

- 15) NIKOL'SKAYA M. N. - *I Calcidoidi della Fauna dell'U.R.S.S.* - Acad. Sc. U.R.S.S., pp. 1-574, Figg. 592, 1952 (Titolo e testo in russo).
- 16) PECK O. - *Superfamily Chalcidoidea, Hymenoptera of America North of Mexico*. U. S. - Dept. Agr. n. 2, pp. 310-594, 1951.
- 17) SCHMIEBECKNECHT O. - *Fam. Chalcididae, Genera Insectorum*. - 97, pp. 1-559, liv. 8, 1909.
- 18) SILVESTRI F. - *Il gen. Thysanus Walk. (Hymenoptera Chalcididae)*. - Boll. Lab. Zool. Gen. Agr. Portici, 12, 266-271, Figg. 2, 1918.
- 19) TIMBERLAKE P. H. - *The parasites of Pseudococcus maritimus (Erb.) in California (Hymenoptera Chalcidoidea) part. I. Taxonomic Studies*. - Univ. Calif. Publ. Vol. 3, n. 2, pp. 223-251, Figg. 8, pl. 2, 1924.

DOTT. ATTILIO FORMIGONI

## Studio sullo sviluppo embrionale di *Musca domestica* L.

### INTRODUZIONE

Lo sviluppo embrionale di una specie così comune come *Musca domestica* L. è stato sin'ora poco studiato. Per lo più è stata esaminata l'embriogenesi di altre specie di Ditteri Muscidi come *Musca* (*Calliphora*) vomitoria L., *Lucilia caesar* L. e soprattutto *Calliphora erythrocephala* Meig. Sullo sviluppo embrionale di queste specie esistono molti lavori: dai più antichi di WEISMANN (1863) a quelli di KOWALEWSKY (1886), di VOELTZKOW (1889), di GRABER (1889), di NOACK (1901) e di ESCHERICH (1900-1902).

L'uovo di *Musca domestica* L. è stato invece oggetto di varie ricerche sulla fisiologia dello sviluppo. REITH (1925) per mezzo della cauterizzazione e PAULI (1927) con la centrifugazione ne hanno messo in rilievo il tipo determinato di sviluppo. HEWITT C. GORDON (1909) pubblicò una serie di lavori sulla *Musca domestica*, ma niente sullo sviluppo embrionale.

L'attuale studio, presentato già come tesi di laurea, si inserisce nella necessità di completare, nei limiti del possibile, una lacuna e nel bisogno di una revisione alla luce di più recenti ricerche.

Al Chiar.mo Prof. GRANDORI va il merito di aver consigliato e sorretto il presente lavoro, che si unisce a quel complesso di studi embriologici sugli Insetti attualmente svolgentesi sotto la Sua guida.

### MATERIALE E METODI DI RICERCA

Un ceppo di mosche domestiche allevato in gabbie di garza di cotone posto in una stanza a temperatura costante ed a ventilazione condizionata ha fornito il materiale di studio.

Alla temperatura in camera termostatica di 20°-22° C. e con l'80% di umidità relativa lo sviluppo embrionale dura 22-24 ore.

Nel presente studio ci si riferisce a tale durata dello sviluppo embrionale perchè tale tempo varia al cambiare delle condizioni ambientali: p. es. a 16'-18' C. le uova schiudono 26-30 ore dopo la deposizione, e a 24'-26' C. dopo 18-20 ore.

Le uova, lasciate ove deposte, vennero fissate in stadi successivi. I fissativi usati furono il liquido cromo-acetico (soluz 1% ac. cromatico p. 9, acido acetico p. 1) il Bouin ed il Carnoy. I migliori risultati vennero ottenuti con liquido cromoacetico, già consigliato dal prof. GRANDORI nei suoi studi embriologici (1914-1932). E' infatti un ottimo fissatore, rapido e penetrante specialmente caldo a 65°: il materiale lasciati per 1/2 ora viene successivamente lavato in acqua corrente per 24 ore.

Sconsigliabile è la fissazione alcoolica. Già naturalmente coartante su questo materiale ricco di vitello produce un fortissimo raggrinzimento ed una anormale vacuolizzazione.

Inclusione in paraffina: senza l'inclusione è riuscita perfetta le uova si possono sezionare anche senza dover asportare il corion.

Le sezioni, longitudinali e trasversali, vennero tenute in genere dello spessore di 7  $\mu$ , per i preparati d'insieme 10  $\mu$  e per i più fini dettagli 5  $\mu$ . E' stato possibile osservare la forma esterna dell'embrione anche in preparati in toto chiarificati in olio di garofano e montati in balsamo.

Colorazioni usate per tutti gli stadi dello sviluppo embrionale furono l'Ematossilina Carazzi e l'Ematossilina ferrica Heidenhain; solo per le prime fasi dello sviluppo vennero anche impiegate la Unna-Pappenheim, il carminio acetico e la Tionina. Colori plastici di contrasto l'orange e l'eosina.

Le figure vennero eseguite con l'apparato da disegno Abbe servendosi di obiettivi apocromatici Koristka 0,24 e 1,30 (immersione omogenea) e di oculari compensatori Koristka rispettivamente 12 e 6.

## L'UOVO

L'uovo di Mosca domestica è ovato subcilindrico un poco arcuato, con le estremità arrotondate, di cui l'anteriore è più assottigliata e finisce nel micropilo (Tav. I, fig. 1). La faccia concava, che è la faccia dorsale, presenta due rilievi longitudinali che se-

gnano sul guscio una doccia mediana (Tav. I, fig. 2). La faccia ventrale, convessa, è un poco più arcuata verso il polo anteriore. Tale forma dell'uovo facilita molto l'orientamento. Le dimensioni medie sono circa 2-2,2 mm. di lunghezza e 0,3-0,4 mm. di spessore.

Mi limito alla descrizione dell'uovo dopo la deposizione: l'oogenesi dei Muscidi è stata descritta particolareggiatamente da VERHEIN (1921).

Il *corion* è sottile (5-6  $\mu$ ) di un colore bianco opaco ed ha una consistenza elastica. A forte ingrandimento lo si vede costituito da due strati: uno esterno, l'escorion, ed uno interno leggermente più sottile, l'endocorion (Tav. II<sup>a</sup>, fig. 14 a). I due strati sono chiaramente visibili perchè uniti solo da trabecole colonnari che lasciano fra loro ampi spazi liberi. L'estremità di queste trabecole appare sulla superficie esterna del corion con l'aspetto di piccole sporgenze circolari disposte quasi a regolare distanza fra di loro (Tav. II<sup>a</sup>, fig. 14 b). La superficie del corion presenta poi i disegni poligonali (per lo più esagoni irregolari) impressi dai margini esterni delle membrane intercellulari delle cellule follicolari.

La membrana vitellina con la normale tecnica microscopica anche a fortissimo ingrandimento appare anista. Essa deriva dal periplasma dell'uovo ma nei preparati appare normalmente da questo staccata (Tav. II<sup>a</sup>, fig. 15).

A qualche minuto dalla deposizione l'uovo presenta già la vescicola germinativa o spesso i primi nuclei di segmentazione. In una sezione sottile di 5  $\mu$  appare chiaramente il nucleo fecondo (Tav. I<sup>a</sup>, fig. 3): è di forma sferica con un carioplasma chiaro, più scuro verso la periferia, e con nell'interno una finissima struttura reticolare, situato nel mezzo di una corte citoplasmatica (« Plasmahof » degli autori tedeschi) a circa 1/6 dal polo anteriore micropilare e spostato verso la superficie dorsale concava dell'uovo. La sua posizione corrisponde esattamente a quella descritta per il pronucleo femminile da STRASBURGER (1934) in uova follicolari di *Calliphora*, differisce però da questo per l'aspetto più vescicoloso e più ricco di sostanza nucleare.

L'ooplasma periferico o periplasma formativo è sottile lateralmente, più spesso ai due poli, compatto e fittamente reticolato (Tav. I<sup>a</sup>, fig. 3).

Il deutoplasma o vitello nutrizio è formato da granuli uniformemente sparsi nell'interno dell'uovo dei quali qualcuno penetra

anche nel periplasma (Tav. II, fig. 15). Sono di diversa grandezza, per lo più rotondi, ma anche a semisfere irregolari, talora disposti in brevi file. Essi sono inglobati e circondati da un protoplasma molto vacuolare. Alcuni vacuoli sono grandi e nettamente limitati; altri più piccoli con delle striscie marginali di piccolissimi granuletti; essi hanno un contenuto ialino eosinofilo; a volte sono invece più chiari, con l'interno forse sciolto dai reagenti.

Bisogna notare che il citoplasma dell'uovo si colora molto intensamente con i colori nucleari soprattutto con l'emallume e il carminio acetico, tanto che i nuclei appaiono in esso solo un poco più colorati. I granuli di vitello invece, oltre che colorarsi con l'eosina assumono anche elettivamente colori basici come la tionina. Nei primi stadi di sviluppo dell'uovo BRACHET (1947) afferma che gli acidi nucleici sono abbondantissimi nelle strutture plasmatiche e vitelline delle uova. La pironina, che lo stesso BRACHET indica come elettiva per l'acido ribonucleico, colora infatti anch'essa intensamente sia citoplasma che granuli vitellini.

#### LE PRIME FASI DELLA SEGMENTAZIONE

Dei primi stadi di sviluppo dell'uovo dei Muscidi si sono occupati diversi Autori: i già nominati WEISMANN (1863) e KOWALEWSKY (1887); poi BLOCHMANN (1887) ed HENKING (1888); in seguito VOELTZKOW (1888), GRABER (1889) e NOACK (1901); per giungere ai più recenti lavori dello STRASBURGER (1933-34) anch'essi però su *Calliphora*, importanti per la finezza delle ricerche.

Vediamo come si svolge questo processo nell'uovo di Mosca domestica. A 20 minuti dalla deposizione l'uovo di Mosca presenta già diversi nuclei di segmentazione. I nuclei sono intravitellini, circondati ciascuno da una propria corté citoplasmatica. Sono disposti a regolare distanza fra di loro e situati nel terzo anteriore dell'uovo (Tav. I<sup>a</sup>, fig. 4). Quantunque leggermente spostati verso il centro, sono ancora nella zona dove si trova il primo nucleo di segmentazione, ed il loro aspetto è ad esso molto simile. Differiscono però per una maggior irregolarità di forma, per lo più leggermente allungata. Anche la corte protoplasmatica che li circonda è di vario aspetto e con più numerosi prolungamenti a raggiera.

A 40 minuti circa dalla deposizione i nuclei di segmentazione si sono spostati anche oltre il centro dell'uovo e si sono avvicinati alla superficie dell'uovo (Tav. I<sup>a</sup>, fig. 5). Come ha dimostrato lo STRASBURGER (1934) i moti dei nuclei sono attivi: essi sono posti anteriormente alla corte plasmatica nel senso del movimento.

Mentre i nuclei vanno migrando verso il centro dell'uovo si osserva anche un progressivo contemporaneo sparire dei granuli vitellini, soprattutto verso i poli e verso il lato ventrale (Tav. I<sup>a</sup>, fig. 4). In un'area situata verso il centro e spostata dorsalmente si notano i granuli di vitello assai grossi e numerosi come prima. In uno stadio successivo i grossi globuli di vitello sono scomparsi anche da questa zona (Tav. I<sup>a</sup>, fig. 5). Il fenomeno avviene gradatamente: dapprima i globuli vitellini perdono semplicemente la colorabilità, poi si frammentano in granuli ed infine questi parte si solubilizzano e parte restano avvolti e mascherati dal citoplasma.

I nuclei giungono quasi allo stesso momento a una distanza regolare dalla periferia, (stadio di 40 minuti circa). All'avvicinarsi dei nuclei il periplasma si ingrossa e diventa denso e granuloso (Tav. I<sup>a</sup>, fig. 5). Il suo spessore è un poco superiore al diametro dei nuclei e spicca notevolmente nei preparati perchè delimitato irregolarmente verso il vitello da una serie di grossi vacuoli quasi allineati.

Quando i nuclei sono penetrati nel periplasma (stadio di 1 ora) sono definitivamente isolati verso la superficie dell'uovo (Tav. I<sup>a</sup>, fig. 6). Alcuni nuclei però prima di entrare nel periplasma si dividono. Da ciò risulta evidente che non tutti i nuclei raggiungono simultaneamente la superficie, ma alcuni prima e altri, di poco, ma più tardi. I nuclei verso il polo anteriore raggiungono prima la superficie che quelli laterali e soprattutto prima di quelli verso il polo posteriore.

Quando i nuclei hanno raggiunto la loro definitiva posizione periferica (stadio di 1 ora e 30 minuti - Tav. I<sup>a</sup>, fig. 7) si notano in essi delle mitosi. In tal modo crescono di numero ed occupano totalmente la superficie. I nuclei si portano con sé una notevole massa di protoplasma: internamente al periplasma si separa così uno strato di plasma più granulare, che viene a dividere — come è stato descritto da WEISMANN (1863) e NOACK (1901) in *Calliphora* — il periplasma esterno da un periplasma interno (Tav. I<sup>a</sup>, fig. 7).

In *Musca domestica* il periplasma interno è chiaramente for-



mato 2 ore dopo la deposizione ed ha una notevole altezza (Tav. I<sup>a</sup>, fig. 8). Verso l'interno arriva a 1/4 della larghezza dell'uovo ed è nettamente delimitato dal vitello perchè questo è diventato molto vacuolare. Verso l'esterno invece non ha limiti netti: mentre in *Calliphora* secondo NOACK (1901) esiste proprio una striscia di vitello, in *Musca* si tratta piuttosto di uno strato di plasma più compatto e colorabile (Tav. II<sup>a</sup>, fig. 17). Il periplasma interno, abbastanza vacuolare, appare (sempre allo stadio di 2 ore) dorsalmente più spesso e ventralmente più sottile. Al polo anteriore esiste una leggera differenziazione appena percettibile, mentre invece al polo posteriore il periplasma è altissimo senza divisioni.

#### LA FORMAZIONE DEL BLASTODERMA

Mentre si va differenziando il periplasma interno, alla superficie dell'uovo si ha la formazione del « blastoderma ».

Questa avviene anche in *Musca* secondo la modalità descritta da BLOCHMAN (1887) e da NOACK (1901) in *Calliphora*.

Si forma una serie di solchi fra i nuclei periferici; che restano separati l'uno dall'altro (Tav. II<sup>a</sup>, fig. 16). Con l'approfondirsi di questi solchi la quantità di citoplasma che circonda i nuclei cresce, senza che si abbia il ritiro dei nuclei dalla superficie (Tav. II<sup>a</sup>, fig. 17). In *Musca* si osserva che i nuclei cambiano la loro forma: essi dapprima sono ellittici con l'asse maggiore parallelo alla superficie, in seguito, passando attraverso uno stadio sferico, l'asse maggiore diviene perpendicolare alla membrana vitellina, mentre le cellule blastodermiche crescono anche di numero per evidenti mitosi. I solchi approfondendosi penetrano nel periplasma della superficie, e, quando le membrane laterali delle cellule hanno raggiunto il bordo interno granulare del periplasma superficiale, i solchi laterali cessano di crescere. Si ha un processo di restringimento, alla base delle cellule, delle membrane laterali, con la formazione di una membrana basale che separa completamente le cellule blastodermiche dal sincizio vitellino (Tav. II<sup>a</sup>, fig. 18).

