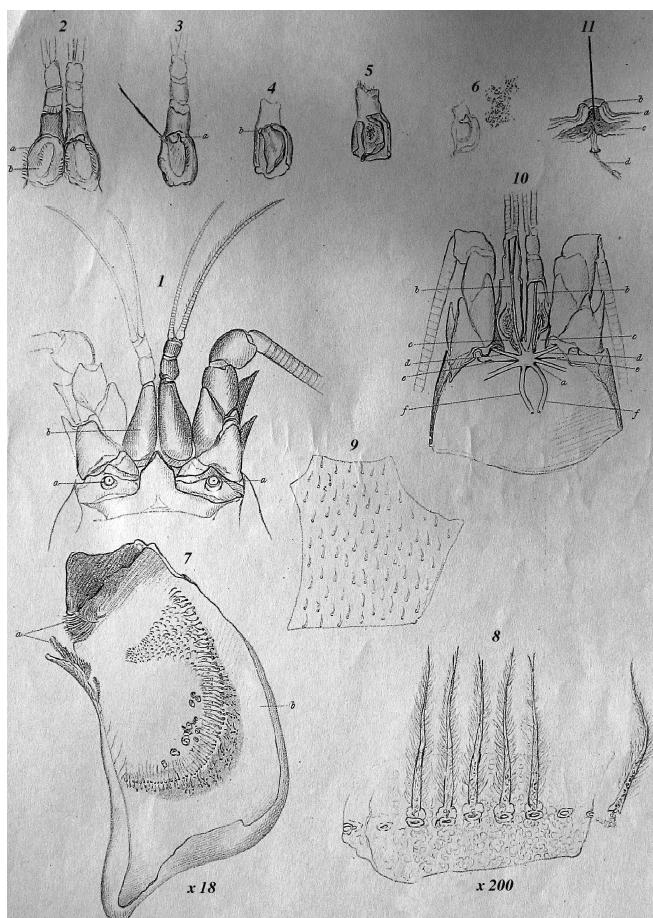


Fig. 6. L'organo dell'udito nei crostacei secondo Farre.

In fig 1 a e fig.11. L'organo già descritto da Minasi e Scarpa, alla base del secondo paio di antenne
In fig. 1 b. La base dilatata del primo paio di antenne, contenente l'organo dell'udito

In fig. 2 . Porzioni del primo paio di antenne, ovvero antenne minori

In figg. 3, 4, 5, 6, 7. Antenna destra, ad ingrandimenti progressivi

In fig. 7. Evidente la disposizione "a semiluna" dei processi ciliati

In fig. 8. Processi ciliati, molto ingranditi: sono evidenti i sottilissimi peluzzi, ai quali erano aderenti i granellini di sabbia

Da H. Farre: *On the Organ of Hearing in Crustacea*. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, 1843. Biblioteca Centrale dell'Università di Bologna.

Comparetti e l'organo stato-acustico dei crostacei

linea semicircolare, più larga alla sua estremità superiore che non all'inferiore... questa parte consiste di parecchie file di processi ciliati [Fig.4, vedasi fig. 8] cavi e coperti con una fine lanugine di peluzzi di squisita delicatezza....

Immediatamente sotto questo arrangiamento "a semiluna" di processi sta il plesso del nervo uditorio... In questo sacco la Natura sembra accennare alla formazione della coclea... l'acqua, che viene liberamente immessa nel sacco vestibolare, attraverso l'apertura nella sua parte superiore, supplisce il posto di un'endolinfa, e costituisce forse l'unico esempio di un organo di udito nel quale lo stesso fluido attraverso il quale le vibrazioni vengono trasmesse, è accolto direttamente dentro la camera sopra la quale il nervo acustico è distribuito... I grani di sabbia sembrano supplire il posto di otoliti... essi certamente non sono corpi cretacei secreti dall'organo stesso... La circostanza di una struttura naturale che viene supplita con mezzi artificiali non è senza paralleli nel Regno animale, e può difficilmente mancare di suggerire il familiare esempio dello stomaco degli uccelli granivori, dentro il quale vengono tenute pietre nell'intento di supplire l'ufficio di denti gastrici, e diventa essenziale per la dovuta efficienza funzionale di quell'organo...⁴⁰

Alla attenta lettura dell'opera di Farre risalta che, con reiterata ammirazione, l'Autore ripetutamente riferisce a questa struttura neurosensoriale l'aggettivo "remarkable", a sottolinearne la singolarità in ambito biologico. Dovranno passare circa novanta anni, prima che negli anni Trenta del Novecento, gli ingegneri geofisici inventino uno strumento meccanico di estrema sensibilità, il gravimetro, il quale presenta notevoli analogie strutturali con questo affascinante organo di senso dei crostacei.

Le conclusioni di Farre diedero origine ad un ampio dibattito. Frey⁴¹ e Leuckart⁴² considerarono

un'ipotesi molto azzardata quella espressa da Farre a proposito dei granelli di sabbia facenti funzione di otoliti⁴³.

Anche Siebold⁴⁴, nel suo *Lehrbuch der vergleichende Anatomie der wirbellosen Thiere*, rimase sulle posizioni di Minasi, Scarpa, e Weber. Siebold condivise inoltre l'opinione di Rosenthal e Treviranus a proposito della struttura già descritta da Farre, la stessa, ricordiamo,

già indicata da Comparetti quale sede dell'organo dell'udito:

Come organo dell'olfatto nei Macruri e Paguri, si devono considerare le due cavità piatte che appropriatamente si trovano nell'elemento basale del primo, o mediano paio di antenne... È difficile capire come Farre abbia potuto attribuire a questa cavità la funzione di apparato uditivo, nel quale i granelli di sabbia, che casualmente penetrano dall'esterno all'interno di questa cavità, giocano il ruolo di otoliti⁴⁵.

Come i sopracitati autori, anche Siebold, che pure appare molto scrupoloso nella rassegna bibliografica, ignora Comparetti.

