

viene quanto mai netto nelle ultime, nel corso delle quali i valori del tasso proteico aumentano in misura quanto mai rilevante.

2) In corrispondenza della quarta muta si ha una caduta del contenuto proteico, che va ulteriormente diminuendo di poco nella giornata successiva, per iniziare da questa l'aumento giornaliero.

3) Il tasso proteico nelle larve di V<sup>a</sup> età è quantitativamente superiore a quello delle larve di IV<sup>a</sup> età.

4) Lo spettro elettroforetico, sia in IV<sup>a</sup> che in V<sup>a</sup> età, e qui con maggior evidenza, manifesta un netto sdoppiamento in almeno due bande, per la comparsa di frazioni proteiche di differente mobilità. La frazione meno mobile assume una mole sempre più imponente nel corso della V<sup>a</sup> età, fino a raggiungere, in quinta giornata, una concentrazione quasi uguale a quella della frazione più mobile.

L'andamento della curva elettroforetica, ad iniziare dall'ultimo giorno della IV<sup>a</sup> età e fino al termine della vita larvale, manifesta inoltre, in zona di mobilità minima, una lieve flessione, indice forse della presenza di una terza frazione proteica, pochissimo mobile, e che sarebbe, in ogni caso, di mole quanto mai modesta. Tale flessione può peraltro essere dovuta a code, rese possibili dalla presenza, in quantità sempre più rilevanti, di sostanze lipidiche, che riescono ad ostacolare la migrazione delle proteine.

\*\*\*

Dai fatti suesposti appare evidente che, almeno durante il corso della IV<sup>a</sup> e V<sup>a</sup> età larvale, l'aumento del contenuto proteico in emolinfa di *Bombyx mori* ha un andamento periodico aderente alle fasi larvali.

La difficoltà di eseguire accurati rilievi giornalieri sulle piccolissime larve delle prime tre età non ha permesso di accertare sperimentalmente lo stesso fenomeno anche in tali stadi.

Successivi studi, già intrapresi, potranno esattamente stabilire l'andamento qualitativo e quantitativo del fenomeno, fornendo un preciso quadro dell'organizzazione proteica e delle sue modificazioni nel corso della vita larvale del *Bombyx mori*.

Dot. ATTILIO FORMIGONI

## Le ghiandole protoraciche in alcuni Imenotteri

Alcuni Autori (FUKUDA, 1940; WILLIAMS, 1947; WIGGLESWORTH, 1952; BODENSTEIN, 1953) hanno dimostrato nel torace di Pterigoti appartenenti ad Ordini diversi la presenza di due organi endocrini simmetrici il cui prodotto regola la muta e la metamorfosi. Queste ghiandole, chiamate dapprima ipostigmatiche, poi protoraciche, sono state illustrate morfologicamente in altri Pterigoti (LYONET, 1762; VERNON e BISSON, 1891; TOYAMA, 1902; SCHARNER, 1948; KAISER, 1949; LEE, 1948; SELLE, 1951; RAHM, 1952; JONES, 1953; WELLS, 1954).

Nei Ditteri le grandi cellule laterali dell'anello di Weismann, anche esse sorgente dell'ormone della metamorfosi (E. THOMSEN, 1942; VOCT, 1943; BODENSTEIN, 1943; POSSOMPES, 1953), e nei bassi Pterigoti le ghiandole ventrali (PELUGFELDER, 1947; CAZAL, 1948; DEROUX-STALLA, 1948; ARVY e GABE, 1953) vengono considerate omologhe alle ghiandole protoraciche dei Lepidotteri, degli Ortotteri e degli Emittteri.

SCHMIEDER (1942) dimostra con legature toraciche che esiste nella regione anteriore del secondo segmento toracico di *Tripoxylon politum* (Hymenoptera) un organo che controlla la metamorfosi.

WILLIAMS (1948) descrivendo le ghiandole protoraciche di *Platysamia* afferma di aver osservata la loro presenza anche nella larva di un Imenottero, *Cimbex americana*.

L'HELIAS (1951) e SCHALLER (1951-1952), in seguito a esperimenti con legature postcefaliche, giungono alla conclusione che nella larva di Ape il centro d'origine dell'ormone della metamorfosi si trova nel torace.

L'HELIAS (1952) nella larva di Ape descrive due formazioni fusiformi formate da numerose piccole cellule assai ammassate, poste dietro gli stigmi protoracici e le interpreta come ghiandole protoraciche, pur essendo esse morfologicamente del tutto diverse dalle

ghiandole protoraciche di *Platysamia* e di *Cimbex*. Nostre osservazioni, condotte su tutti gli stadi larvali di Ape, ci hanno permesso di constatare che si tratta invece di istolabiti larvali che nella ninfa diventano i muscoli indiretti elevatori delle ali.

La prima nota riguardante le vere ghiandole protoraciche dell'Ape è di LUKOSCHUS (1952), che però non ne dà alcuna illustrazione.