A 3 ore circa dalla deposizione il blastoderma è completamente formato (Tav. II<sup>a</sup>, fig. 9). Le cellule, individualmente, sono di aspetto cilindrico molto allungato, con i nuclei disposti tutti — an-

che se non perfettamente allineati — a metà fra il centro e la loro estremità apicale (Tav. II<sup>a</sup>, fig. 18). Questi sono leggermente allungati e posti longitudinalmente all'altezza delle cellule. Presentano nell'interno un fine reticolo di sostanza nucleare e, caratteristica delle cellule in questi primi stadi di sviluppo, si colorano con l'ematosilina Carazzi con una tinta assai più chiara del citoplasma. Con l'ematosilina ferrica il citoplasma è invece più chiaro dei nuclei.

Dopo che le cellule blastodermiche sono completamente formate non cessano di allungarsi. Quando hanno raggiunto la loro massima dimensione si notano in esse nella metà basale numerosi vacuoli. Internamente ad esse, separato da una sottilissima membrana basale, è il periplasma interno, ridottissimo sul lato ventrale e molto ampio sul lato dorsale, assottigliantesi verso le estremità polari (Tav. II<sup>a</sup>, fig. 9).

#### LE CELLULE POLARI.

Mentre il blastoderma si va abbozzando, al polo posteriore si differenziano le primitive cellule germinali indicate nei primi stadi embrionali come cellule polari. Nei Muscidi WEISMANN (1863) ne aveva già descritto la presenza, mentre NOACK (1901) ne tratta sino a considerevoli dettagli in *Calliphora* e *Lucilia*. Nell'uovo appena deposto di questa specie si ha proprio una cappa polare posteriore sottile, fittamente granulare e profondamente colorabile. In *Musca* il polo posteriore dell'uovo appena deposto non presenta alcuna differenziazione. Il periplasma però è un poco più spesso specialmente durante la formazione del blastoderma, tanto che pare formare come una specie di tappo plasmatico nel vitello largamente vacuolare.

Quando i nuclei migrano verso il periplasma alcuni nuclei entrano nel plasma posteriore. Si differenzia allora chiaramente sotto la superficie del polo posteriore una bandelletta di plasma granulare intensamente colorata (Tav. I<sup>a</sup>, fig. 5). In sezione è una striscia, ma in toto è una vera calotta polare, che si va man mano ingrossando all'avvicinarsi dei nuclei, destinati a formare, assieme all'ooplasma differenziato, l'abbozzo germinale. Da osservazioni compiute per altri Ditteri (RITTER - 1892 in *Chironomus*; POULSON - 1937 in *Drosophila*) è probabile, anche se non è stato qui possibile verificare, che questi nuclei vengano da un singolo nucleo di segmentazione o



da un numero di nuclei strettamente limitato. I nuclei, in numero di 10 o 15, entrati nella cappa polare restano circondati da una specie di leggero alone granulare più colorabile (Tav. I<sup>a</sup>, fig. 6). Quando queste cellule polari si sviluppano in modo simile alle cellule blastodermiche conservano sempre la caratteristica di essere più fortemente colorabili. Bisogna notare però che esse raggiungono la superficie in uno stadio di poco successivo alla comparsa periferica delle cellule blastodermiche. Completamente formate e delimitate le cellule polari sono in *Musca* circa 40 o 50. Leggermente più allungate sporgono di poco dal livello medio delle cellule blastodermiche (Tav. II<sup>a</sup>, fig. 9). La loro estremità libera in sezione appare più arrotondata di quella delle cellule blastodermiche; questa caratteristica, assieme alla intensa colorabilità, le differenzia sempre anche nel successivo sviluppo.

#### LE CELLULE VITELLINE.

Sull'origine delle cellule vitelline nei Muscidi è stato molto discusso. KOWALEWSKY (1837), BLOCHMANN (1837) e GRABER (1839) parlano di nuclei di segmentazione rimasti indietro nel vitello mentre gli altri migrano verso il periplasma. Ammettono anche il ritorno di alcuni nuclei dal periplasma laterale nel vitello. VOELTZKOW (1839) e NOACK (1901) descrivono invece la formazione delle cellule vitelline esclusivamente da una migrazione di nuclei in senso centripeto, migrazione che ha la sua origine dai margini del plasma polare posteriore. Questi i dati su *Calliphora* e *Lucilia*.

In *Musca* quando i nuclei stanno migrando verso la periferia, al centro del vitello non è possibile notare alcun nucleo rimastovi (Tav. I<sup>a</sup>, fig. 5). Prima di entrare nel periplasma i nuclei compiono alcune mitosi (Tav. I<sup>a</sup>, fig. 5-6). Più tardi, quando il blastoderma si è già abbozzato, compaiono i nuclei al centro del vitello e specialmente verso il polo posteriore (Tav. I<sup>a</sup>, fig. 7). In *Musca* quindi la maggior parte delle cellule vitelline, se non la quasi totalità, deriva dal ritorno di nuclei che prima di entrare nel periplasma si sono fermati a metà strada e sono tornati indietro. Nel raggiungere il centro del vitello i nuclei cambiano completamente la loro struttura. Si differenziano nettamente per un aumento e un addensamento di sostanza nucleare e si circondano di una masserella proto-

plasmatica. Questa con numerosi prolungamenti ramificati si collega con quella delle altre cellule vitelline, così che il complesso risulta una struttura raggiata che circonda e separa globuli di vitello ed ampi vacuoli. Bisogna notare però che le cellule vitelline allo stadio di 2-3 ore non sono disposte regolarmente in tutto il vitello a distanza uguale, bensì sono riunite in una regione allungata, che, grosso modo, è concentrica all'asse longitudinale dell'uovo (Tav. I<sup>a</sup>, fig. 8).

Quando il blastoderma è completo, le cellule vitelline non sono aumentate di numero: (Tav. II<sup>a</sup>, fig. 9) il citoplasma è però più scarso ed i globuli di vitello sono evidentissimi.

#### SOLCHI E FASCIE SUPERFICIALI

Quando il blastoderma è completamente formato ed ha raggiunto il suo massimo sviluppo presenta due solchi trasversali superficiali. WEISMANN (1863) li ha descritti in *Musca vomitoria* e li ha chiamati solco trasversale anteriore e posteriore. VOELTZKOW, GRABER e NOACK li hanno confermati in *Calliphora*; ESCHERICH in *Lucilia* chiama il solco trasversale anteriore solco cefalico.

In *Musca* il primo è approssimativamente a 1/4 della lunghezza dell'uovo dal polo anteriore e il secondo è a 1/6 dal polo posteriore (Tav. II<sup>a</sup>, fig. 9-10). Entrambi si estendono attorno all'uovo però il solco trasversale anteriore è molto più accentuato, mentre il posteriore assai meno e pochissimo sul lato dorsale. Il lato ventrale del blastoderma viene nettamente diviso in tre zone: una anteriore, una posteriore e la terza intermedia più grande delle due precedenti messe assieme. Come osservato da NOACK (1901) in *Calliphora*, anche in *Musca* nell'uovo giunto a questo stadio di sviluppo, chiarificato, montato e osservato per luce trasmessa, si possono notare sulla zona intermedia ventrale 5 bande trasversali (Tav. II, fig. 10). Le bande sono solchi appena accennati di cui in sezioni longitudinali si osservano solo i 2 anteriori (Tav. II<sup>a</sup>, fig. 9). In *Musca* poi solo più tardi compaiono i due solchi obliqui ventrali della zona anteriore che WEISMANN ha descritto già nello stadio blastodermico come solchi convergenti.

DIFFERENZIAMENTO DELLA STRIA GERMINATIVA  
E FORMAZIONE DEL MESODERMA.

Il processo di differenziazione della stria germinativa nei Muscidi è stato illustrato da vari Autori in *Calliphora* e *Lucilia* ed in *Musca* si svolge con lo stesso schema ma con alcune differenze.

Nel blastoderma completamente formato, un'area mediana lungo il lato ventrale, che abbraccia diverse file di cellule, forma uno scudetto ventrale di cellule relativamente più alte (Tav. III, fig. 22); in effetti si tratta di un assottigliamento dei lati dorsali e laterali del blastoderma e di un ispessimento del lato ventrale. In un tempo relativamente breve il tratto di scudetto ventrale compreso fra i due solchi blastodermici trasversali ha iniziato un processo di abbassamento a forma di doccia verso il vitello (Tav. III, fig. 23). Si sono perciò venute formando ai suoi lati due nuove pieghe longitudinali laterali (Tav. II, fig. 11). Lo scudetto mediano ripiegato a doccia si approfonda sempre più mentre le pieghe laterali longitudinali, crescendo, confluiscono sin quasi a toccarsi sulla linea mediana ventrale (Tav. III, fig. 24). Si ha un vero processo di gastrulazione con la formazione di un tubo longitudinale ventrale la cui cavità è ancora però in comunicazione con l'esterno per mezzo di una fessura interpretata come un blastoporo allungato. Il tubo longitudinale costituisce il mesoderma. In *Musca* il tubo mesodermico si abbozza prima circa a metà uovo, poi si allunga per un differenziarsi della stria germinativa verso le estremità polari. Questo avviene soprattutto e dapprima posteriormente: quando l'estremità del tubo ha compiuto un giro quasi di 180° attorno al polo posteriore dell'uovo ed è arrivata sul lato dorsale, si estende in parte sotto il blastoderma dorsale che sopra vi forma una piega diretta verso il polo posteriore. (Tav. II, fig. 13; Tav. III, fig. 20). Le cellule polari, spinte dorsalmente anch'esse, si osservano nell'estremità posteriore del tubo invaginatosi (Tav. III, fig. 20 e 28).

Anteriormente il tubo mesodermico si allunga come posteriormente, ma dopo aver oltrepassato il solco trasversale anteriore si divide lateralmente in due diverticoli. Questi diverticoli delimitati da una doppia parete mesodermica arrivano sino alla superficie dove appaiono come solchi ramificatisi dalla fessura del cosiddetto blasto-

pore (Tav. II, fig. 12). Queste fessure anteriori del mesoderma sono i solchi convergenti di WEISMANN (1863) descritti da vari Autori. In *Musca* questi solchi appaiono sulla superficie solo ventralmente e si approfondano poi lateralmente nel vitello (Tav. III, fig. 25).

In uno stadio di 4 ore il tubo mesodermico ventrale (e in parte dorsale), sin'ora in rapporto con l'esterno attraverso una fessura, si è chiuso per diretto contatto sulla linea mediana delle cellule delle due pieghe laterali fra di loro (Tav. III, fig. 26). Le cellule del tubo, prima cilindriche, perdono ogni struttura epiteliale, diventano sferiche od ovali con un aspetto migrante ed indifferenziato pur restando appoggiate all'ectoderma esterno ora veramente differenziato. Si forma così lungo la linea mediana della stria germinativa uno strato cellulare posto fra il vitello e l'ectoderma, strato che già in primissimi stadi appare costituito da una doppia fila di cellule (Tav. III, fig. 20). E' questo il primo abbozzo dei foglietti mesodermici splenopleura e somatopleura: fra essi è un sottile spazio, a volte non sempre evidente, che si può considerare il primitivo celoma (Tav. III, fig. 20-26-27-28). All'esterno solo lungo il lato ventrale dell'uovo ed anche un poco dorsalmente verso i poli è l'ectoderma.

L'EVOLUZIONE DEL BLASTODERMA DORSALE

Mentre la stria germinativa si sta differenziando sul lato ventrale, le cellule blastodermiche laterali e soprattutto dorsali vanno appiattendosi. Esse, prima cilindriche, diventano cubiche con le pareti arrotondate e con spazi intercellulari fra esse. Con l'allungarsi dell'estremità posteriore dell'embrione sul lato dorsale dell'uovo, esse, per la loro scarsa compattezza e per motivi di spazio, si approfondano in 5 solchi blastodermici che ora diventano evidenti dorsalmente (Tav. II, fig. 13; Tav. III, fig. 20-27). Il loro decorso non è più trasversale, ma, per il restringimento del blastoderma dorsale assai maggiore di quello laterale, sono diventati obliquo-longitudinali verso l'innanzi i primi 2 ed obliquo-longitudinali verso il polo posteriore gli ultimi 3.

L'estremità posteriore dell'embrione resta chiusa in una fessura e coperta da una piega del blastoderma dorsale che la generalità degli Autori in *Calliphora* designa come piega amniotica. La fessura — che col successivo allungarsi dell'embrione sul lato dorsale dell'uovo

(5-6 ore) diventa relativamente ampia (Tav. IV, gf. 29-30) — viene indicata come cavità amniotica. La piega amniotica in *Musca* in uno stadio di 6 ore risulta formata da due pareti cellulari monostratificate, una esterna e l'altra interna, che presentano una notevole diversità fra di loro (Tav. IV, fig. 29). Le cellule del blastoderma dorsale prima cilindriche e in seguito cubiche ora sono molto appiattite: soprattutto la parete esterna della piega amniotica (che copre il vitello dorsalmente) risulta formata da un epitelio pavimentoso piatto, mentre la parete interna verso la cavità amniotica è di un epitelio relativamente basso ma ancora cubico. La parete esterna viene denominata sierosa e l'interna amnio (Tav. IV fig. 29-35). Queste formazioni, anche se interpretabili come rudimenti di invogli embrionali, sono però sempre strutture transitorie destinate successivamente a scomparire assai prima del termine dello sviluppo embrionale.

#### IL PROCTODEO.

Mentre la cavità amniotica si va estendendo (5 ore dalla deposizione) compare nel suo fondo un diverticolo: è l'abbozzo del proctodeo (Tav. III, fig. 21). L'invaginazione proctodeale si approfonda diretta prima anteriormente, poi descrive una curva di 180° e si orienta verso il polo posteriore, in quanto l'estremità posteriore dell'embrione è dorsale all'uovo come già descritto. In questa prima fase del suo sviluppo (stadio di 5-6 ore) i due tratti diversamente orientati del proctodeo (proctodeo ascendente e proctodeo discendente) sono ancora direttamente in comunicazione fra di loro per una fessura sagittale mediana (Tav. IV, fig. 35). Quando l'embrione è sviluppato totalmente in lunghezza (8 ore) la sua estremità posteriore è avviata quasi a raggiungere dorsalmente il solco cefalico. Il proctodeo allora si estende per circa 1/4 della lunghezza dell'uovo dal solco cefalico sino alla metà dell'uovo (Tav. IV, fig. 30). Partendo dal fondo della cavità amniotica è sempre diretto prima anteriormente e poi curva verso il polo posteriore. I due tratti — proctodeo ascendente e discendente — ad 8 ore sono però senza unione diretta perchè la fessura mediana si è obliterata (Tav. IV, fig. 37). Essi comunicano solo per mezzo della curva anteriore. In *Musca* il proctodeo è formato da un tipico epitelio cilindrico semplice più alto verso l'apertura

esterna che verso il fondo cieco, dove le cellule sono più affollate e più piccole. Il fondo è ridotto a una stretta fessura dove i limiti cellulari delle pareti si vanno fondendo con quelli di un gruppo compatto di cellule che lo chiude verso il vitello (Tav. IV, fig. 29-30).