Nel 1851 Huxley⁴⁶ pubblica una nota dal titolo “*On the Auditory Organs in the Crustacea*”⁴⁷, in cui afferma:

Una grande discrepanza si rileva fra le varie autorità, a proposito della natura e della posizione degli organi uditivi nei Crostacei. Fra queste autorità però, egli non cita Comparetti, e continua: L'argomentazione addotta da Farre sulla struttura e sulla funzione, sembra irresistibile...⁴⁸

Finalmente, dieci anni dopo, nel 1863 Hensen, con un minuzioso studio corredata di numerose incisioni dal titolo *Studien über das Gehörorgan der Decapoden* sancisce definitivamente la validità delle ricerche di Farre. Nell'introduzione egli procede a una meticolosa rassegna bibliografica, della quale ci siamo in parte avvalsi in questa ricostruzione storica, degli scienziati che lo hanno preceduto nella sua ricerca. Anch'egli però non fa il benché minimo cenno all'opera di Comparetti. E Milne-Edwards, nelle sue *Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée* (1876-1877), riconosce che

... al giorno d'oggi prevale in generale una opinione diversa [da quella di Minasi e Scarpa]: si pensa che l'organo situato nella porzione basale delle antenne esterne [dei crostacei] sia una ghiandola, e che l'apparato uditivo sia costituito invece dal seno scavato nella porzione basale delle antennule o antenne del primo paio e considerate da Rosenthal come organo olfattivo.

Farre... ne diede una descrizione dettagliata nel 1843 e fu il primo a considerarlo come organo uditivo⁴⁹.

Inspiegabilmente, Milne-Edwards non fa alcun riferimento alle pionieristiche osservazioni di Comparetti sull'apparato uditivo dei crostacei. Eppure egli conosceva l'opera del Nostro, che cita a pag. 88 delle *Leçons* del 1876, nel capitolo dedicato agli organi uditivi degli insetti:

Comparetti ha descritto nella testa di diversi insetti, alcune parti che gli sembravano costituire un apparato uditivo paragonabile a quello dei vertebrati (Obs. de aure interna comparata 1789); ma gli anatomici che hanno cercato di verificare le sue osservazioni non le hanno confermate, ed esse non sembrano meritare alcuna affidabilità ⁴⁹.

Infine, nel 1901 Prentiss, ricercatore citato all'inizio di questo saggio, con uno splendido lavoro dal titolo *The otocyst of Decapod Crustacea: its structure, development and function*, passa in rassegna le ricerche anatomiche e fisiologiche condotte negli ultimi 125 anni in ambito mondiale; ma fra le 65 voci bibliografiche che egli cita non si trova il nome di Comparetti. Nel *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* egli scrive: "The first good description of the organ, accompanied by figures, was given by the Englishman Farre in 1843".

Conclusioni

Nel corso dell'800 alcuni ricercatori avevano compreso che, oltre alla funzione uditiva, il labirinto dei vertebrati esercita anche una funzione di regolazione motoria e di equilibrio (Flourens 1820; Golz 1870; Mach Grun e Brown (1873-74). Questa funzione era attribuita ai canali semicircolari: si deve a Breuer la dimostrazione sperimentale, nei piccioni, dell'importanza degli otoliti dell'utricolo e del sacculo (1875). Nel 1887 Delage pubblicò a Parigi *Une fonction nouvelle des otocystes comme organes d'orientation locomotrice*. Riferiva di aver osservato, in seguito all'asportazione delle otocisti antennulari in vari generi di crostacei, "fenomeni di disorientamento locomotore", per cui concluse che "l'otocisti possiede una funzione indipendente dall'udito e relativa all'orientamento locomotore".

Numerose ulteriori ricerche da parte di Kreidl (1893), Bunting

(1893), Bethe (1894-95), Clark (1896) evidenziarono sempre meglio questa funzione di organo dell'equilibrio e di recezione della forza di gravità. Per questo, nel Novecento si preferì attribuire a questo organo di senso dei Crostacei, il nome di Statocisti.

Hensen (1863) aveva eseguito numerosi esperimenti di fisiologia per verificare l'esistenza della capacità di udire dei Crostacei, e aveva concluso affermativamente. Successivi e più recenti esperimenti audiometrici limitano questa osservazione, mettendo in dubbio la veridicità degli aneddoti di Eliano e di Minasi: i Crostacei avvertirebbero soltanto le frequenze molto basse, al disotto dei 300 Hz, per cui si dovrebbe parlare di una sensazione vibratoria tattile, piuttosto che uditiva pura, quale è invece presente nei Vertebrati superiori e nell'Uomo.

Resta comunque il fatto che spetta ad Andrea Comparetti il merito di avere descritto la presenza di questo organo di senso alla base delle antenne minori o mediane. La sua convinzione poggiava sulla presenza, in codesta struttura anatomica, di un “*ossiculum*”, cioè dell'otolito

Egli riportò, anche, per primo, l'esistenza in questa sede di una “*cavea acustica*” in forma di una “*cavitate angusta semilunari*”, di una “*foveola*”, di “*nervea filamenta*” e, appunto, di un “*ossiculum*”.

Nel 1955 Cohen, del Dipartimento di Zoologia dell'Università di Los Angeles, descrisse nel Journal of Physiology lo statolito (cioè l'otolito) dell'aragosta americana e l'aspetto microanatomico della statocisti:

... 400-500 peluzzi chitosi nel pavimento dell'organo sono distribuiti in quattro file lungo una elevazione a forma di falce di luna, chiamato cuscino sensoriale⁵⁰.

Molti anni prima Comparetti aveva scritto:

... *nervea filamenta, membranis tenuibus involuta, implebant foveolam, & connectebantur cum processu cartilagineo elevato... organum auditus compositum ex foveola & cavitate angusta semilunari.*

Quindi anche l'immagine di “*crescent*” (cioè simile alla falce di luna) attualmente usata dagli anatomisti anglosassoni per indicare l'insieme delle terminazioni neurosensoriali all'interno della statocisti dei Crostacei, era stata anticipata da Comparetti. Tuttavia, anche Cohen, che tra le numerose citazioni include Farre, ignora Comparetti.