Molto precocemente, appena cioè il tubo proctodeale ha raggiunto il suo primo periodo di crescita (6 ore), si osservano chiaramente poco sopra la sua estremità due diverticoli laterali, l'abbozzo dei *tubi malpighiani* (Tav. IV, fig. 29). Al primo apparire hanno l'aspetto di una papilla, poi in seguito si allungano (Tav. IV, fig. 35 e 37). Vedremo poi come nell'embrione in avanzato sviluppo raggiungono notevole lunghezza e come si differenziano.

#### LO STOMODEO.

La formazione dello stomodeo avviene dopo che l'invaginazione proctodeale si è completamente differenziata. Il suo primo comparire si ha in uno stadio di 6 ore come un cenno di introflessione dell'ectoderma anteriore ventrale (Tav. IV, fig. 29-32). Successivamente (8 ore) questa invaginazione, aumentata in profondità e penetrata nel vitello verso il polo posteriore, spinge avanti a sè le cellule situate nella direzione del movimento (Tav. IV, fig. 30). Sua caratteristica è di avere un lume assai più ampio del proctodeo e soprattutto un'estremità leggermente allargata (quella del proctodeo finisce a stretta fessura).

Quando l'embrione è allungato al massimo, lo stomodeo e il proctodeo sono assai vicini: la loro distanza in qualche caso può variare, perchè l'embrione a volte è leggermente meno sviluppato in lunghezza. Probabilmente questo minore sviluppo in lunghezza dipende dalla presenza di un residuo maggiore di vitello che a causa di variazioni individuali non sarebbe stato assorbito con la stessa velocità dalle cellule embrionali.

#### LA BLASTOCINESI.

Nei Ditteri Muscidi la blastocinesi è ridottissima e si limita a semplici variazioni della lunghezza dell'embrione.

Abbiamo già considerato la notevole crescita dell'embrione nella prima fase del suo sviluppo. L'embrione di Mosca 8 ore circa dopo



la deposizione arriva ad estendersi dall'estremità anteriore dell'uovo lungo tutto il lato ventrale sino a oltre metà lato dorsale (Tav. IV, fig. 30). E' già comparsa una segmentazione e sono già presenti gli abbozzi delle trachee e dei gangli nervosi (strutture che descriveremo a parte). Nello stadio di 10 ore l'embrione incomincia ad accorciarsi. L'apertura della cavità amniotica che prima si trovava a circa metà lato dorsale dell'uovo ora è assai più verso il polo posteriore (Tav. IV, fig. 31). Il proctodeo si sposta anch'esso all'indietro ma meno con la sua curva anteriore in quanto anche allunga il ramo ascendente e quello discendente. Il sottile epitelio dorsale (indicato come sierosa) per il retrarsi dell'embrione si estende ad occupare una superficie più estesa. Man mano che l'estremità posteriore dell'embrione si retrae, si forma, a partire dalla porzione cefalica dorsale, la parete dorsale dell'embrione. Sul lato ventrale si ha un ammassarsi delle strutture interne prima distribuite anche dorsalmente. A 12 ore l'estremità posteriore dell'embrione ha raggiunto il polo posteriore (Tav. V, fig. 40). La cavità amniotica è scomparsa e l'apertura anale sbocca direttamente all'esterno in posizione perfettamente aborale. La parete dorsale si va completando a partire anche dal polo posteriore. Sul lato ventrale sono tutte le strutture ventrali e chiarissimi appaiono i segmenti del corpo, (cefalici indistinti, 3 toracici ed 8 addominali) perchè l'epitelio costretto in uno spazio minore si approfonda un poco nei solchi intersegmentali.

Anche nei Muscidi sono gli stessi bisogni meccanici spaziali descritti da GRANDORI (1931) per la blastocinesi di *Bombyx* che spingono l'embrione ad accorciarsi. Qui le ragioni sono più evidenti. Inizialmente compaiono le strutture ventrali e quindi l'embrione si allunga dorsalmente dove manca del tutto ogni formazione. In seguito la regione dorsale deve avere più spazio in cui poter sviluppare l'ectoderma dorsale, sin'ora mancante (è ancora costituito dal blastoderma dorsale, assottigliato a sierosa). Le pareti laterali formate da uno spesso ectoderma e da un sottostante mesoderma hanno continuato ad accrescersi verso il lato dorsale, e chiedono di potersi ulteriormente estendere. Sono quindi queste pareti laterali in crescita che premono e spingono la parte posteriore dell'embrione a retrarsi.

#### ABBOZZI E PRIMO SVILUPPO DELL'ENTODERMA

Il primo abbozzo chiaramente differenziato dell'intestino medio dei Muscidi è costituito da una duplice formazione. Una di queste è rappresentata da un gruppo compatto di cellule situato presso il fondo del proctodeo ed allungato verso il polo posteriore (Tav. IV, fig. 29-30); l'altra è un complesso di cellule posto verso il fondo dello stomodeo più largo nel senso trasversale però meno allungato in quello longitudinale pur essendo diretto anch'esso verso il polo posteriore (Tav. IV, fig. 30).

Riguardo all'origine dell'entoderma nella letteratura dell'embriologia dei Muscidi (soprattutto studi su *Calliphora* e *Lucilia*) si trovano numerose e contrastanti opinioni.

KOWALEWSKY (1886) seguito poi da BÜTSCHLI (1888) afferma che l'entoderma si origina dal foglietto inferiore invaginato nel tubo longitudinale ventrale, che egli chiama così « entomesodermico ».

Per VOELTZKOW (1889) le cellule dell'epitelio intestinale derivano dal fondo cieco del proctodeo e dello stomodeo.

GRABER (1889) è dello stesso parere di VOELTZKOW per l'abbozzo anteriore; per l'abbozzo posteriore dell'intestino medio è più dalla parte di KOWALEWSKY.

Secondo NOACK (1901) le cellule della parete ventrale del proctodeo in continuità con l'amnio sarebbero le cellule ectodermiche destinate; già da quando erano superficiali, a dar origine in profondità all'abbozzo posteriore del mesenteron. L'abbozzo anteriore sarebbe anch'esso di origine ectodermica penetrato nel vitello assieme allo stomodeo.

ESCHERICH (1900) sostiene la presenza di abbozzi entodermici bipolari già nella stria germinativa: in essa sarebbero localizzati una porzione mediana mesodermica e due estremità polari entodermiche.

Vediamo ciò che si osserva in *Musca*. Gli abbozzi entodermici si differenziano — come il proctodeo e lo stomodeo — in tempi successivi. A circa 5 ore dalla deposizione si evidenzia all'estremità del proctodeo appena introflesso l'abbozzo posteriore (Tav. III, fig. 21), che a 6 ore è pienamente differenziato (Tav. IV, fig. 29). Invece l'abbozzo anteriore è visibile per la prima volta a 6 ore e diviene evidentissimo in uno stadio di 8 ore (Tav. IV, fi. 30). Come si può notare in entrambi i casi gli abbozzi si originano gradualmente assieme

all'invaginarsi dell'intestino posteriore e anteriore. All'apparire delle due invaginazioni gli abbozzi, pur collegati ad essi, sono già formati da un numero relativamente grande di cellule. Alcune cellule, quindi, si staccano dalla superficie prima che si formino le due introflessioni, e poi restano collegate con queste. Allo stadio di 8 ore le formazioni si affondono nel vitello e sono da esso nettamente delimitate. Con la parte basale sono in contatto con le cellule mesodermiche e — anche se meno chiaramente — differenziano però anche da esse (Tav. IV, fig. 30).

Invece in prossimità del proctodeo e dello stomodeo gli abbozzi entodermici, che chiudono il fondo delle introflessioni ectodermiche, hanno nuclei in più intensa attività mitotica e cellule allungate migranti. Si ha una vera proliferazione di cellule che ingrossano le formazioni entodermiche.

Anche in *Musca domestica* quindi gli abbozzi entodermici hanno origine comune con l'intestino anteriore e posteriore. Dapprima si ha un introflettersi di cellule dalle regioni superficiali da cui si invagineranno il proctodeo e lo stomodeo; in seguito si ha una migrazione cellulare dalle pareti più profonde di queste invaginazioni.

#### L'UNIONE DEI DUE ABOZZI DEL MESENTERON

Con lo svolgersi della blastocinesi il proctodeo si va avvicinando al polo posteriore, e lo spazio fra il fondo cieco e il polo posteriore resta così ridotto. L'abbozzo posteriore del mesenteron costretto in questa piccola porzione di vitello per potersi allungare curva dalla parte ventrale la sua estremità con un angolo di  $180^\circ$  e si dirige verso il polo anteriore (Tav. IV, fig. 31; Tav. V, fig. 40). In sezione trasversale si vede che questa porzione posteriore del mesenteron in crescita è formata da strisce pluristratificate di cellule periferiche che racchiudono il vitello posteriore giungendo in modo da delimitare una porzione di intestino medio (Tav. V, fig. 45). Una piccola porzione di vitello resta isolata all'estremità posteriore racchiusa fra le cellule mesodermiche e l'abbozzo dell'intestino medio (Tav. IV, fig. 31), porzione che in seguito scompare direttamente utilizzata dai tessuti circostanti.

In direzione opposta a quella dell'abbozzo posteriore sta allungandosi — in uno stadio di 10 ore — il germe anteriore del mesen-

teron che parte dal fondo cieco dello stomodeo (Tav. IV, fig. 31). Nella regione distale si fessura a racchiudere il vitello, e, come posteriormente, anche nella regione anteriore (dorsalmente allo stomodeo) isola una porzione di vitello. Gli abbozzi entodermici fessurati si accrescono assai più verso il lato ventrale, scorrendo a contatto col mesoderma.

A 12 ore, quando cioè la blastocinesi è completa, si compie l'unione delle due strisce ventrali (Tav. V, fig. 40). A circa metà parete dorsale invece non si è ancora avuto il rinsaldamento delle bandarelle cellulari dei due abbozzi del mesenteron che è ancora aperto con una specie di ombelico. Nell'embrione di *Musca*, a 14 ore dalla deposizione, la parete dorsale è completata e al tempo stesso è avvenuta la chiusura dell'ultima apertura dorsale dell'intestino medio (Tav. V, fig. 41). Il mesenteron, appena formato, ha un epitelio ancora pluri-bistratificato e una forma di un tubo rettilineo racchiuso nel vitello.

L'unione dei due abbozzi polari del mesenteron avviene per la maggior parte ad opera delle cellule degli abbozzi stessi. Ma le cellule vitelline partecipano parzialmente anch'esse alla formazione dell'epitelio del mesintestino e soprattutto alla chiusura dell'ombelico dorsale. Tali cellule sono infatti più numerose verso le zone di crescita e di saldatura dei due abbozzi del mesenteron. Questi si allungano penetrando nel vitello con ampi spazi intercellulari ed alcune cellule vitelline in vicinanza delle estremità libere dei due abbozzi perdono i caratteri ameboidi e si uniscono alle cellule entodermiche. Questo fenomeno, è analogo a ciò che avviene in *Bombyx mori* (GRANDORI 1931).

#### LO SVILUPPO DEL SISTEMA NERVOSO

Allo stadio in cui si congiungono i due abbozzi dell'intestino medio (12-14 ore) il sistema nervoso è ormai del tutto abbozzato. Il primo comparire della differenziazione di strutture nervose in *Musca* si ha in uno stadio assai precoce. Le cellule ectodermiche ventrali dell'embrione (in parte dorsali rispetto all'uovo) già a 6 ore dalla deposizione presentano in sezione longitudinale delle diversità di altezza disposte con un certo ordine metamerico (Tav. IV, fig. 29). In sezione trasversale si nota che lungo la linea mediana ven-



trale dell'embrione si va formando una invaginazione a doccia per l'approfondarsi di alcune file longitudinali di cellule ectodermiche (Tav. IV, fig. 34-35). Tale doccia neurale, benchè agli inizi, è evidente soprattutto ventralmente, tra la metà e il quarto anteriore dell'uovo. Verso il polo posteriore invece è assai meno pronunciata e manca del tutto dorsalmente. Le cellule della doccia neurale situate proprio in posizione mediana hanno un caratteristico aspetto allungato. Esse, in numero di 2-3 in sezione trasversale, si vanno approfondando e verso l'interno formano come un rilievo longitudinale simile ad una corda mediana. ESCHERICH ha descritto lo sviluppo di questa *corda mediana* (Mittelstrang) in *Lucilia*.

Queste formazioni nervose si vanno rapidamente sviluppando in *Musca*. Ad 8 ore si vede che la doccia neurale si è approfondata moltissimo nella sua parte anteriore (Tav. IV, fig. 37), ed ha spinto verso l'interno la corda mediana. La doccia neurale si è estesa anche all'embrione dorsale (sempre mediana) dove però — come ventralmente verso il polo posteriore — non è molto sviluppata (Tav. IV, fig. 39). Dall'ectoderma dei bordi laterali della doccia neurale poi si sono staccati per delaminazione dei grossi neuroblasti (Tav. IV, fig. 37-38-39). La loro forma è poliedrica ma sempre con le pareti arrotondate; i nuclei sono grandi con un chiaro carioplasma. Per la maggior parte sono appoggiati alla superficie ectodermica interna e distribuiti in un solo strato. Qualche volta sono bistratificati ma questo è dovuto a divisione di neuroblasti già approfondati: si osserva infatti qualche mitosi in atto. In sezione trasversale sono in numero di 3-4 da ogni lato della corda mediana. I neuroblasti si approfondano in una posizione segmentale, in modo che il primo abbozzo nervoso è già metamero (Tav. IV, fig. 30). Assieme ai neuroblasti sono comparse anche le invaginazioni stigmatiche esse pure metameriche. A 12 ore dalla deposizione i neuroblasti sono notevolmente cresciuti di numero e per di più si sono staccati dall'ectoderma che appare formato da cellule relativamente basse (Tav. V, fig. 40). I gruppi di neuroblasti, che possiamo ormai chiamare gangli, si sono collegati fra di loro sulla linea mediana (Tav. V, fig. 43-46). Tale collegamento è avvenuto per mezzo delle cellule della corda mediana. Questa, che nei primi stadi si poteva chiaramente isolare, ora invece non è più evidente perchè è entrata in relazione con le serie di gangli laterali. Questi si sono uniti fra di loro per mezzo di commessure trasversali (una ogni paio di gangli) e per mezzo di connet-

tivi longitudinali, poco visibili per lo sviluppo notevole delle cellule rispetto alle fibre. Sopra alla catena gangliare per retrazione del mesoderma si è venuta delimitando una fessura. E' il cosiddetto *seno epineurale* (Tav. V, fig. 44-46).

A 14 ore i gangli ventrali sono completamente sviluppati e si possono distintamente contare (Tav. V, fig. 41). Sono 12 paia: 1 paio cefalico o sottoesofageo, 3 paia toracici, 8 paia addominali di cui gli ultimi due non sviluppati come gli altri. Ora è già avvenuta la blastocinesi e la catena di gangli occupa totalmente il lato ventrale dell'uovo. Gli ultimi gangli sono al polo posteriore, mentre il ganglio sottoesofageo non è molto lontano dall'apertura orale. A 16 ore (Tav. V, fig. 42) si inizia l'involuzione del capo e la formazione dell'apparato cefalo-faringeo a cui sono legati notevoli spostamenti dei gangli cefalici. A 18 ore infatti si osserva una notevolissima retrazione del ganglio sottoesofageo (Tav. VI, fig. 51). Contemporaneamente in direzione opposta si sta concentrando la catena gangliare. L'estremità posteriore di questa prima al polo posteriore, ora raggiunge solo il 7° segmento addominale. Col fondersi dei gangli nervosi si evidenzia chiaramente la struttura dei gangli: alla periferia i pirenofori e al centro le fibre. Poichè lo strato periferico delle cellule gangliari è più spesso ventralmente, la striscia di sostanza bianca (o di fibre) non è centrale ma spostata dorsalmente. A 20 ore i gangli segmentali non sono già più distinguibili (Tav. VI, fig. 52). In sezione trasversale invece si osserva ancora la divisione in parte destra e parte sinistra (Tav. VI, fig. 56). Il ganglio sottoesofageo si è retratto ancora e l'estremità posteriore del sistema nervoso ventrale arriva fino al 6° segmento addominale. Le fibre partenti dalla parte posteriori del sistema nervoso ventrale formano la *coda equina*. A 22 ore, poco prima del termine dello svolgimento embrionale, il complesso nervoso ventrale è situato nei primi 4 segmenti addominali ammassato a forma di cilindro e arrotondato alle estremità (Tav. VI, fig. 53). Più propriamente si tratta di due formazioni cilindriche fuse: in sezione trasversale si osserva sempre il solco mediano di divisione ed i due fasci di sostanza bianca (Tav. VI, fig. 61).

Dopo aver esaminato l'origine e lo sviluppo del sistema nervoso centrale ventrale, vediamo ora di presentare lo schema formativo del sistema nervoso cerebrale. In uno stadio di 8 ore con una modalità simile a quella dei neuroblasti ventrali si approfondano nella regione cefalica dorsale i neuroblasti che formeranno gli abbozzi del cer-



vello. Tale processo non è però preceduto ed accompagnato — come ventralmente — dalla formazione di una doccia neurale e di una corda mediana. Avviene solo lo staccarsi dalle pareti ectodermiche dorsolaterali di due notevoli gruppi di neuroblasti Tav. IV, fig. 36). Questi, assai più grossi in qualche caso dei neuroblasti ventrali, appena si evidenziano sono in numero di circa 15-20 per parte. In seguito si dividono e si dispongono a forma di due cumuli di cellule che sulla linea mediana dorsale si avvicinano ma ancora non si toccano. In uno stadio di 10 ore queste due masse di neuroblasti si sono accresciute (Tav. IV, fig. 31). Successivamente a 12 ore si staccano dalla parete ectodermica e si appoggiano allo stomodeo (regione esofagea - Tav. V, fig. 40). Si differenziano a 16 ore in una porzione periferica cellulare ed una interna di fibre (Tav. V, fig. 42). Sono però ancora staccati l'un dall'altro posteriormente ed uniti solo da una commessura verso l'estremità anteriore. In seguito i due gangli sopraesofagei si collegano con i sottoesofagei completando l'anello nervoso periesofageo. Nelle ultime fasi dello sviluppo, mentre si sta svolgendo il processo di cefalizzazione della catena gangliare, le due masse cerebrali si fondono in una massa unica bilobata (Tav. VI, fig. 60).

Con il formarsi dell'apparato cefalo-faringeo i gangli cerebrali compiono un notevole spostamento arretrando nella regione toracica. Qui non descriviamo il fenomeno nei particolari perchè verrà trattato in relazione allo sviluppo della regione cefalo-faringea.

#### ABBOZZI E SVILUPPI DELL'APPARATO RESPIRATORIO

In *Musca domestica* il primo accenno a strutture dell'apparato respiratorio si ha contemporaneamente al primo abbozzo nervoso. A 6 ore mentre si sta approfondando sulla linea mediana la doccia neurale, lateralmente si ha l'inizio di introflessioni ectodermiche segmentali (Tav. IV, fig. 34). Queste prime invaginazioni stigmatiche si possono osservare solo verso il lato ventrale dell'uovo. Nell'embrione allungato sul lato dorsale dell'uovo non si notano ancora. Nello stadio di 8 ore le trachee sono invece nettamente abbozzate sia sul lato ventrale che su quello dorsale (Tav. IV, fig. 30-38-39). Come si osserva in sezione trasversale sono formazioni pari. In sezione longitudinale complessivamente si possono contare 11 aper-

ture stigmatiche. Questi stigmi sono sempre posti in posizione latero-ventrale sulle linee intersegmentali; le aperture dell'ultimo paio addominale schiudono vicino al margine superiore dell'estremità del corpo. A questo stadio le invaginazioni tracheali sono formate da cellule in continuità con quelle ectodermiche e simili ad esse nell'aspetto epiteliale, hanno però nuclei assai più colorabili per una maggiore attività mitotica. Sempre ad 8 ore le trachee sono formate da un breve tratto rettilineo posto verso la superficie e perpendicolare ad essa. Questo tratto verso l'esterno si apre con lo stigma, e verso l'interno si allarga leggermente in una piccola ampolla. Le cellule di questa ampolla danno luogo a due ramificazioni, una diretta dorsalmente e una ventralmente (Tav. IV, fig. 38). Il ramo ventrale è leggermente più corto e termina arrotondato, quello dorsale un poco più lungo finisce in un assottigliarsi di cellule. Questo ramo si differenzia in modo assai diverso: esso cresce assai più del ramo ventrale; forma una striscia compatta di cellule, e successivamente si scava a lume.

Verso lo stadio di 10-12 ore le singole trachee crescono e stanno abbozzando l'intero apparato respiratorio. La blastocinesi è in atto e si sta formando il dorso; i rami dorsali delle trachee anteriori possono quindi crescere moltissimo nelle pareti laterali (Tav. IV, fig. 31; Tav. V, fig. 44-46). Arrivati ad un certo punto questi rami si piegano quasi ad angolo retto e si continuano all'innanzi. Crescendo ancora finiscono per fondersi con i corrispondenti rami delle trachee del paio vicino e nel medesimo punto in cui queste formano un simile angolo. Il risultato di tutto questo processo di unione dei diverticoli dorsali di ogni lato del corpo è la formazione di due tronchi longitudinali dorsali. A 16 ore quando la blastocinesi è completata questo paio di tronchi dorsali si è formato per tutta la lunghezza dell'embrione (Tav. V, fig. 48-50). Mentre i rami dorsali si vanno sviluppando i rami ventrali si accrescono anch'essi ma assai meno. Poco lontano dall'ampolla piegano anche essi anteriormente e si collegano con l'ampolla più vicina a formare due tronchi latero-ventrali, però di dimensioni assai ridotte rispetto ai dorsali (Tav. V, fig. 45-50).

Bisogna notare che gli stigmi latero-ventrali allo stadio di 12 ore si sono chiusi e che quindi le ampolle sono ormai isolate dalla superficie. Si ha quindi la formazione di due tronchi latero-ventrali pri-

vi di aperture verso l'esterno. Lungo essi vi sono solo i leggeri allargamenti delle ampolle con i residui dei condotti stigmatici obliterati. I tronchi latero-ventrali sono in relazione attraverso i rami latero-dorsali con i tronchi dorsali; e queste trachee longitudinali dorsali contrariamente alle ventrali sono ancora in comunicazione con l'esterno perchè l'ultimo paio di stigmi non si è obliterato. Anzi questo ultimo paio di stigmi, posti sulla diretta continuazione dei tronchi dorsali all'estremità posteriore dell'embrione si sono sviluppati notevolmente, e formano due invaginazioni molto allargate (Tav. V, fig. 41). In uno stadio successivo questi tronchi dorsali si apriranno anche con un paio di stigmi dorsali nel protorace.

Oltre ai tronchi principali si formano trachee e ramificazioni secondarie. Le radici di queste partono sia dall'unione dei rami latero dorsali con i tronchi dorsali che dal punto di incontro sempre dei rami latero dorsali con i tronchi laterali. Tali piccole trachee e tracheole penetrano poi nella muscolatura, nel tessuto adiposo, nella parete intestinale e in tutti gli organi interni. Tra sistema tracheale destro e sinistro non esistono però comunicazioni tranne quelle attraverso alcune commessure dorsali metameriche tra i due tronchi principali dorsali. Quando l'embrione acquista un cuticola chitinoso (18 ore circa), questo rivestimento ricopre anche il lume dei tronchi tracheali.

E' interessante raffrontare lo sviluppo embrionale del sistema tracheale con lo schema complessivo di tale apparato nelle fasi post-embryonali. La larva di Mosca è « metapneustica » nel 1° stadio e poi « anfipneustica », con un sistema respiratorio dorsale adatto ad un genere di vita in luoghi umidi e fangosi. La pupa ha funzionanti solo gli spiracoli anteriori dorsali della larva. L'adulto o immagine abbandona tutti gli spiracoli larvali adotta il primitivo sistema respiratorio laterale: è di nuovo « peripneustico ». Come è già stato notato da SNOEGRASS (1924) in *Rhagoletis* anche in *Musca* quindi l'apparato respiratorio dell'adulto non è altro che la sua vera forma ancestrale, abbozzata nei primi stadi dello sviluppo embrionale, solo successivamente ridotta ed infine restaurata nella sua piena funzione.

## COMPLETAMENTO DELL'ORGANOGENESI

### L'INTESTINO POSTERIORE.

A blastocinesi terminata l'apertura anale è al polo posteriore ed il proctodeo resta così formato da un tubo notevolmente lungo e relativamente sottile, allargandosi ad ampolla nel primo tratto (Tav. V, fig. 40). Tale tubo intestinale posteriore si dirige a partire dall'apertura anale prima anteriormente per un buon terzo della lunghezza dell'embrione e poi si piega all'indietro ritornando sin quasi al polo posteriore. Questa estremità chiusa da una membrana è in continuità con l'intestino medio, il cui abbozzo, prima compatto, si è ora fessurato e sviluppato. La parete dell'intestino posteriore è formata per la tutta la sua lunghezza da un epitelio cilindrico piuttosto alto che lo differenzia dalle altre formazioni tubolari circostanti (trachee, tubi malpighiani, mesointestino, ecc. - Tav. V, fig. 46). Negli stadi successivi sino alla nascita l'intestino posteriore si allunga notevolmente avvolto in numerose anse (Tav. VI, fig. 51-53). Sempre evidente è l'ultimo tratto rettilineo prima dell'apertura anale.

### L'INTESTINO ANTERIORE

Lo stomodeo, crescendo, si addentra moltissimo nel vitello in direzione posteriore (10 ore - Tav. IV, fig. 31). La caratteristica della sua estremità, come abbiamo precedentemente notato, è quella di essere un poco dilatata ad ampolla. In uno stadio di 12 ore si osserva meglio questo allargamento (Tav. V, fig. 40). Per di più la sua parete si va ispessendo: le cellule cilindriche crescono d'altezza. Questo fenomeno lo si vede proseguire negli stadi successivi (Tav. V, fig. 41-42), sino a giungere alla formazione di una vera cavità circolare-ovoidale racchiusa da una parete di cellule altissime: il proventricolo. In uno stadio di 14 ore, quando l'intestino medio si è appena chiuso e il suo epitelio è ancora pluristratificato, esiste già nell'intestino anteriore — monostratificato — una chiara differenziazione in parte iniziale faringale-esofagea e proventricolo finale (Tav. V, fig. 41). Sino a 18 ore il proventricolo, con la cavità vuota (Tav. VI, fig. 51), resta separato dal mesointestino, contenente ancora vitello, per mezzo di un sottile epitelio membranoso. A 20 ore

si osserva che nella cavità del proventricolo è penetrato, proveniente dall'esofago, un sottile epitelio che aderisce alle sue pareti interne (Tav. VI, fig. 52). Questo rivestimento ha le estremità libere sfuocantesi nella cavità del proventricolo: si è formata una chiusura valvolare, la valvola cardiaca (Tav. VI, fig. 53).

Nelle ultime fasi dello sviluppo si abbozza dall'intestino anteriore un'altra caratteristica formazione larvale: l'*ingluvie*. Questa si origina come un'estroffessione dorsale dell'esofago ai limiti col faringe prima dell'anello nervoso periesofageo (Tav. VI, fig. 52). Questo diverticolo cresce anteriormente ai lobi sopraesofagei passa dorsalmente ad essi (Tav. VI, fig. 60) e si allunga nella cavità addominale (Tav. VI, fig. 53). Poco prima della nascita è molto cresciuta ed arriva al 5° segmento addominale.

Abbiamo tralasciato completamente di descrivere la formazione dell'apparato cefalo-faringeo, strettamente connessa all'intestino anteriore, perchè, come già detto, verrà trattata in un capitolo a sè.

#### L'INTESTINO MEDIO.

Il primo epitelio dell'intestino medio (stadio di 12 ore) è pluristratificato con cellule non ancora tipicamente epiteliali (Tav. V, fig. 40). Le cellule sono disposte irregolarmente e fra esse sono numerosi spazi cellulari. A 14 ore si osserva già in qualche tratto un disporsi delle cellule in un cordone allineato (Tav. V, fig. 41), che a 16 ore è evidentissimo (Tav. V, fig. 42). I nuclei sono però disposti sempre su più file. Il mesointestino a 16 ore è sempre rettilineo dal fondo l'intestino anteriore (ormai differenziati in proventricolo) sino all'estremità posteriore dell'embrione, dove compie l'unica curva ad angolo di 180° prima di continuarsi con l'intestino posteriore. Nello stadio successivo di 18 ore mentre l'epitelio intestinale è definitivamente monostratificato e cilindrico (relativamente basso) si nota un notevole allungamento del tubo mesointestinale. Questo è avvolto e ripiegato ad anse nella cavità addominale e quindi le sezioni lo incontrano e tagliano più volte (Tav. VI, fig. 51), nell'interno è sempre presente il vitello, che però va facendosi sempre più vacuolare: anche le cellule vitelline, sin'ora molto numerose, vanno degenerando.

Prima della nascita il mesointestino è un tubo lunghissimo e relativamente sottile disposto ripiegato ad anse numerosissime, come ben si può osservare in una sola sezione sia longitudinale che trasversale (Tav. VI, fig. 53 e 61). Queste anse intestinali riempiono totalmente la cavità addominale e si estendono anche ventralmente ad occupare lo spazio lasciato libero dalla massa cefalizzata. Nel suo interno il vitello è ridotto a pochi filamenti senza più una struttura granulare: le cellule vitelline sono definitivamente scomparse.