Né alcun altro autore moderno, a quanto risulta dalle approfondite ricerche bibliografiche condotte lo nomina, mostrando così di non conoscerne il contributo prioritario dato alla scoperta dell'organo stato-acustico nei crostacei.

Andrea Comparetti: un profilo coevo

Nel 1802, nello stesso anno della morte di Andrea Comparetti, il medico romano Domenico Palmaroli, suo allievo e amico, pubblicò a Venezia un opuscolo sulla vita e le opere del suo Maestro: “*Sopra la vita letteraria di Andrea Comparetti...*”⁵¹. Sono settanta paginette di piacevole lettura, che meriterebbero di essere riportate integralmente. Citeremo qui alcuni passi che delineano la carriera del Comparetti.

Non lungi a' confini della Marca Trevisana, si erge un villaggio, che porta il nome di Vicinale, ed ivi nacque nel dì 30 settembre 1745 il Dottore Andrea Comparetti... Francesco Comparetti, suo padre, uomo di onesti natali... rivolse attentamente tutte le sue cure all'agricoltura e a migliorare per mezzo di essa la situazione economica della famiglia... secondo i veri principj dell'arte Agraria...

Il Dottore Andrea, secondo tralcio di così studiosa e onorata figliolanza (quattordici), mostrando fino dalla più tenera età della singolare penetrazione di spirito, e de' non ordinarij talenti, affidato venne alla saggia cultura e direzione del Signore Abate Manenti... Successivamente passò in Venezia alle scuole del soppresso Istituto de P.P. Gesuiti qui fu istruito a fondo nelle Matematiche sublimi, in cui fece tali progressi, che pervenuti all'orecchio del chiarissimo Padre Boscovich, stimato a ragione il primo Matematico dell'Europa, volle avere lo studioso Comparetti sotto sé.... Comparetti decise poi di recarsi a Padova a coltivare gli studj della Medicina... Il famoso Morgagni lo additò a' Nobili Riformatori di quell' Università... con queste parole: Questi due giovani, egli disse alle LL. EE. nell'atto di presentare Comparetti e Scarpa (ora Professore rinomato

*nell'Università di Pavia) saranno due grandi uomini, che faranno grande onore all'età nostra, allo Stato, e si renderanno molto utili alla Medicina. Dopo la laurea, all'incirca nel 1778, tornò a Venezia ed esercitando la Medicina medesima con attenzione, saviezza, discretezza e dottrina... Quest'età appunto, perché verde e florida gli somministrava le forze di occuparsi le intere giornate senza interruzione, e alle visite degl'infermi nelle case e negli ospedali, ed a continue ispezioni ed applicazioni nel Veneto teatro anatomico, ove se gli aprì un vasto campo di far delle indagini sui gangli e nervi ed altri consimili oggetti, Da ciò ne avvenne, che in pochissimo tempo messe insieme una gran raccolta delle sue osservazioni, le quali vennero poscia prodotte alla luce nella sua tanto celebrata *Opera Occursus Medici*... Tanto bastò, perché il Magistrato Eccellenissimo de' Riformatori, gli assegnasse in Padova la cattedra vacante di Medicina Pratico-Teorica.*

*Pubblicò in quegli anni ... l'opera *De luce inflexa*, che sempre più fece risonare la qualità del suo sapere e del suo genio sorprendente.*

*Nel 1789 scriveva l'*Opera illustre*, che veramente può chiamarsi originale in tutte le sue parti intitolata: *de Aure interna comparata*, nell'atto istesso che il prenominato condiscipolo Scarpa ne stava tessendo una consimile, ma con totalmente diversa condotta pubblicata poco prima di quella di Comparetti.... L'*Opera* del nostro Autore fu applaudita e lodata superiormente in quasi tutti i più accreditati giornali, e di poi tradotta in Tedesco, onde renderla comune a tutte le scuole mediche della Germania e de' paesi del Nord.*

Ma nell'istante che andava giorno e notte occupandosi in questo interessante lavoro, si vide per parte del Magistrato de' Riformatori onorato di un invito diretto ad eccitarlo a dar fuori al più presto un piano di scuola di Clinica... Fu singolare al certo l'esempio nell'Università di Padova che un sol Professore assumesse l'arduo assunto di due cattedre primarie...

*Quindi ne provenne, che animato il nostro Professore dagli eccitamenti dei più celebri naturalisti e filosofi Italiani non meno che esteri... dette alla luce nel 1792 un altrettanto pregiatissimo Trattato sotto il titolo di *Riscontri Fisico Bottanici ad uso clinico*...*

*La Regia Società di Medicina di Parigi propose, sull'incominciare dell'anno 1792 il programma di un quesito domandante: quale sia il miglior metodo d'insegnare la Medicina pratica in uno Spedale... Da questo programma prese argomento il Comparetti di tessere l'opera sua aurea pubblicata nell'anno 1793 e che porta in fronte il titolo: *Saggio della Scuola Clinica nello Spedale di Padova*.*

*Arrivata nel 1793 in Venezia una nuova scorza... prese egli motivo di pubblicare... un Opuscolo ... nell'anno 1794 col titolo di *Osservazioni**

Comparetti e l'organo stato-acustico dei crostacei

sulle proprietà della China del Brasile.

Comparetti espose nell'anno 1795 la famosa opera intitolata: Riscontri Medici delle febbri larvate periodiche perniciose... Nel 1798 si vide alla luce con universale ammirazione [l'opera] denominata Observationes Dioptricæ & Anatomicæ Comparatæ... Ultima opera del nostro Comparetti si è la Dinamica Animale degl'insetti... un minuto ragguaglio dell'intero meccanismo della respirazione, della circolazione e del moto parziale e totale degli animali.