#### I TUBI MALPIGHIANI.

L'abbozzo di queste formazioni è già stato descritto parlando del proctodeo. I tubi malpighiani appaiono allo stadio di 6 ore come due diverticoli laterali molto ampi della porzione discendente del proctodeo (Tav. IV, fig. 29-35). Ad 8 ore queste introffessioni proctodeali sono cresciute di poco e la loro cavità si è assai più ristretta (Tav. IV, fig. 30 e 37). Mentre i rami del proctodeo si allungano durante la blastocinesi (10 ore) i tubi malpighiani, sempre in numero di due, partono dalla porzione più estrema del ramo discendente diretti posteriormente (Tav. IV, fig. 31) e si affondano nel vitello dorsale.

Alla fine della blastocinesi (12 ore) i tubi malpighiani si incontrano 2 volte in una sezione trasversale a metà intestino posteriore (Tav. V, fig. 45). Essi quindi sono ripiegati ai lati dell'intestino posteriore. Sono ancora di calibro uniforme, dilatato un poco verso l'intestino, e formati da un epitelio ghiandolare con nuclei relativamente grandi e colorabili. A 16 ore notiamo una differenziazione: i tubi malpighiani, verso l'estremità posteriore, si biforcano entrambi in due sottili tubicini allungantisi con alcune anse nell'addome (Tav. V, fig. 42 e 50).

Questi tubicini trasversalmente sono formati da poche cellule (2-4) relativamente grandi, in modo che il lume è ridottissimo. Negli stadi di 20-22 ore si possono vedere queste estremità sottili allungate moltissimo ed avvolte quasi a matassa variamente distribuite in tutta la parte dorsale della cavità addominale (Tav. VI, fig. 53-57-61). Essi sono in continuità con i due condotti maggiori che terminano nella porzione prima dell'intestino posteriore. Durante lo



sviluppo embrionale non è stato osservato in essi alcun indizio di attività; le cellule sono prive di granulazioni o di cristalli e il lume è privo sempre di secrezioni.

#### LE GHIANDOLE SALIVARI

A 12 ore dalla deposizione dell'uovo l'embrione presenta due introflessioni ectodermiche abbastanza sviluppate nella regione cefalica preorale (Tav. V, fig. 40). Gli sbocchi sono inizialmente indipendenti, situati latero ventralmente all'apertura orale e le invaginazioni si estendono abbastanza in profondità in direzione posteriore. A 16 ore i due sbocchi si sono fusi in una sola apertura mediana, che contemporaneamente si è portata più verso l'estremità anteriore (Tav. V, fig. 47). Questo fenomeno è in relazione con il processo di involuzione del capo che si è ormai iniziato. Posteriormente la ghiandola salivari arrivano sino all'allargamento dell'intestino anteriore che si sta differenziando in proventricolo (Tav. V, fig. 42). Col progressivo svilupparsi in lunghezza la loro parete si va anche ispessendo ed il lume si fa notevolmente ampio (Tav. V, fig. 48-49). Le cellule, grandi, cilindrico-cubiche hanno grossi nuclei intensamente colorati. Negli stadi successivi si possono sempre distintamente riconoscere ai lati del corpo nella regione faringea, esofagea e cardiaca (Tav. VI, fig. 51-52-55-56).

Poco prima della nascita le ghiandole salivari sono sviluppatissime. Hanno lo sbocco nel pavimento della cavità orale e si continuano ai lati del cibario-faringe, sorpassano lateralmente l'anello nervoso periesofageo e arrivano sino nella cavità addominale dove terminano con qualche ansa presso la valvola cardiaca (Tav. VI, fig. 58-59-60-61). Il loro lume, soprattutto verso l'estremità, è assai ampio, tanto che, compresse dagli organi addominali, a volte appaiono in sezioni trasversali schiacciate ed irregolari. Nella seconda fase del loro sviluppo, cioè dopo che hanno raggiunto una notevole dimensione sia in lunghezza che in spessore (dopo 16 ore circa), nel loro lume è chiaramente visibile una sostanza fluida profondamente eosinofila aderente alle pareti. Questo dato non è però sufficiente per affermare che si tratti di una vera secrezione salivare alcalina.

#### LA DIFFERENZIAZIONE DEL MESODERMA - LA MUSCOLATURA

Fino a quando l'embrione non ha raggiunto il suo definitivo orientamento e l'intestino medio non si è completato, il mesoderma è sempre formato da cellule indifferenziate. Poiché deve estendersi ancora dorsalmente le sue cellule sono plastiche e migranti. Solo ventralmente a 12 ore le cellule mesodermiche poste sopra la catena gangliare presentano un cenno di differenziazione. Si vanno infatti collegando fra di loro e dividendo in due foglietti, uno posto verso la parte ventrale dell'intestino medio, già formata, e l'altro situato proprio sopra il seno epineurale (Tav. V, fig. 40).

Successivamente queste lamine mesodermiche si estendono ai lati ed a 14 ore sono presenti anche dorsalmente (Tav. V, fig. 41). Si tratta, più che di lamine, di striscie mesodermiche, che presentano qualche indizio di segmentazione in modo che la cavità a fessura in essi compresa resta divisa in sacchi celomatici. A 16 ore i due foglietti mesodermici si sono completamente differenziati. Essi danno luogo in parte alle strutture che descriveremo più avanti (i cardioblasti, le cellule dell'emolinfa, lo stroma delle gonadi); in parte formano le cellule connettivali e soprattutto le cellule adipose ammassate — senza però notevoli accumuli di grasso — verso le pareti dorsolaterali e ventrolaterali. La maggior parte delle cellule mesodermiche però dà luogo alla muscolatura.

Dal foglietto splancico, più interno, deriva la parete muscolare dell'intestino. Questa compare appunto allo stadio di 16 ore come un rivestimento continuo monostratificato di cellule piatte allungate (Tav. V, fig. 42). Diventa sempre più visibile negli stadi successivi, ma resta sempre assai sottile (Tav. VI, fig. 51-52-53). Durante lo sviluppo embrionale — anche nell'embrione ormai pronto alla nascita — non si osserva mai la differenziazione in muscolatura intestinale longitudinale e circolare. Il foglietto mesodermico più esterno dà invece luogo alla muscolatura della parete del corpo. Alcuni gruppi di cellule si organizzano in striscie e si allungano a fibre muscolari. Si ha così il formarsi di due sistemi muscolari: uno antero-posteriore, e uno dorso-ventrale. Il sistema antero-posteriore è distribuito in fasci di fibre dorsolaterali e ventrolaterali, inserite per mezzo di appositi apodemi, e con entrambe le estremità, all'ipoderma dei solchi intersegmentali (Tav. VI, fig. 52-53).

## IL VASO DORSALE

Nei Muscidi il vaso dorsale si abbozza a blastocinesi avvenuta, quando la parete dorsale è completa. In *Musca* si origina a 14 ore circa nella stretta fessura lasciata libera dalle formazioni addominali sotto l'ectoderma dorsale. Dal mesoderma dorsale (in continuità con i sacchi celomatici ventrali) si staccano dei cardioblasti allungati irregolarmente, grossi ma piatti, che si uniscono sulla linea mediana dorsale (Tav. V, fig. 41). Il primo abbozzo del vaso dorsale in *Musca*, come in *Calliphora* e *Lucilia*, non è differenziato in due parti laterali destre e sinistre, che si uniscono sulla linea mediana mediano che successivamente si scava a tubo. Tale tubo non è perfettamente circolare ma molto schiacciato in direzione dorso-ventrale. Le pareti del vaso inizialmente sono sottilissime. In seguito si ispessiscono e si collegano con alcune fibre muscolari. Dalle estremità laterali del vaso partono due complessi di fibre che, passando presso i tronchi tracheali longitudinali, si inseriscono presso l'ectoderma dorsolaterale (Tav. V, fig. 49-50). Il vaso dorsale completamente formato si estende quasi dall'estremità posteriore dell'embrione dorsalmente sino al primo segmento addominale. Più anteriormente si continua in un vaso assai più sottile, l'aorta, che passa sopra ai lobi nervosi sopraesofagei e termina all'estremità anteriore dorsale del capo (Tav. VI, fig. 58-59-60-61).

\* \* \*

Mentre il vaso dorsale si va abbozzando, avviene contemporaneamente la formazione delle cellule dell'emolinfa. Cellule mesenchimali indifferenziate sono numerose in *Musca* verso il seno epineurale ventrale e anche dorsalmente in relazione alle fessure mesodermiche secondarie (Tav. V, fig. 41). Non è possibile in *Musca* determinare un'origine localizzata delle cellule dell'emolinfa. Queste, completamente differenziate, sono sferiche un poco appiattite, con un citoplasma chiaro ben delimitato e scarsamente ameboidi. I nuclei invece, piccoli e centrali, sono intensamente colorati e con una struttura compatta.

## IL DESTINO DELLE CELLULE POLARI - LE GONADI.

In un precedente capitolo abbiamo osservato che le cellule polari, cellule germinali differenziate al polo posteriore, durante l'estendersi dell'embrione verso il lato dorsale si spostano dorsalmente, e (a 4 ore) si approfondano nella cavità dorsale interpretata come cavità amniotica. Qui si osservano sporgenti dalla superficie dell'estremità posteriore dell'embrione sprofondatesi anch'essa (Tav. III, fig. 20). Hanno il nucleo molto colorabile posto nella porzione sporgente arrotondata e col resto della cellula sono in intimo rapporto con l'ectoderma.

Come descritto da ESCHERICH (1900) in *Lucilia* anche in *Musca* è evidentissima la migrazione delle cellule polari dalla superficie esterna dell'ectoderma dell'estremità posteriore dell'embrione, da cui si va approfondando il proctodeo, alla superficie interna, dove restano circondate dalle cellule mesodermiche. Il passaggio delle cellule polari attraverso l'ectoderma del proctodeo avviene per l'insinuarsi delle cellule polari attraverso spazi intercellulari (Tav. III, fig. 28).

Fra le cellule mesodermiche non è possibile in *Musca* distinguere in seguito per un certo tempo le cellule germinali. Soprattutto per la contrazione dell'embrione che ammassa in un più breve spazio le formazioni interne. Solo quando, le strutture embrionali dorsali sono completate ed il mesoderma si sta differenziando è possibile rintracciare di nuovo l'abbozzo germinale. Allo stadio di 14 ore sono distinguibili due piccole masse laterali di cellule alquanto rilasciate nella regione mesodermica posteriore (Tav. V, fig. 41). Queste cellule sono grandi, indipendenti fra loro, con il citoplasma più granulare e più colorabile delle cellule circostanti. Le masserelle si estendono lateralmente dal margine anale del penultimo segmento fino sopra le anse posteriori dell'intestino medio e sono avvolte da una capsula di poche cellule mesodermiche, che inviano prolungamenti anche all'interno. Si tratta sempre di due formazioni relativamente piccole. Negli ultimi stadi embrionali le gonadi, sempre poco sviluppate, sono situate lateralmente fra il 7° e l'8° segmento addominale e collegate con i dischi immaginali addominali (Tav. VI, fig. 57).

LA CAVITÀ DEL CORPO

L'utilizzazione delle cellule mesodermiche alla formazione dei vari organi riduce il loro volume complessivo e forma nell'embrione una spaziosa cavità interna. In *Musca* — come abbiamo visto — il seno epineurale (a 12-14 ore) è ben sviluppato, mentre il celoma è formato da sottili fessure con solo un inizio di segmentazione. Questo è poi un celoma secondario, in quanto il primitivo celoma si era obliterato. Le fessure celomatiche secondarie in seguito alla differenziazione del mesoderma si collegano fra di loro e con seno epineurale. L'estendersi di questa cavità forma appunto quel vastissimo emocoela in cui, già a 16 ore, sono immersi tutti gli organi interni (Tav. VI, fig. 42).

L'INVOLUZIONE DEL CAPO E L'APPARATO  
CEFALO-FARINGEO

Il processo di involuzione del capo si verifica in tutti i Ditteri Ciclorafi ed è un argomento di larga importanza. Nella letteratura entomologica è stato trattato moltissimo.

Fra gli Autori più antichi WEISMANN (1863-64), LOWNE (1890-92), BECKER (1910) e WAHL (1914) affermano che il capo delle larve dei Ditteri Ciclorafi è invaginato ed interpretano le strutture cefalo-faringee (es. gli uncini boccali) come organi nuovi. Invece HOLMGREN (1904), DE MEJERE (1917) e BISCHOFF (1924) sostengono che il capo larvale è semplicemente retratto nel torace ed omologano gli uncini boccali a mandibole, o a mascelle, oppure a mandibole fuse con le mascelle. L'importanza dei termini « invaginazione » e « retrazione » è dovuta alle idee che rappresentano: in un capo invaginato le strutture cefaliche vengono completamente rimaneggiate e sostituite da formazioni secondarie; in un capo retratto le strutture cefalo faringee sono sempre omologabili a quelle di un capo normale.

Più recentemente SNODGRASS (1924-1935) sostiene anch'egli che il capo larvale dei Ditteri ha subito un vero processo di invaginazione. Si ha cioè lo scorrimento in avanti dell'epitelio della base del

capo. Si formano due pieghe toraciche congiungentisi anteriormente alla primitiva apertura boccale, a delimitare una nuova cavità orale (chiamata atrio). Nella regione cefalica dorsale si hanno quindi quei sacchi frontali già descritti da PRATT (1897-1901) in *Melophagus*. Gli abbozzi delle primitive mandibole scomparirebbero e verrebbero sostituiti dagli uncini boccali situati ai lati della nuova bocca che infatti si muovono in un piano verticale e non orizzontale. Lo scheletro chitinoso cefalo-faringeo non sarebbe omologo alle capsule cefaliche degli altri insetti.

I recenti lavori di COOK (1949) e di LUDWIG (1949) della Scuola di Stanford (FERRIS) non accettano tale interpretazione. COOK trova nelle larve dei Ciclorafi alcune tendenze evolutive, tra cui la riduzione delle capsule cefaliche in fragmi sclerotizzati e la rotazione delle mandibole da un piano orizzontale ad uno verticale. LUDWIG in *Calliphora* sostiene appunto che i fragmi cefalo-faringei sono capsule cefaliche ridotte e che gli uncini boccali sono mandibole ruotate di 90°. Per di più gli organi di senso dell'estremità anteriore della larva sarebbero antenne, e quelli ventrali palpi mascellari. Per questi Autori è quindi evidente che il capo larvale è solo retratto nel torace ed è derivato, pur modificando, fondendo o sopprimendo parti preesistenti, da un capo normale.

Vediamo come si svolge in *Musca* il processo di formazione dell'apparato cefalo-faringeo.

E' già stato descritto precedentemente che allo stadio di 12 ore lo stomodeo è quasi rettilineo (Tav. V, fig. 40). I gangli sopraesofagei sono poco lontani dall'estremità cefalica e gli sbocchi delle ghiandole salivari (presso cui sono i gangli sottoesofagei) sono separati e posti lateroventralmente.

Due ore dopo (14 ore - Tav. V, fig. 41) il primo tratto dello stomodeo, che potremo chiamare faringe, si è allungato e curvato con concavità ventrale e dorsalmente al faringe si è formata una fessura, delimitata da una piega ectodermica. Si ha quindi proprio la formazione dei sacchi frontali come ha descritto PRATT in *Melophagus*. In *Musca* però i processi precisamente sono due: crescita dell'epitelio protoracico dorsale, che si spinge anteriormente sul capo, accompagnata dall'invaginazione dell'ectoderma dorsale cefalico. Infatti l'estremità posteriore delle tasche frontali si va arretrando, assieme ai gangli sopraesofagei con cui è in relazione. Ventralmente lo sboc-



co delle ghiandole salivari si è portato più anteriormente (e con esso anche il ganglio sottoesofageo). Anche nella regione ventrale viene così ridotta la superficie cefalica con l'estendersi dei segmenti toracici, pure senza formazione di tasche ectodermiche, perchè l'epitelio ventrale della base del capo cresce assai meno del dorsale.

A 16 ore i fenomeni sono assai più evidenti (Tav. V, fig. 42). I sacchi frontali si sono ulteriormente sviluppati e sboccano, delimitando le pieghe protoraciche dorsali, quasi all'estremità anteriore dell'embrione. I gangli sopraesofagei e l'estremità posteriore delle tasche dorsali sono ancor più arretrati. In sezione trasversale (Tav. V, fig. 47) si nota che gli sbocchi salivari, fusi in un'apertura unica, sfociano subito ventralmente all'apertura orale. Anche l'ectoderma toracico ventrale si è ulteriormente avanzato e la superficie cefalica esterna è quindi ridottissima. Si osserva poi che i sacchi frontali sono divisi in due da un setto. Il faringe è molto appiattito e l'epitelio faringeale ai lati è in continuità con due pareti epiteliali verticali collegate col pavimento dei sacchi frontali. Fra la parete dorsale del faringe, le pareti verticali laterali ed i sacchi frontali si è differenziato un complesso particolare di cellule allungate, con nuclei quasi allineati su alcune file. Queste sono derivate dalle pareti laterali, con cui sono in stretto rapporto. Il complesso delle cellule non forma un tutto unico ma è diviso in due masse laterali separate sulla linea mediana da un setto membranoso, collegato al setto mediano dei sacchi frontali.

Allo stadio di 18 ore l'abbozzo faringeo si è ulteriormente sviluppato (Tav. VI, fig. 51). I sacchi frontali non sboccano più all'esterno ma sulla volta della cavità orale; così come ventralmente è lo sbocco delle ghiandole salivari. L'ectoderma protoracico ha coperto tutta la superficie esterna della primitiva regione cefalica ed anteriormente, in continuità con la primitiva bocca, ha delimitato una nuova cavità orale. Le cellule dorsali al faringe si sono chiaramente differenziate in fibre muscolari e formano la pompa cibaria dilatatrice del faringe. La crescita di questo notevole complesso spinge ancora più indietro il ganglio sopraesofageo. Questo fa arretrare anche il sottoesofageo collegato con le commessure laterali periesofagee. Ventralmente verso l'apertura orale si ha un cenno di una fessura mediana a doppia parete. Questa tasca mediana ventrale in *Musca* è ridottissima. Differenziazioni muscolari si notano dor-

salmente all'apparato cefalo-faringeo e ventralmente al faringe. Formeranno in seguito i muscoli toracici. L'ectoderma dell'apertura orale presenta poi degli ispessimenti pari: un paio dorsale anteriore sulla superficie esterna e un paio latero ventrale rispetto alla bocca.

A 20 ore (Tav. VI, fig. 52) questi ispessimenti ectodermici, soprattutto i dorsali, sono aumentati notevolmente. Anche la pompa cibaria si è sviluppata specialmente verso la sua parte posteriore, dove sono apparse anche le prime differenziazioni di alcuni altri muscoli faringeali. La pompa cibaria occupa tutti i segmenti toracici e arriva sino al l' addominale. Rispetto alle precedenti condizioni è un poco arretrata. I gangli periesofagei, situati al termine posteriore del faringe, sono arretrati anch'essi sin nel primo segmento addominale. Anteriormente si è allungato l'epitelio della cavità orale e all'esterno anche i segmenti toracici sono avanzati ulteriormente. Questi segmenti sono chiaramente delimitati; il rilievo che segna il margine anteriore del segmento protoracico non è apicale ma un poco arretrato rispetto all'apertura orale; attorno a questa apertura è però sempre una porzione di ectoderma che deriva da una proliferazione del protoraceo.

In sezione trasversale (Tav. VI, fig. 54) la volta della cavità orale presenta ai lati due ispessimenti in continuità con alcune fibre muscolari che si sono formate dalle pareti laterali del faringe. E' il primo abbozzo della muscolatura degli uncini boccali. Dorsalmente alla pompa cibaria (Tav. VI, fig. 55) sono ancora presenti i residui dei sacchi frontali, assottigliati e lunghissimi, che arrivano posteriormente sino ai lobi cerebrali (Tav. VI, fig. 52). Le estremità laterali di questi sacchi sono formate da un tessuto epiteliale caratteristico, sono gli « istoblasti » o abbozzo dei dischi immaginali cefalici. Lateralmente ai muscoli cibariali le due pareti, curve, si ricordano con la parete dorsale. Sulla linea mediana i muscoli del cibario sono divisi in parte destra e sinistra da un setto evidente. Questo setto e tutte le pareti della pompa faringeale come tutto l'epitelio faringeo e della cavità orale presentano un primo indizio di sclerificazione. Anche sulla superficie esterna, però più evidente, si va formando la cuticola chitinoso.

A 22 ore l'apparato cefalo-faringeo è completamente formato (Tav. VI, fig. 53 e 59). Più evidenti sono i muscoli cibariali, sviluppatissimi, che formano un complesso ovoidale allungato, diviso

in parte destra e parte sinistra, posto dorsalmente al faringe e situato nei primi tre segmenti toracici e parte anche nel 1° segmento addominale. La parte posteriore presenta delle fibre muscolari diversamente orientate e più oblique: sono i muscoli faringeali propriamente detti. Sulla linea mediana, tra muscoli cibariali e muscoli faringeali sono presenti alcune cellule nervose, che poi formeranno il ganglio frontale. Anteriormente, un po' spostati ai lati, sono i muscoli che servono gli uncini boccali (Tav. VI, fig. 58).

Tutto il complesso muscolare è inserito su uno scheletro chitinoso. Le pareti laterali della pompa cibaria sono fortemente chitinizzate e formano dei fragmi o scleriti laterali. Dorsalmente, saldati a questi, sono i fragmi clipeali o craniali. Sulla linea mediana, fissato ai fragmi clipeali è il setto fra i muscoli cibariali pure sclerificato soprattutto nella parte anteriore. Lo scheletro chitinoso è completato latero-ventralmente, dorsalmente al faringe, da due scleriti latero-ventrali, i fragmi faringeali. A questi, anteriormente, con un pezzo chitinoso accessorio, si articolano i due uncini boccali, due formazioni chitinoso con una punta ricurva ed una base allargata, che si sono formate dagli ispessimenti laterali della volta posteriore della cavità orale. Tutto attorno a questo apparato ed inseriti all'ipoderma del rivestimento esterno sono i muscoli toracici. Soprattutto si distinguono due gruppi dorsali e due ventrali: sono i muscoli protrattori e retrattori del capo. Sul pavimento della cavità orale è lo sbocco comune delle ghiandole salivari, alla base di una piccola sporgenza residuo del primitivo labium. Sulla volta posteriore della stessa cavità esiste pure una sporgenza sviluppata a « velo pendulo », che è in continuità con la primitiva regione labrale invaginata. All'estremità anteriore del capo gli ispessimenti ectodermici hanno dato luogo a formazioni sensoriali. Dorsalmente all'apertura orale sulla superficie esterna sono due paia di organi di senso di cui i posteriori o più dorsali sono un poco più sviluppati. Essi hanno l'aspetto di una papilla posta all'estremità di un rilievo appena pronunciato. Lateroventralmente alla apertura boccale vi è un altro paio di piccole formazioni di senso a papilla.

Dalle osservazioni svolte si può concludere che anche in *Musca* si riscontrano esatte le vedute di SNODGRASS (1924-1935) riguardanti l'involutione del capo larvale dei Ciclorafi per la crescita di pieghe protoraciche con formazione di una nuova cavità orale o atrio. Ciò

che non si può condividere con SNODGRASS è l'affermazione che il capo si sia invaginato con la completa distruzione delle strutture cefaliche e la conseguente formazione di organi nuovi.

A questo proposito sembrano più esatte le conclusioni di COOK (1949) e di LUDWIG (1949). L'ectoderma cefalico cambia solo posizione ed orientamento ed i fragmi sclerificati si originano dalle pareti cefalo-faringee semplicemente ricoperse dalle pieghe toraciche. Gli uncini boccali si formano poi nella regione latero-posteriore della nuova cavità orale in una zona che appartiene al primitivo ectoderma cefalico. La loro muscolatura per di più deriva dalle pareti laterali dell'apparato cefalo-faringeo.

Si può quindi affermare che il capo larvale di *Musca* appare semplicemente retratto e che le sue formazioni (fragmi, uncini boccali) sono omologabili alle strutture cefaliche di altri Insetti.

Se sarà possibile verrà condotto uno studio più particolareggiato soprattutto riguardo allo sviluppo del sistema nervoso cefalo-faringeo e all'innervazione dei vari organi, ricerche che potranno dare preziosi risultati.

#### ABBOZZO EMBRIONALE DEI DISCHI IMMAGINALI

Nell'embrione di *Musca* abbiamo già ricordato l'esistenza di sacchi frontali. Verso la nascita (20 ore - Tav. VI, fig. 55) il lume di queste fessure pari dorsali al faringe si va obliterando. Dai lati di queste fessure virtuali partono due ispessimenti epiteliali che si allungano lateralmente alla porzione posteriore dell'apparato faringeo. Le tasche frontali arrivano sino ai gangli sopraesofagei del 1° segmento addominale. Così gli ispessimenti laterali, dopo esser passati ai lati dell'esofago, si attaccano, con l'estremità posteriore, ai gangli cerebrali. Queste formazioni sono gli istoblasti dorsali del capo o dischi antenno-oculari, già descritti da GRABER (1889) in *Calliphora*, da WAHL (1899) in *Eristalis* e da PRATT (1897-1901) in *Melophagus*. Essi sono veramente due piastre pari dorsolaterali formate da cellule cilindriche monostratificate di notevole altezza. Alla periferia hanno un sottile rivestimento membranoso. L'estremità posteriore dei dischi è collegata alle pareti laterali dei gangli sopraesofagei con due prolungamenti (Tav. IV, fig. 60). Potrebbe trattarsi

dei futuri tratti ottici collegati già ora ai dischi immaginali degli occhi.

Nell'embrione non si nota la presenza di dischi immaginali ventralmente e dorsalmente al torace. Un evidentissimo complesso immaginale si osserva invece nella regione addominale, sempre nello stadio di 20 ore (Tav. VI, fig. 56-57). Si tratta di due vistosissime piastre epiteliali longitudinali poste ai lati del corpo subito sotto all'ipoderma laterale dell'addome. In sezione trasversale sono un poco arcuate con la concavità verso l'interno. Esse si estendono avventralmente e verso il dorso arrivano sino ai tronchi tracheali longitudinali. Abbracciano così quasi tutti gli organi addominali (Tav. VI, fig. 57-60). Questi due dischi longitudinali dell'addome sono formati, anch'essi come i cefalici, da cellule cilindriche alte disposte in una sola fila e senza spazi intercellulari. A volte sono attraversati da sottili trachee e raggiunti da fibre nervose, ed in sezione frontale hanno un cenno di segmentazione corrispondente ai segmenti addominali. Essi si continuano al 7° segmento addominale, dove si collegano con l'ultima porzione dell'intestino posteriore.

#### RIASSUNTO

Per mezzo di sezioni istologiche in serie e di preparati in toto di uova di *Musca domestica* L., viene descritto lo sviluppo embrionale dalla deposizione dell'uovo sino alla nascita della larva.

Nell'uovo fecondato la vescicola germinativa si segmenta in numerosi blastomeri intravitellini e conduce alla formazione del blastoderma periferico e delle cellule vitelline interne. Al polo posteriore del blastoderma sono le cellule polari, abbozzo delle cellule germinali.

In seguito, per un processo di gastrulazione, si forma una doccia longitudinale ventrale che si chiude a tubo. Si origina così il mesoderma e, alla superficie della stria germinativa, l'ectoderma. L'ectoderma si differenzia, con l'aspetto di due masse allungate agli estremi della stria germinativa, all'apparire delle inflessioni ectodermiche del proctodeo e dello stomodeo, con le quali è collegato. I due abbozzi ectodermici con la partecipazione delle cellule vitelline formano l'epitelio dell'intestino medio. Si ha anche il completamento della parete dorsale dell'embrione che si accorcia per un processo di blastocinesi.

L'apparato respiratorio (trachee) si origina da inflessioni ectodermiche latero-ventrali (stigmii) ma poi perde contatto con queste e si sviluppa nei tronchi tracheali dorsali tipici della larva. Il sistema nervoso di abbozza per delaminazione dall'ectoderma di grossi neuroblasti che formano la catena gangliare ventrale ed i gangli cefalici. Nelle ultime fasi dello sviluppo la catena gangliare si concentra in una massa unica.

Nel presente lavoro viene descritta anche la formazione dei tubi malpighiani e delle ghiandole salivari (ectodermiche). L'emocele si ha dalla fusione della cavità celomatica con quella epineurale.

In seguito alla crescita di pieghe ectodermiche protoraciche il capo subisce un processo di involuzione e si retrae nel torace. L'apparato cefalo-faringeo è completato dallo sviluppo di voluminose masse muscolari. Le strutture cefalo-faringee (frangi chitinizzati, uncini basali) pur spostate nel torace e modificate sono però omologhe a quelle di un capo normale.

Negli ultimi stadi dello sviluppo embrionale vengono descritti gli abbozzi dei dischi immaginali cefalici (antenna-oculari) e degli istoblasti addominali.

#### SUMMARY

The embryonic development from the laying to the hatching of the *Musca*-egg is here studied.

In the fertilized egg the zygote nucleus divides into numerous cleavage cells in the yolk and leads to the formation of the peripheral blastoderm and of the inner yolk cells. At the posterior pole of the blastoderm lie the pole cells, a rudiment of the germ cells.

Afterwards, owing to a process of invagination, a longitudinal ventral furrow is formed and it closes in a tube shape. In such a way the mesoderm originates, and, at the surface of the germ band, the ectoderm. The ectoderm differentiates like two elongated masses at the ends of the germ band, on the appearance of ectodermal invaginations of the proctodaeum and of the stomodaeum, with which it is connected. The two ectodermic rudiments together with the yolk cells form the mid-gut epithelium. The dorsal wall of the embryo is completed and this latter contracts owing to a blastokinesis process.

The tracheal system gets its origin from the ectodermal lateral ventral invagination, but afterwards detaches from them and develops in the dorsal tracheal trunk peculiar of the larva. The nervous system forms owing to the delamination from the ectoderm of large neuroblasts, which give origin to the ventral nerve cord and to the cephalic ganglions. In the last stages of the development the nerve cord consolidates (cephalizes) in only one mass.

The A. studies how the malpighian tubules and the salivary glands, which take their origin from the ectoderm. The haemocoel derives from the fusion of the coelomic cavity with the epineural sinus.