Oltre tutte queste sunnominate Opere dell'illustre Comparetti, che impresse con le stampe hanno diffuso con tanto splendore il suo nome per tutte le Europee contrade, ne restano inedite altre quattro ... La meccanica animale, la Fisica vegetabile, un Trattato Chirurgico sulle lussazioni ed infine un'altra pregevolissima produzione concernente le malattie fisiche dipendenti dal morale...

Tutta la sua vita fu di una meravigliosa uguaglianza, simile appunto a un ruscello che scorre ognora placido e trasparente; ma questa vita per comune sventura, non essendo coronata da una robusta salute, infiacchita anche da un'attività troppo estesa e da uno studio troppo continuo, non oltrepassò gli undici lustri. Assalito il Comparetti da una furiosa malattia di 6 giorni, nel dì 22 di gennaio del corrente anno 1802 (secondo il Giornale dell'italiana letteratura di Padova la data della morte sarebbe il 22 dicembre 1801) terminò immaturamente i suoi giorni⁵¹.

BIBLIOGRAFIA E NOTE

1. *Das wahre Gehörorgan der Krebse ward, ein böses Omen! von Anfang an ungünstig aufgenommen; es haben sich zwar ausgezeichnete Forscher sehr entschieden für Deutung der betreffenden Gebilde als Hörapparate ausgesprochen, aber ungewohnte Verhältnisse haben noch bis zur Stunde eine allseitige Anerkennung gehindert.* V. Hensen: Studien über das Gehörorgan der Decapoden. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie XIII Bd. Leipzig, Verlag von Wilhelm Engelmann, 1863.
2. Il nome di Victor Hensen, fisiologo tedesco, è ben conosciuto dagli studiosi di anatomia dell'orecchio interno per i suoi contribuiti alla conoscenza dell'organo cocleare del Corti: stria di Hensen; cellule di Hensen; corpuscoli di Hensen. Fu direttore dell'istituto di fisiologia, nonché rettore dell'Università di Kiel. Si dedicò a ricerche di fisiologia, specialmente sugli organi di senso e sul sistema nervoso, interessandosi anche di studi sul plancton e dirigendo una specifica spedizione organizzata dalla Fondazione Humboldt. Notizie tratte da: *Grande Dizionario Enciclopedico Italiano UTET*, Torino 1957.

3. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie XIII. Bd. von Wilhelm Engelmann. Leipzig 1863.
4. MINASI M. A., *Dissertatio su de' timpanetti dell'udito scoverti nel granchio paguro*. Napoli, Stamperia Simoniana, 1775.
5. Bulletin of the Museum of Comparative Zoology. Harvard College. Vol. XXXVI. No. 7. Cambridge, Mass, USA 1901.
6. COMPARETTI A., *Observationes anatomicae de aure interna comparata*. Apud S. Bartholomaeum. Patavii, Ex Typographia Jo. Antonii Conzatti, 1789.
7. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Part I. 1843.
8. Claudio Eliano (170-230 circa d.C.), Gran Sacerdote nella Roma imperiale, esercitava il suo ministero probabilmente presso i templi della Dea Fortuna Primigenia di Preneste e di Roma. Entrò a far parte del circolo “Athenaeus”, patrocinato dall’Imperatrice Julia Domna, con Oppiano, Filostrato e Galeno. Il suo fortunato capolavoro è *La natura degli animali*. Notizie tratte da: *Aelian. On the characteristics of animals*. Cambridge Massachusetts, Harvard University Press, 1958.
9. ELIANO, *La natura degli animali*. (Passo tradotto da A. Spiller) Libro sesto, § 31, Bur 2004.
10. Maria Antonio Minasi (1736-1806), monaco domenicano fu molto stimato come naturalista da Clemente IV, che gli conferì la cattedra di botanica alla Sapienza e il mandato di arricchire il Museo Clementino. Fu onorato in tutta Europa per le sue numerose invenzioni tecniche riguardanti la carta, la tela, le sete speciali. Notizie tratte da MINIERI RICCIO C., *Memorie storiche degli scrittori nati nel Regno di Napoli*. Bologna, Forni Editore, 1844.
11. Filippo Cavolini (1756-1810), napoletano, allievo di G.B. Vico, avvocato, preferì dedicarsi alla ricerca naturalistica e costruì in una villa sul mare un laboratorio di biologia marina, di zoologia e di botanica. I risultati delle sue numerose ricerche furono molto apprezzati. Nel 1808, due anni prima della morte, fu invitato ad insegnare dall’Università di Napoli. Cfr. *Dizionario Biografico degli Italiani*, Istituto dell’Encyclopedie Italiana Roma 1979; *Grande Dizionario Encyclopedico Italiano*, Torino, UTET, 1955.
12. SCARPA A., *Anatomicae disquisitiones de auditu et olfactu*. Mediolani, in Typographeo Josephi Galeatii, 1795.
13. CUVIER G., *Leçons d'anatomie comparée*. Paris Baudouin Imprimeur 1805.
14. WEBER H., *De aure et auditu hominis et animalium: Pars I. De aure animalium aquatilium*. Lipsiae, Apud Gerhardum Fleischerum 1820.
15. Johan Christian Fabricius (1745-1808), danese, a 17 anni si recò ad Uppsala alla scuola di Linneo. Qui acquisì un forte interesse per l’entomologia. A 30 anni fu chiamato all’Università di Kiel ove coltivò soprattutto lo studio delle scienze naturali, della

Comparetti e l'organo stato-acustico dei crostacei

botanica, della mineralogia. Le sue opere *Systema Entomologiae* e *Philosophia Entomologica* gli valsero la reputazione di entomologo più importante del suo tempo. Notizie tratte da: *Scienziati e Tecnici*. Milano Arnaldo Mondadori Editore, 1975.