Owing to the growth of prothoracic ectodermal folds, the head undergoes a process of involution and withdraws in the thorax. The cephalic pharyngeal apparatus is completed by the development of voluminous masses of muscles. The cephalic pharyngeal structures (chitinized fragmata, mouth-hooks), though removed into the thorax and modified, are homologous to those of a normal head.

The rudiments of the cephalic imaginal disks and the abdominal histoblast are described in the last stages of the embryonic development.



## BIBLIOGRAFIA

- BECKER R. (1910) - Zur Kenntniss der Mandteile und des Kopfes der Dipteren-Larven. - Zool. Jahrb. (Anat.) 29, 281-314.
- BERLESE A. (1909) - « Gli Insetti » - pp. 1-1004, Soc. Ed. Libraria, Milano.
- BISCHOFF W. (1925) - Ueber die Kopplängen der Dipteren-Larven. - Arch. f. Naturg., 90: 1-185.
- BLÜCHMANN F. (1887) - Ueber die Richtungkörper bei Insekteniern. - Morph. Jahrb. 12: 544-574.
- BRACHET J. (1947) - Embryologie chimique, - pp. 1-435, Masson, Paris.
- BUTSCHLI O. (1888) - Bemerkungen über die Entwicklungsgeschichte von Musca. - Morph. Jahrb. 14: 170-174.
- COOK E. F. (1949) - The evolution of the head in the larvae of the Diptera. - Microentomology, 14: 1-57.
- DAWIDOFF F. (1928) - Traité d'Embriologie comparée des Invertébrés. - pp. 1-930, Masson, Paris.
- DE MELJERE Y. C. H. (1917) - Beiträge zur kenntnis der Dipteren-Larven und Puppen. - Zool. Jahrb. (Biol.), 40: 177-322.
- ESCHERICH K. (1900) - Ueber die Bildung der Keimblätter bei den Musciden. - Abhandl. d. Kaiserl. Leop. Carol. deut. Akad. d. Naturf., 77: 299-357.
- ESCHERICH K. (1902) - Zur Entwicklung des Nervensystems der Musciden, mit besonderer Berücksichtigung des sog. Mittelstranges. - Zeitschr. f. wiss. Zool. 71: 535-549.
- GRABER V. (1889) - Vergleichende Studien über die Embriologie der Insekten und insbesondere der Musciden, Denkschr. d. Kaiserl. Akad. d. Wiss. Wien, Math. nat. Cl. 56: 257-314.
- GRANDORI R. (1914) - Lo sviluppo embrionale del baco da seta. Memoria I. Le prime 42 ore dalla deposizione dell'uovo. - Atti d. Accad. Veneto-Trentino Istriana 7 (3): 188-270. - Anche: Annuario R. Stazione Bacologica di Padova 41: 1-97.
- GRANDORI R. (1930) - Lo sviluppo embrionale del Baco da seta. Memoria II. La diapausa. - Boll. Lab. Zool. Agr. e Bach. d. R. Istit. Sup. Agr. Milano, 1: 195-237.
- GRANDORI R. (1932) - Lo sviluppo embrionale del Baco da seta. Memoria III. Lo sviluppo primaverile sino alla blastocinesi. - Ibid. 3: 43-128.
- HAGAN H. R. (1951) - Embryology of the viviparous Insects. - pp. 1-472, Ronald, New York.
- HENKING H. (1888) - Die ersten Entwicklungsvorgänge im Fliegenei und freie Kernbildung. - Zeitschr. f. wiss. Zool. 46: 289-336.
- HEWITT G. C. (1907) - The house fly. A study of its structure, development, bionomics and economy. - Quart. Jour. Micr. Sci. Anche 1910 Manchester Univ. Press. Publications N. 52; 1914, Cambridge Univ. Press.
- HOLMGREN E. (1904) - Zur Morphologie des Insektenkopfes. II. Einiges über die Reduktion des Kopfes der Dipteren Larven. - Zool. Anz. 27: 343-355.
- JOHANNSEN O. A. - BUTY F. H. (1941) - Embryology of Insects and Myriapods. - pp. 1-462, Mc-Graw-Hill, New York.
- KÖRSCHELT E. - HEIDER K. (1936) - Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Tiere. - Vol. II. pp. 535-1314, Gustav Fischer, Jena.

- KOWALEWSKY A. (1886) - Zur Embrionalentwicklung der Musciden. - Biol. Centr. 6: 49-56.
- LOWNE B. T. (1890-1892) - The anatomy, physiology, morphology and development of the blowfly *Calliphora erythrocephala*. - Vol. I. R. H. Porter - London.
- LUDWIG (1949) - The larval head of *Calliphora*. - Microentomology, 14.
- NOACK W. (1901) - Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Musciden. - Zeitschr. f. Wiss. Zool. 70: 1-57.
- PAULI M. E. (1927) - Die Entwicklung geschwämmer und zentrifugierter Eier von *Calliphora erythrocephala* und *Musca domestica*. - Zeitschr. f. Wiss. Zool. 129: 483-540.
- PFLUGELDER O. (1952) - Entwicklungsphysiologie der Insekten. - Akad. Verlagsges. Geest-Portig Leipzig.
- POULSON (1937) - The embryonic development of *Drosophila melanogaster*. - pp. 1-51, Hermann & Cie, Paris.
- PRATT H. S. (1897) - Imaginal disc in Insects. - Psyche 3: 15-30.
- PRATT H. S. (1901) - The embryonic history of imaginal disc in *Melophagus ovinus* L., together with an account of the earlier stages in the development of the insect. - Proceedings of the Boston, Soc. Nat. Hist., 29: 241-272.
- REITH F. (1925) - Entwicklung des Musca-Eies nach Ausschaltung verschiedener eiberreiche. - Zeitschr. f. wiss. Zool. 126: 181-238.
- RITTER R. (1890) - Die Entwicklung des Geschlechtorgane und der Darmes bei *Chironomus*. - Zeitschr. f. wiss. Zool. 50: 408-421.
- SNODGRASS R. E. (1924) - Anatomy and metamorphosis of the apple maggot *Rhagoletis pomonella* Walsch. - Jour. Agric. Res., 28: 1-36.
- SNODGRASS R. E. (1935) - Principles of insect morphology. - pp: 1-667, Mc. Gray Hill, New York.
- STRASSBURGER E. H. (1934) - Ueber die Zellbewegungen bei der Eifurchung der Fliege *Calliphora erythrocephala*. - Zeitschr. f. wiss. Zool. 145: 625-641.
- VERHEIN A. (1921) - Die Eibildung der Musciden. - Zool. Jahrb. (Anat.), 42: 149-212.
- VOELTZKOW A. (1888) - Fortläufige Mittheilung über die Entwicklung im Ei von *Musca vomitoria*. - Zool. Anz. II: 235-236.
- VOELTZKOW A. (1889) - Entwicklung im Ei von *Musca vomitoria*. - Arb. aus d. Zool. Inst. Würzburg, 9: 1-48.
- WAHL B. (1899) - Ueber das Tracheensystem und die Imaginalscheiben im Thorax und Abdomen der Larve von *Eristalis latr.* - Zeitschr. f. Wiss. Zool., 70: 171-191.
- WEISMANN A. (1863) - Die Entwicklung der Dipteren im Ei, nach Beobachtungen an *Chironomus spec.*, *Musca vomitoria* und *Pulex canis*. II. Die Entwicklung von *Musca vomitoria* im Ei. - Zeitschr. f. wiss. Zool. 13: 159-220.
- WEISMANN A. (1864) - Die nachembryonale Entwicklung der Musciden nach Beobachtungen an *Musca vomitoria* und *Sarcophaga carnaria*. - Zeitschr. f. wiss. Zool. 14: 187-336.

SPIEGAZIONE DELLE TAVOLE

*Avvertenze generali.*

Le sezioni sagittali sono sempre orientate con il lato ventrale a destra, il dorsale a sinistra, il polo anteriore in alto ed il polo posteriore in basso.

Le sezioni trasversali hanno il lato ventrale sempre verso il basso ed il lato dorsale verso l'alto.

Nelle figure di sezioni sagittali e trasversali mancano sempre gli involucri dell'uovo (membrana vitellina e corion).

TAVOLA I

Fig. 1 — Veduta laterale di uovo in toto. A destra il lato ventrale, in alto il polo anteriore (x 40).

Fig. 2 — Veduta dorsale un poco verso destra di uovo in toto. Si vede la doccia longitudinale dorsale del corion (x 40).

Fig. 3 — Sezione sagittale quasi mediana di uovo appena deposto. Al polo anteriore, un poco dorsale, è la vescicola germinativa (x 40).

Fig. 4 — Sezione sagittale di uovo, 20 minuti circa dopo la deposizione. Presenti alcuni blastomeri verso il polo anteriore. Globuli vitellini colorabili solo verso la metà del lato ventrale (x 40).

Fig. 5 — Sezione sagittale di uovo, 40 minuti circa dopo la deposizione. I nuclei si sono portati verso il centro e verso la periferia. Il periplasma si è ingrossato. Al polo anteriore plasma polare più colorabile (x 40).

Fig. 6 — Sezione sagittale di uovo, 1 ora dalla deposizione. Alcuni nuclei già periferici. Appaiono nel vitello le prime cellule vitelline. Al polo posteriore prima differenziazione di cellule polari (x 40).

Fig. 7 — Sezione sagittale di uovo, 1 ora e 30 minuti dalla deposizione. Prima apparire del blastodermi (x 40).

Fig. 8 — Sezione frontale di uovo 2 ore dopo la deposizione. Mostra evidentissimo il periplasma interno e le cellule blastodermiche più affollate (x 40).

TAVOLA II

Fig. 9 — Sezione sagittale di uovo a 3 ore dalla deposizione. Mostra il blastoderma completamente formato ed i solchi trasversali anteriore e posteriore. Periplasma interno solo dorsale (x 40).

Fig. 10 — Veduta laterale esterna dell'uovo in toto, privo di involucri, 3 ore dopo la deposizione. A destra il lato ventrale. Presenti i solchi trasversali anteriore e posteriore e le 5 bande blastodermiche. Accennate lateralmente le pieghe longitudinali laterali (x 40).

Fig. 11 — Veduta ventrale di uovo in toto, a gastrulazione iniziata. Il solco trasversale posteriore si sposta verso il polo posteriore (x 40).

Fig. 12 — Veduta ventrale, un poco verso sinistra, di uovo in toto a gastrulazione progredita. Tubo longitudinale ventrale formato, ma non chiuso. Verso il polo anteriore appaiono i solchi convergenti (x 40).

Fig. 13 — Veduta dorsale, un poco verso sinistra, di uovo in toto a gastrulazione ultimata (4 ore dalla deposizione). Visibili i solchi blastodermici dorsali molto approfonditi e il solco trasversale posteriore, all'estremità dorsale della stria germinativa, diventato longitudinale a delimitare la piega amniotica (x 40).

Fig. 14 a — Sezione trasversale del corion. Visibili l'escorion, l'endocorion e le trabecole (x 215).

Fig. 14 b — Veduta frontale del corion con le sculture superficiali e le reticolazioni poligonali delle cellule follicolari (x 215).

Fig. 15 — Sezione sagittale di un blastomero, del periplasma e degli involucri vitellini (x 215).

Fig. 16 — Particolare della Fig. 7, Tav. I, illustrante il formarsi del primo blastoderma e del periplasma interno; colorazione ematossilina Carazzi (x 215).

Fig. 17 — Particolare della Fig. 8, Tav. I. Cellule blastodermiche ancora prive di parete basale. Ematossilina Carazzi (x 215).

Fig. 18 — Particolare della Fig. 9, Tav. II, che mostra le cellule blastodermiche ventrali altissime con nuclei subapicali e vacuoli basali. Periplasma interno quasi mancante. I globuli di vitello sono molto evidenti. Ematossilina Carazzi (x 215).

TAVOLA III

Fig. 19 — Sezione sagittale di uovo a gastrulazione iniziata (studio come nella Fig. 11 Tav. II). A destra il lato ventrale. Il tubo germinativo (ora solo a metà lato ventrale) è stato sezionato un poco lontano dalla linea mediana (x 60).

Fig. 20 — Sezione sagittale, un poco spostata dal piano mediano, di uovo a 4 ore dalla deposizione. Identico studio della Fig. 13, Tav. II. Ventralmente (a destra) sotto l'ectoderma i due foglietti mesodermici sul lato dorsale le pieghe blastodermiche; al polo posteriore (in basso) l'estremità della stria germinativa, con le cellule polari nella cavità (x 60).

Fig. 21 — Sezione sagittale di uovo 5 ore dopo la deposizione, alquanto spostata dal piano mediano. Dal fondo della cavità amniotica si intravede il protoceo. Già presente l'abbozzo posteriore del mesenteron (x 60).

Fig. 22 — Sezione trasversale di uovo in uno stadio di poco successivo a quello di blastoderma completo (3 ore), condotta a metà uovo. Si è formato lo scudetto mediano ventrale (x 60).

Fig. 23 — Sezione trasversale di uovo in stadio sempre di poco seguente il precedente. Sezione a metà uovo. Mostra la formazione della doccia mediana (x 60).

Fig. 24 — Sezione trasversale a metà uovo (a circa 3 ore e 1/2) a gastrulazione completa. Si è formato il tubo mesodermico ventrale che comunica ancora con l'esterno attraverso la fessura dorsale del cosiddetto blastoporo (x 60).

Fig. 25 — Sezione trasversale di uovo allo stadio della Fig. 20 (4 ore) verso il polo anteriore. Evidentissimi i solchi convergenti (x 60).

Fig. 26 — Sezione trasversale dell'uovo precedente ma a livello quasi del solco trasversale anteriore. Si notano gli archi mesodermici (x 60).

Fig. 27 — Sezione trasversale dello stesso uovo che incontra il solco trasversale anteriore e il 1° solco blastodermico (x 60).

Fig. 28 — Sezione trasversale dello stesso stadio, che passa attraverso l'estremità posteriore dorsale della stria germinativa. Evidenti le cellule polari che stanno migrando attraverso l'ectoderma (x 60).

TAVOLA IV

Fig. 29 — Sezione sagittale di uovo allo stadio di 6 ore. Mostra il protoceo molto affondato dorsalmente (con un abbozzo di tubi malpighiani) e un cenno di introflessione dello stomodeo ventralmente al polo anteriore. Gli abbozzi del mesenteron sono già differenziati (x 60).

Fig. 30 — Sezione sagittale di uovo 8 ore dalla deposizione. La sezione è un poco obliqua. Incontra anteriormente lo stomodeo poco lontano dalla linea mediana e il protoceo dorsale in una posizione leggermente più laterale. È comparsa la metamera esterna ed interna. Visibili le trachee (rami ventrali delle invaginazioni) e i gruppi segmentali di neuroblasti (x 60).

Fig. 31 — Sezione sagittale quasi mediana di uovo allo stadio di 10 ore. Inizio dell'arretramento dorsale dell'embrione o blastocinesi. La sezione mostra lo stomodeo ed il protoceo con gli abbozzi del mesenteron che si avvicinano. La catena gangliare ventrale si va formando (x 60).