16. ... nel granchio Falangio... sono rilevate due protuberanze sulle quali si trova scolpito un disco che più acuto è dalla parte laterale interna; se in questa parte acuta si cerchi di rialzarlo colla punta di un acuto coltello, questa parte acuta del disco si alzerà, articolandosi la parte ottusa del disco col margine della protuberanza...; tutto lo spazio che presenta fra il suo margine alzato, e 'l margine dal quale si scosta, è coperto da una fina membrana, la quale oltre allo stare attaccata ai suddetti margini, si mantiene gonfia e rilevata da un ossetto rilevato che si parte dalla punta del disco e discende in basso. Queste membrane che una ad un lato, l'altra dall'altro di questo disco si presentano tese fra i suddetti margini e l'ossetto, sono finissime, e per leggere opera si rompono, e rompendosi esce dal cavo che esse col inferiore disco chiudono, una piccolissima acqua... Dovendo poi conoscere il nervo che ricevendo l'impressione, quella trasmette nel sensorio del granchio... vado ad osservare il ganglio che abbiamo detto formarsi dai due nervi che passano a lato dell'esofago e da questo ganglio che è situato nel mezzo della fronte... si parte un altro nervo, ciascuno da un lato... finalmente dall'infimo lobo del ganglio, dove i due nervi che lo formano s'inseriscono, si parte un altro paio di tenuissimi nervi, ciascuno da un lato, che dritto tendono nel cassetino formante il timpano dell'udito. CAVOLINI F., *Memoria sulla generazione dei pesci e dei granchi*. Napoli, 1787.
17. Antonio Scarpa (1747-1832) nacque a Motta di Livenza. Uno zio sacerdote lo mandò a studiare medicina a Padova, dove fu allievo di Morgagni. Seguì studi di chirurgia a Bologna e divenne professore di anatomia e chirurgia a Modena. Viaggiò in Francia e Inghilterra. L'Imperatore d'Austria Giuseppe II gli conferì nel 1783 la cattedra di anatomia a Pavia. All'arrivo delle truppe francesi nel 1796, sembra fosse destituito perché si era rifiutato di prestare giuramento al nuovo governo. In seguito, però, Napoleone gli volle riconfermare la cattedra. Dopo la caduta di Napoleone, l'Imperatore d'Austria Francesco I lo nominò direttore della Facoltà di Medicina di Pavia. Fu molto amico di Volta e Spallanzani. Membro delle Accademie delle Scienze di Parigi, Londra, Berlino e Stoccolma, amante delle belle arti, era egli stesso disegnatore e pittore. La sua opera scientifica è vastissima, e si estende dall'anatomia del sistema nervoso periferico, all'anatomia chirurgica; all'anatomia dei nervi di senso; ai nervi cardiaci; alla struttura della finestra rotonda dell'orecchio e del timpano secondario, all'anatomia comparata degli organi uditivo e olfattivo. Notizie tratte da: CAPPARONI P., *Profili bio-bibliografici di medici e naturalisti celebri italiani*. Roma, Istituto Nazionale Medico Farmacologico, 1925-1928.
18. ... Gli apici delle papille ossee si aprono con un forame rotondo, che nell'animale fre-

sco appare coperto da una membrana tesa ed elastica, la quale membrana Minasi e Fabricius chiamano timpano, a noi invece piace chiamare membrana della finestra del vestibolo. All'interno delle papille ossee, una cavità allungata contiene un tubulo membranaceo di simile aspetto... Nella cavità del tubulo membranoso è contenuta acqua limpida, con la sostanza polposa del nervo acustico...

Al posto del cervello, il Granchio porta in testa un ganglio, dal quale emanano sei paia di nervi, nel seguente ordine... quarto paio: poco sotto la sua origine si allarga in fascicoli di filamenti, la maggior parte dei quali si dirige verso le antenne maggiori, la parte minore arriva ad un'appendice serrata all'apice, vicino a queste. Da questi fascicoli di filamenti nervosi, appena nominati, se ne stacca uno, distinto, solitario, avente radice comune col quarto paio, il quale posteriormente, dopo un lungo tragitto, avanzando fra la sostanza muscolare, arriva all'organo dell'udito, e funge da nervo acustico...

In base a quanto finora ci è noto, al Granchio è capitato in sorte il più semplice organo dell'udito, nel genere di tutti gli animali; per il fatto che la complessiva macchina dell'udito in esso si compendia nella membrana della finestra con il tubulo membranaceo ad essa aderente, che contiene, a mo' di vestibolo, umore acqueo e la polpa del nervo acustico. Dalla quale sopradescritta semplicissima costituzione dell'organo ci appare lecito dedurre con sicurezza che le vibrazioni sonore, eccitate sia nell'aria che nell'acqua, e rimbalzanti sulla membrana della finestra del vestibolo, si propagano facilmente, grazie all'acqua del tubulo membranoso dell'udito, alla polpa del nervo acustico, aderente in maniera particolare al fondo del tubulo membranoso; e così viene posseduto l'uditio, in questo animale, senza alcuna traccia di orecchio esterno, o di interposti ossicini. SPILLER A. (traduzione di), SCARPA A., *Anatomicae disquisitiones de auditu et olfactu*. Mediolani, in Typographeo Josephi Galeatii, 1795.

19. ... duo filamenta tenuiora subeunt duo foramina ovalia, quae oculis supposita deve-
hunt in processus excavatos intermedios, anticos, & minores, a quibus producuntur
cornua minora, bina scilicet ex utroque processu...

*Ad basim inferiorem, & posteriorem prioris processus tuberculum mammillare extror-
sum prominet, qui in facie postica gerit maculam, & laminam tenuem, pellucidam, &
fere corneam, quam facile acicula trajecit. Quamobrem cavitas triangularis interna
intra ipsum limen continet foveolam processus mammillaris, ... Nervea filamenta,
membranis tenuibus involuta, implebant foveolam & connectebantur cum processu
cartilagineo elevato... ita ut hic organum auditus peculiare latere, satis conjecterim,
compositum ex foveola & cavitate angusta semilunari, in qua mucosam substantiam
reperi.* SPILLER A. (trad. di), COMPARETTI A., *Observationes anatomicae de aure
interna comparata*. Patavii. Apud S. Bartholomaeum. Ex Typographia Jo. Antonii
Conzatti, 1789.

Comparetti e l'organo stato-acustico dei crostacei

20. *at in fossula anteriore & inferiore inveni ossiculum, ad instar clavi minimi sulcati, cui colligatur membranula, involvens substantiam mollem. Basis ossiculi exterius est, mucro interius, idque perpetuo observavi; atque ideo sufficiens organi acustici vestigium se praebuit.* Ibidem.
21. George L. C. Cuvier (1769-1832), uno dei più illustri naturalisti francesi, fondatore della paleontologia, zoologo e studioso di anatomia comparata. Insegnò al Collège de France, all'École Centrale du Pantheon e al Jardin des Plantes di Parigi. Notizie tratte dal Grande Dizionario Enciclopedico Italiano. Torino, UTET, 1957.
22. CUVIER G., *Leçons d'Anatomie comparée*. Paris, Baudouin imprimeur, 1805.
23. Johann Friedrich B. Blumenbach (1752- 1840) fu per oltre sessant'anni professore di medicina a Göttingen. Già nella giovinezza però dimostrò una grande vocazione per la storia naturale e per l'antropologia in particolare, di cui viene considerato il fondatore. Insegnò pure mineralogia e botanica. Le sue principali opere riguardano la zoologia. Notizie tratte da: *Biographisches Lexicon der hervorragenden Aerzte*. Urban und Schwarzenberg. Berlin, Wien 1929-1934.
24. BLUMENBACH J., *Handbuch der vergleichenden Anatomie*. Göttingen, Heinrich Dietrich, 1805.
25. Ibidem.
26. WEBER E. H., *De aure animalium aquatilium*. Lipsiae 1820, p.109.
27. Friedrich Christian Rosenthal (1770- 1828) si laureò in Medicina a Jena, con una dissertazione *De organo olfactus quorumdam animalium*. Divenne progettore presso il Museo di Anatomia di Berlino; successivamente fu professore ordinario di anatomia e fisiologia nell'antica Università di Greifswald. Pubblicò nel Reil's Archiv für Physiologie un gran numero di suoi approfonditi studi. Notizie tratte da: *Biographisches Lexicon der hervorragenden Arzte*. Urban und Schwarzenberg. Berlin, Wien 1929-1934
28. *...Iniziai perciò subito le mie ricerche con accurata dissezione di questa parte, e trovai, con mio non piccolo piacere, una formazione, dentro la quale, con occhio sano, non si può facilmente escludere l'analogo dell'organo olfattivo. Queste antenne consistono di alcuni anelli infilati l'uno nell'altro, il primo dei quali...forma un lungo canale quasi prismatico... Dalla parete superiore, costituita da una pellicola dura, si scorge, all'incirca nel mezzo della superficie, un antró quasi triangolare che è occupato da robuste setole e sbocca nella cavità del canalino. La cavità di questo corpicio prismatico è triangolare, come il perimetro esterno, e contiene, sotto la parete superiore, là dove esternamente si nota l'apertura, un corpuscolo che non è del tutto diverso dalla conca nasale inferiore degli animali superiori, però assomiglia più ad una vescichetta gonfia, che sia provvista di una piccola apertura verso la cavità nasale, cosicché rimane essa come una sacca cieca davanti alla fessura nasale ed è com-*

pressa contro la parete superiore in maniera tale che viene isolata dalle pareti inferiori mediante uno spazio intermedio. Questo spazio intermedio è riempito da una pellicola vascolarizzata, sopra la quale passa il nervo. La superficie inferiore di questa piccola vescichetta è resa disuguale da un solco arcuato, dai cui bordi si espandono dei sottili filetti sopra la conca. Il solco serve all'accoglienza del nervo che si stacca, il quale, da questo punto sembra espandersi in questi filetti sopra la conca, in maniera uguale al nervo uditivo della chiocciola sopra la lamina spiralis... Allora non dubitai più che l'organo che cercavo dovesse essere contenuto nelle antenne. Reil's Archiv fur die Physiologie Bd.10, 1811, pp.427-439.

29. Gottfried Reinhold Treviranus (1776-1837), laureatosi in Medicina a Göttingen, si dedicò alla pratica medica, allo studio della matematica e alla ricerca in medicina e biologia. Tra il 1802 e il 1822 pubblicò in sei volumi i risultati delle sue lunghe ricerche e osservazioni in campo biologico e zoologico *Biologie oder die Philosophie der lebenden Natur fur Naturforscher und Aertze* (*Biologia, ovvero filosofia della natura vivente, per naturalisti e medici*). Fu tra i pionieri dell'uso sistematico del microscopio e della moderna istologia; e fra i promotori della teoria cellulare. Insieme al fratello Ludolph, pubblicò altre importanti opere: *Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Sinneswerkzeuge* (*Contributi all'anatomia e alla fisiologia dei sensi*); *Beiträge zur Aufklärung der Erscheinungen des organisches Lebens* (*Contributi alla spiegazione dei fenomeni della vita organica; Beobachtungen der Zootomie* (*Osservazioni di zootomia*)). Fu tra i fondatori della Rivista *Zeitschrift für Physiologie*. Notizie tratte da: *Scienziati e Tecnici*. Milano, Arnoldo Mondadori Editore, 1975.
30. *Io ho esaminato numerosi esemplari di aragosta con specifica attenzione verso questo organo e ho confermato la scoperta di Rosenthal. La menzionata cavità è molto spaziosa nell'aragosta. Essa comprende più della metà dello spazio interno del canale che costituisce il primo elemento delle antenne mediane... Sotto ad essa, nel rimanente spazio, stanno il nervo, i muscoli, e i vasi dei successivi elementi di queste antenne. In base alla sua forma essa è simile alla cavità interna di una conchiglietta [turbanato] degli animali superiori. Essa è internamente ricoperta con una tenera pelle biancastra, che ha l'aspetto di una membrana mucosa... Il nervo che si dirige verso essa, un ramo dello stesso tronco da cui ricevono diramazioni i muscoli di ciascuna antenna, si espande in essa nella maniera indicata da Rosenthal. Appena io la aprivo sotto acqua, fuoriuscivano bolle di aria.* TREVIRANUS G., *Biologie oder die Philosophie der lebenden Natur für Naturforscher und Aertze*. Göttingen, 1802-1822.
31. Ernst Heinrich Weber (1795-1878) si laureò in medicina a Lipsia con una dissertazione di anatomia comparata del nervo simpatico da egli stesso mirabilmente illustrata. Divenne ben presto professore di anatomia a Lipsia, dove pubblicò un'altra importante opera di anatomia comparata *De aure animalium aquatilium*. Fece stori-