Fig. 32 — Sezione trasversale di uovo allo stadio della Fig. 29 (6 ore) a livello del primo approfondirsi dello stomodeo (x 60).

- Fig. 33 — Sezione trasversale dello stesso uovo attraverso il solco cefalico (x 60).  
 Fig. 34 — Sezione trasversale dell'uovo precedente (6 ore) condotta a livello del proctodeo, i cui rami ascendente e discendente comunicano ancora per una fessura mediana. Ventralmente un abbozzo di doccia neurale (x 60).  
 Fig. 35 — Sezione come la precedente, poco posteriore alla metà uovo. Ventralmente un corno mediano di doccia neurale, e lateralmente due piccole introflessioni delle future trachee (x 60).  
 Fig. 36 — Sezione trasversale allo stadio della Fig. 30 (8 ore) a livello dello stomodeo. Laterodorsalmente i due abbozzi dei gangli cefalici (x 60).  
 Fig. 37 — Sezione trasversale sempre allo stadio di 8 ore ma a livello del proctodeo. Visibili i tubi malpighiani laterali. Evidenti, ventralmente, la doccia neurale, la corda nervosa mediana ed i neuroblasti laterali (x 60).  
 Fig. 38 — Come la precedente, ma più verso il polo posteriore. Bene visibili un paio di trachee sul lato dorsale e 2 stigmi ventrali. Corda mediana o neuroblasti sia ventrali che dorsali (x 60).

TAVOLA V

- Fig. 40 — Sezione sagittale di uovo 12 ore dopo la deposizione. Blastocinesi ultimata. Del mesenteron è aperto solo l'ombelico dorsale. Anteriormente è l'abbozzo ventrale delle ghiandole salivari (x 60).  
 Fig. 41 — Sezione sagittale di embrione allo stadio di 14 ore. La sezione è condotta assai lateralmente e un poco obliqua. Mostra il mesenteron chiuso, con la parete dorsale formata. La catena gangliare sviluppata ed il fondo dell'intestino anteriore differenziato a proventricolo. Posteriormente è l'abbozzo delle gonadi. Verso l'estremità cefalica si è iniziato il processo di involuzione del capo (x 60).  
 Fig. 42 — Sezione sagittale allo stadio di 16 ore. Continua l'involuzione del capo. La sezione presenta la catena gangliare evidentissima ed allungata lungo tutto il lato ventrale (x 60).  
 Fig. 43 — Sezione trasversale dello stadio di 12 ore (Fig. 40) condotta ad incontrare lo stomodeo e le ghiandole salivari (x 60).  
 Fig. 44 — Sezione trasversale, allo stesso stadio, poco lontano dall'ombelico. Manca ancora la parete dorsale (x 60).  
 Fig. 45 — Sezione come la precedente attraverso l'intestino posteriore, i tubi malpighiani ed il mesenteron posteriore (x 60).  
 Fig. 46 — Sezione trasversale a 12 ore quasi al polo posteriore (x 60).  
 Fig. 47 — Sezione trasversale di embrione allo stadio della Fig. 42 (16 ore) verso l'estremità anteriore. Visibili i sacchi frontali ed il primo abbozzo dei muscoli della pompa faringale. Lo sbocco delle ghiandole salivari è già unico (x 60).  
 Fig. 48 — Sezione trasversale sempre allo stadio di 16 ore condotta attraverso il faringe e l'abbozzo dell'apparato cefalo-faringeo. Ai lati le trachee con gli stigmi e le ghiandole salivari (x 60).  
 Fig. 49 — Sezione trasversale del precedente embrione a livello dei gangli soprafagei e del proventricolo (x 60).  
 Fig. 50 — Sezione come la precedente, ma a livello del 6° segmento addominale (x 60).

TAVOLA VI

- Fig. 51 — Sezione sagittale di embrione a 18 ore. Ulteriore sviluppo dell'apparato cefalo-faringeo. Inizio della concentrazione della catena gangliare ventrale. L'intestino si allunga in numerose anse (x 60).  
 Fig. 52 — Sezione sagittale, un poco spostata dal piano mediano, di embrione allo stadio di 20 ore. Apparato cefalo-faringeo quasi completo. Concentrazione dei gangli ventrali progredita (x 60).  
 Fig. 53 — Sezione sagittale di embrione poco prima della nascita, a 22 ore. L'apparato cefalo-faringeo è completamente sviluppato. Concentrazione della catena gangliare ultimata. Anse intestinali assai numerose. Visibile la valvola cardiaca (x 60).

- Fig. 54 — Sezione trasversale allo stadio della Fig. 52 (20 ore) a livello quasi della apertura orale. Mostra dorsolateralmente alla bocca gli abbozzi degli uncini boccali (x 60).  
 Fig. 55 — Sezione come la precedente verso la parte posteriore dell'apparato cefalo-faringeo. Si notano lateralmente a questo i dischi immaginali cefalici (x 60).  
 Fig. 56 — Sezione trasversale sempre a 20 ore a livello del 3° segmento addominale. Mostra ai lati i dischi immaginali addominali (x 60).  
 Fig. 57 — Sezione trasversale come la precedente, ma a livello del margine anteriore del 7° segmento addominale. Sempre presenti i dischi immaginali (x 60).  
 Fig. 58 — Sezione trasversale di embrione all'ultimo stadio di sviluppo (come nella Fig. 53), condotta a livello della cavità orale. Si vedono lateralmente alla volta le inserzioni degli uncini boccali ed i muscoli relativi (x 50).  
 Fig. 59 — Sezione trasversale dello stesso embrione attraverso l'apparato cefalo-faringeo. Sviluppo assai muscoli cibariati; attorno ad essi sono i frammi cefalo-faringei. Dorsalmente visibili gli istolabiti cefalici e le trachee dorsali, e ventrolateralmente le ghiandole salivari (x 60).  
 Fig. 60 — Sezione trasversale di embrione, sempre a 22 ore, che passa un poco anteriormente all'anello nervoso perisoleo (x 60).  
 Fig. 61 — Sezione trasversale dell'embrione precedente condotta fra il 3° ed il 4° segmento addominale (x 60).

INDICE DELLE ABBREVIAZIONI USATE NELLE TAVOLE

<i>an.</i>	= apertura anale	<i>in.</i>	= inlusio
<i>am.</i>	= amnio	<i>m.</i>	= muscoli
<i>b.</i>	= blastoderma	<i>mes.</i>	= mesoderma
<i>c. a.</i>	= cavità amniotica	<i>n.</i>	= neuroblasti
<i>ce.</i>	= celoma	<i>p.</i>	= periplasma
<i>ci.</i>	= cibario	<i>p. i.</i>	= periplasma interno
<i>c. m.</i>	= corda mediana	<i>pr.</i>	= proctodeo
<i>c. p.</i>	= cellule polari	<i>pr. a.</i>	= proctodeo ascendente
<i>c. v.</i>	= cellule vitelline	<i>pr. d.</i>	= proctodeo discendente
<i>d. i.</i>	= dischi immaginali	<i>pv.</i>	= proventricolo
<i>ect.</i>	= ectoderma	<i>or.</i>	= apertura orale
<i>ent.</i>	= entoderma	<i>o. s.</i>	= organi di senso
<i>ep.</i>	= seno epineurale	<i>s. b.</i>	= solchi blastodermici
<i>f.</i>	= faringe	<i>s. c.</i>	= solco cefalico
<i>fr.</i>	= sacchi frontali	<i>si.</i>	= sierosa
<i>gh.</i>	= ghiandole e salivari	<i>so.</i>	= stomopleura
<i>go.</i>	= gonadi	<i>sp.</i>	= splancopleura
<i>gsp.</i>	= gangli soprafagei	<i>st.</i>	= stomodeo
<i>gst.</i>	= gangli sottosofagei	<i>t. m.</i>	= tubi malpighiani
<i>g. v.</i>	= gangli ventrali	<i>tr.</i>	= trachee
<i>i. a.</i>	= intestino anteriore	<i>u. b.</i>	= uncini boccali
<i>i. m.</i>	= intestino medio	<i>v. d.</i>	= vaso dorsale
<i>i. p.</i>	= intestino posteriore	<i>vi.</i>	= viello



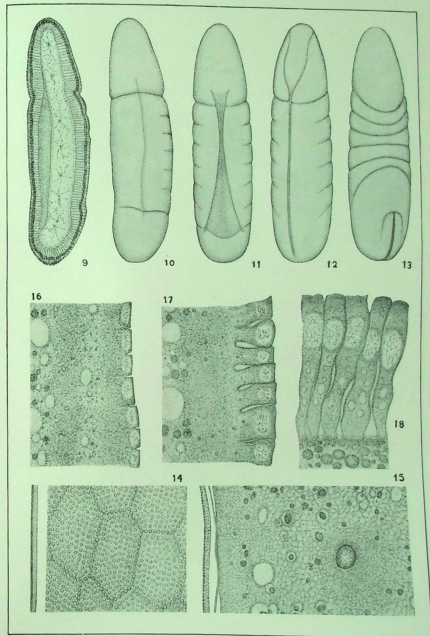
CRONOLOGIA DELLO SVILUPPO EMBRIONALE DI *MUSCA DOMESTICA*.

(a 20° - 22° C.)

- 20 minuti ca. dalla deposizione. Nuclei di segmentazione nel terzo anteriore dell'ovo.  
 40 minuti. Nuclei di segmentazione in tutto l'ovo, internamente al periplasma  
 1 ora. Nuclei penetrati nel periplasma. Differenziazione delle cellule polari e delle cellule vitelline.  
 1 ora e 30 minuti. Blastoderma iniziale. Formazione del periplasma interno.  
 2 ore. Crescita del blastoderma e del periplasma interno.  
 3 ore. Blastoderma nel massimo sviluppo. Presenti i solchi e le fasce superficiali.  
 3 ore e 30 minuti. Inizio della invaginazione ventrale. Stria germinativa e tubo mesodermico solo ventrali.  
 4 ore. Mesoderma completamente staccato dall'ectoderma. Estremità posteriore della stria germinativa e cellule polari coperte dal blastoderma dorsale. Presenti i solchi blastodermici dorsali.  
 5 ore. Abbozzo del proctodeo e dell'entoderma posteriore. Dorsalmente rudimenti di invogli embrionali.  
 6 ore. Invaginazione dello stomodeo e dell'entoderma anteriore.  
 Crescita del proctodeo e abbozzo dei tubi malpighiani. Abbozzo delle trachee e della doccia neurale ventrale.  
 8 ore. Delaminazione dei neuroblasti cefalici e ventrali. Trachee in sviluppo.  
 10 ore. Contrazione longitudinale dell'embrione in atto. Abbozzi entodermici in crescita.  
 12 ore. Blastocinesi ultimata. Mesointestino aperto solo per un ombelico dorsale. Introflessione delle ghiandole salivari.  
 14 ore. Crescita delle strutture cefalo-faringee. Epitelio meso-intestinale monostratificato.  
 18 ore. Sviluppo dei muscoli cibari e faringeali. Concentrazione dei gangli nervosi. Allungamento del tubo intestinale.  
 20 ore. Apparato cefalo-faringeo con fragmi. Evidenti i dischi immaginali cefalici ed addominali.  
 22 ore. Embrione completamente sviluppato.

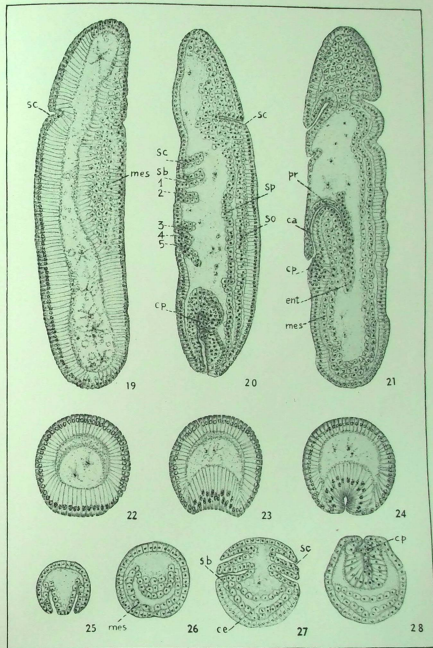


Auctor delin.



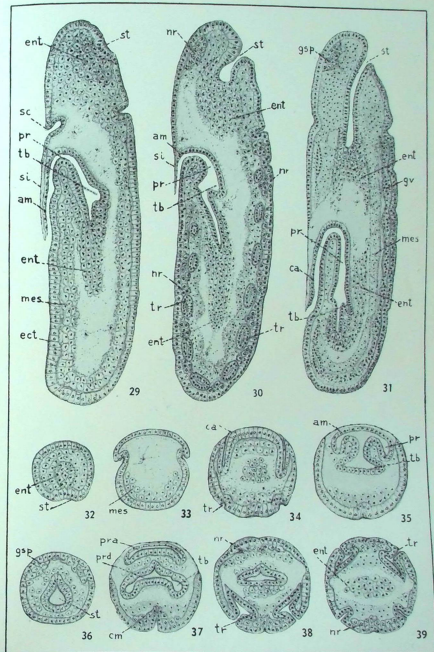
Auctor delin.





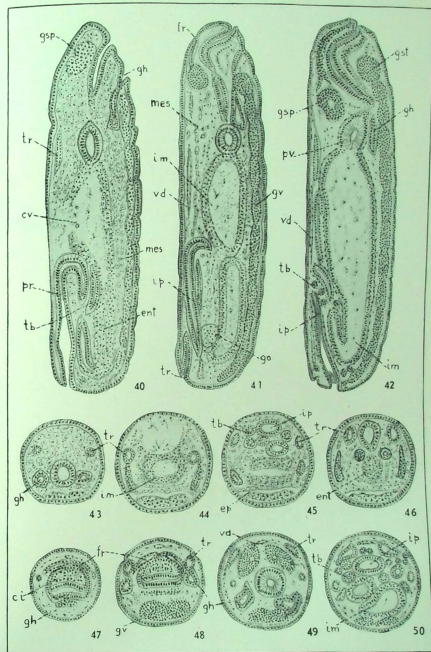
Auctor delin.

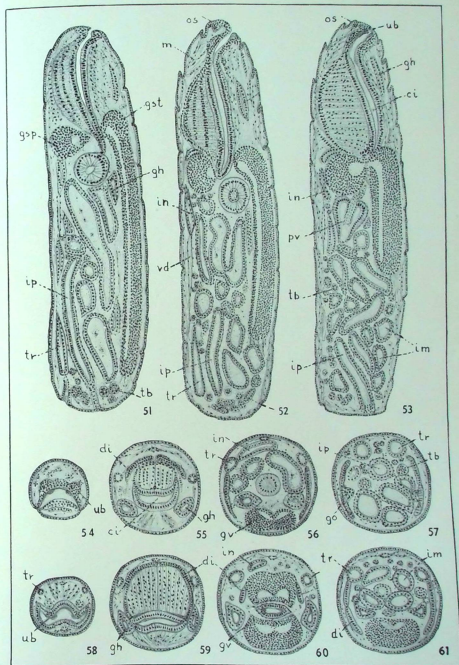




Auctor delin.







Auctor delin.