che osservazioni di embriologia comparata sugli ossicini dell'orecchio medio, concludendo che questi nei mammiferi derivano da strutture ossee dello splanchnocranio di animali più primordiali. Condusse pure importanti ricerche sull'attività sensoriale, formulando la ben nota legge, detta appunto di Weber, che stabilisce una relazione logaritmico-matematica fra le intensità dello stimolo fisico e l'intensità della sensazione soggettiva. Ancor oggi, gli otojatri fanno uso quotidiano di una semplice ed efficacissima prova semeiologica, il test di Weber, per distinguere le ipoacusie trasmissive da quelle neurosensoriali. Notizie tratte da: *Scienziati e Tecnici*. Milano, Arnoldo Mondadori Editore, 1975.

32. *Nella parte inferiore del capo, al di sotto dell'articolazione mediante la quale l'antenna maggiore si unisce al capo, nel lato destro e nel sinistro, è posta una piccola formazione quadrangolare, congiunta con le vicine formazioni del capo, nella cui superficie inferiore sporge una papilla conoidea, che consta di una massa calcarea più dura e più bianca delle altre formazioni del capo. Ciascuna papilla include una cavità non separata dal cavo della testa. Al centro della parete interna di ciascuna papilla, nonché al suo apice, appare una apertura rotonda, che viene ricoperta da una membrana spessa, salda e bianca. Il margine osseo arrotondato della finestra, sporge al di sopra della membrana espansa in maniera tale che la membrana viene protetta dal pericolo di lesione. La membrana stessa è convessa verso l'esterno. La cavità della papilla ossea contiene un piccolo sacculo che consta di una membrana bianca e sottile. Questo sacculo non riempie completamente la cavità del vestibolo, e perciò non aderisce dappertutto alla superficie interna del vestibolo osseo, ma è saldamente aderente alla membrana della finestra del vestibolo. La cavità del vestibolo membranoso, ripiena di liquido, accoglie il nervo uditivo. Il nervo uditivo è talmente piccolo, che a stento si riesce a vederlo con la semplice acutezza degli occhi, è però abbastanza lungo e resistente. Non trae origine dal cervello ma dal nervo dell'antenna maggiore... Perciò in questi animali non si trovano né il sacco con i lapilli, né i canali semicircolari. Le vibrazioni sonore, sia dell'aria che dell'acqua, hanno facilissimo accesso, attraverso la finestra del vestibolo, protetta dalla membrana, allo stesso vestibolo membranaceo. Per questo motivo i granchi possono essere privi dei lapilli che si riscontrano nelle seppie e in moltissimi pesci. Già da Scarpa inoltre, è giunto il monito che la membrana che ricopre la finestra del vestibolo viene inadeguatamente paragonata alla membrana del timpano, e questo lo si capisce facilissimamente, perché la cavità chiusa da questa membrana è la cavità del vestibolo non del timpano.* WEBER E. H., *De aure animalium aquatilium*. Lipsiae, Apud Gerhardum Fleischerum, 1820.
33. Ibidem.
34. Henri Milne-Edwards (1800-1885) nacque a Brügge e studiò medicina a Parigi.

Condusse numerose ricerche di fisiologia e di anatomia comparata tra cui *Recherches anatomiques sur les crustacés* (1828), *Histoire naturelle des Crustacés* (1834) e *Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux* (1857-1868). Pubblicò anche un *Manuel de matière médicale* e un *Manuel d'anatomie chirurgicale*. Notizie tratte da: *Biographisches Lexicon der hervorragenden Ärzte*. Urban und Schwarzenberg, Berlin, Wien 1929-1934.

35. *L'esistenza della lunga asta rigida, formata dalle antenne del secondo paio e in comunicazione con l'organo uditorio, sembrerebbe essere un'altra circostanza di natura onde facilitare la percezione dei suoni... In seguito a questi dettagli si vede che la struttura dell'apparato uditorio dei crostacei è molto semplice. Il nervo destinato a trasmettere al cervello l'impressione prodotta dai suoni, termina vicino alla superficie del corpo in una piccola cavità riempita di liquido, e le ondulazioni sonore, venendo da fuori, vengono trasmesse a questo liquido, per azione intermediaria di organi le cui vibrazioni sono facili da provocare.* H. MILNE-EDWARDS, *Histoire naturelle des Crustacés*. Paris, Librairie Encyclopédique De Roret, 1834.
36. *Altre particolarità di organizzazione che io ho constatato nel 1827 nel Maia Squinado parvero rinforzare le vedute di Scarpa. Nei Brachiuri, l'apertura circolare del tubercolo detto uditorio è occupata, non da una membrana elastica, come nella maggior parte dei Macruri, ma da un piccolo disco calcare mobile, e nel Maia Squinado questo disco, sul quale riposa l'organo vescicolare, è sormontato lateralmente da una apofisi lamellare il cui centro presenta una sorta di finestra occupata da una membrana elastica.*
Questa membrana, la cui disposizione ricorda quella del timpano, poggia contro un piccolo rilievo marginale nel quadro del quale è ingabbiato il disco di cui ho appena parlato, e un piccolo fascicolo muscolare, steso obliquamente dalla sommità dell'apofisi dalla parte adiacente dello scheletro tegumentario, contraendosi e facendo così basculare questo prolungamento a forma di staffa, comprime la membrana contro il rilievo marginale, e ne fa così variare il grado di tensione... Questo meccanismo ricorda quello mediante il quale gli ossicini dell'udito fanno variare il grado di tensione della membrana della finestra ovale nei vertebrati superiori, e così come abbiamo visto precedentemente, queste variazioni giocano in questi ultimi animali un ruolo importante nell'audizione. Ibidem.
37. Arthur Farre (1811-1887) nacque a Londra, dove studiò medicina. Fu dapprima ricercatore e docente di anatomia comparata. Si dedicò poi alla medicina forense; in seguito all'ostetricia, divenendo professore di medicina ostetrica al King's College Hospital. Fu ostetrico di fiducia della Casa Reale, nonché medico straordinario della Regina Vittoria. Pubblicò numerose ricerche di microscopia nel *Royal Microscopical Society's Journal and Transactions*. Notizie tratte da: *Oxford*

Comparetti e l'organo stato-acustico dei crostacei

Dictionary of National Biography. Oxford University Press, 2004

38. *Altough the existence of an organ of hearing in the class Crustacea has not altogether escaped the observation of anatomists, yet the descriptions which have been hitherto given of that structure has stopped at the point where the interest of the subject begins. For whyle some general analogies have been traced between its more prominent and obvious parts, and those of the organ of hearing in other classes, the essential features in this remarkable piece of mechanism as developed by the aid of the microscope, have been quite overlooked....*
But first it is important to point out an error which has arisen from the confusion of two separate and distinct organs situated, the one at the base of the larger or second pair of antennae, and the other at the base of the smaller or first pair, to each of which the function of an organ of hearing has been assigned by different anatomists. FARRE A., *On the Organ of Hearing in Crustacea.* Philosophical Transactions of the Royal Society of London. 1843.
39. *The organ situated at the base of the great antennae is certainly not the organ of hearing... this remarkable ... organ is situated in the base or first joint of the lesser pair of antennae...* Ibidem.
40. Ibidem.
41. Heinrich F. Frey (1822-1890) nacque a Francoforte sul Meno, studiò medicina a Bonn e a Göttingen. Nel 1848 fu nominato professore alla facoltà di Medicina a Zurigo. Pubblicò con Leuckart opere di anatomia comparata degli invertebrati; pubblicò inoltre numerosi libri di istologia e istochimica. Notizie tratte da: *Biographisches Lexicon der hervorragenden Arzte.* Berlin, Urban und Schwarzenberg. Berlin, Wien 1929-1934.
42. Rudolph Leuckart (1822-1898) fu professore di zoologia e anatomia comparata all'Università di Lipsia. Oltre ai lavori di anatomia comparata, pubblicati con Frey, pubblicò studi sui poriferi, sui celenterati, e sullo sviluppo e partenogenesi degli insetti. Notizie tratte da: *Grande Dizionario Enciclopedico UTET.* Torino, 1958.
43. FREY H. und LEUCKART R., *Beiträge zur Kentniss wirbelloser Thiere.* Braunschweig, 1847.
44. Karl Theodor von Siebold (1804-1885), dopo aver studiato medicina a Berlino e a Gottingen, fu professore di anatomia comparata e medicina veterinaria ad Erlangen. Fu poi chiamato a Friburgo, a Breslau e nel 1853 a Monaco, dove fu nominato professore di zoologia con incarico dell'insegnamento dell'anatomia comparata alla Facoltà di Medicina. La sua più importante opera *Lehrbuch der vergleichende Anatomie der wirbellosen Thiere* fu presto tradotta in inglese e francese. Assieme a Kölliker fondò la prestigiosa Rivista *Zeitschrift fur wissenschaftliche Zoologie.* Notizie tratte da: *Biographisches Lexicon der hervorragenden Arzte.* Berlin, Wien 1929-1934.

Antonio Spiller, Giorgio Zanchin

45. SIEBOLD C.T., *Lehrbuch der Vergleichenden Anatomie der wirbellosen Thiere.* Berlin, Verlag von Veit & Comp. 1848.
46. Thomas Henry Huxley (1825-1895), famoso biologo di Londra, studiò medicina. Entrò da giovane nel servizio sanitario della Marina, e poté così compiere importanti studi di anatomia comparata lungo le coste dell'Australia. Tornato in patria, insegnò storia naturale e fisiologia e divenne presidente della Royal Society. Fu in amicizia con Darwin e deciso sostenitore della sua teoria. Notizie tratte da: *Biographisches Lexicon der hervorragenden Arzte.* Berlin, Wien 1929-1934
47. HUXLEY T.H., *On the auditory organs in the Crustacea.* The Annals and Magazine of Natural History, London 1851.
48. Ibidem.
49. MILNE-EDWARDS H., *Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée.* Paris, Masson Éditeur, 1876-1877, p. 88.
50. COHEN M. J., *The function of receptors in the statocyst of the lobster Homarus americanus.* J. Physiol. 1955; 130: 9-34.
51. PALMAROLI D., *Saggio sopra la vita letteraria di Andrea Comparetti... Primario Professore di Medicina Teorico-pratica nell'Università di Padova.* Venezia, Stamperia della Veneta Società Letteraria e Tipografica, 1802.

Correspondence should be addressed to:

Giorgio Zanchin, Biblioteca “V. Pinali” - Sez. Antica, Dipartimento di Neuroscienze,
Università di Padova, Via Giustiniani, 5 - 35128 Padova, I