Recentemente (1955) trattando degli organi endocrini di *Apis mellifica* L. ho brevemente descritto le ghiandole toraciche della larva di Ape e fornito qualche disegno schematico. (1).

Nel presente lavoro ho approfondito lo studio delle ghiandole in *Apis* e comparativamente ho descritto le ghiandole toraciche, non ancora segnalate ed illustrate, in tre specie di Imenotteri. Questo allo scopo di stabilire definitivamente la presenza delle ghiandole protoraciche e illustrare alcuni aspetti della loro morfologia in un ordine tanto evoluto di Insetti Olometaboli.

Il presente studio è stato svolto sulle seguenti specie:

*Apis mellifica* L., fam. Apidae ♂ ♂ ♀ ♀

*Polistes gallica* L., fam. Vespidae ♀

*Hoplocampa brevis* Klug., fam. Tentredinidae

*Arge pagana* Panz., fam. Argidae.

Numerosi preparati istologici sono stati allestiti specialmente su tutti gli stadi di sviluppo embrionale e postembrionale delle tre caste dell'Ape. Per le altre specie vennero studiati solo gli stadi postembrionali.

Fissatori il Carnoy, il Bouin e lo Zenker con le colorazioni all'ematossilina Carazzi-eosina e tricomicia di Masson. Inclusioni in paraffina. Sezioni da 5 a 10 micron. Vennero anche eseguite dissezioni e ricostruzioni spaziali.

#### APIS MELLIFICA L.

Nell'ultimo periodo dello sviluppo embrionale di *Apis* le future ghiandole protoraciche hanno l'aspetto di due piccoli gruppi ramificati di cellule poste simmetricamente nel secondo segmento mascellare al limite col protorace, verso la parete ectodermica latero-

(1) Nella mia comunicazione non ho citato il LUKOSCHUS perchè mi era sfuggita la sua breve nota. Colgo l'occasione per affermarne la priorità.

ventrali. Le cellule derivano da un'invaginazione dell'ectoderma e restano collegate con esso. Tale invaginazione avviene assai vicina all'inflessione in direzione dorso-mediale del tentorio, un poco posteriormente. Nelle cellule approfondatesi dell'ectoderma si osservano durante il periodo embrionale diverse mitosi, mentre divisioni cellulari non si potranno mai più osservare durante tutto lo sviluppo postembrionale.

Nella larva appena nata si ha una riduzione in lunghezza dei segmenti cefalici ed i due gruppi di cellule costituenti gli abbozzi delle ghiandole protoraciche restano più spostati all'indietro, nel protorace anteriore, ed anche più verso la linea mediana, ai lati dello esofago.

Durante il primo stadio larvale l'esofago è assai corto e la regione cardiaca è nel protorace anteriore. Parte degli abbozzi contrari in questo stadio stretti rapporti col cardiac e si dispone lateroventralmente ad esso. Dall'ammasso principale partono in avanti brevi catene di cellule; una, più sviluppata, si dirige lateralmente e si unisce al solco intersegmentale fra capo e protorace. Le cellule sono in numero di 100-110 per parte, ellissoidali con i diametri massimi in media di 9-7  $\mu$ ; i nuclei sono assai grandi (6-5  $\mu$ ).

#### Le ghiandole protoraciche nelle larve di operaie e di fuchi.

Nella larva di operaia di secondo stadio si completa l'arretramento delle cellule ghiandolari nel protorace, parallelamente all'allungarsi dell'esofago; le cellule si presentano unite in file irregolari affiancate ai lati del cardiac. Sempre presenti sono le ramificazioni laterali collegate con l'epidermide ed inoltre si distinguono due paia di rami irregolarmente simmetrici, diretti, uno, più breve, dorsalmente; l'altro in avanti sin quasi all'altezza dei *corpora allata*. Negli stadi successivi le ghiandole protoraciche si distribuiscono e si ramificano nell'emocoele e nel corpo adiposo; esse aumentano in volume, e il gruppo principale di cellule che le forma, posto inizialmente ai lati dell'esofago, arretra verso l'intestino medio.

Nella larva matura di ape operaia le ghiandole protoraciche sono disposte (Fig. 1) ai lati della regione cardiaca, nella parte posteriore del protorace, distribuite simmetricamente al tubo digerente, formate da alcune file irregolari di cellule disposte dorso-ventralmente tra la superficie mediale dei lobi adiposi e la muscolatura del cardiac.

Le cellule per lo più sono su una fila in senso antero-posteriore; solo in qualche punto si osservano nelle ghiandole degli ispessimenti formati da due o al massimo tre cellule affiancate (Tav. fig. 2).

Gruppi di cellule si possono trovare anche nella parte anteriore del mesotorace specialmente verso l'inizio della ninfosi.

LUKOSCHUS (1952) afferma che la massa principale di cellule giace sotto lo sbocco dell'esofago nell'intestino medio. In realtà nelle larve di operaie e di fuchi, i gruppi di cellule dei due lati non arrivano mai a congiungersi sulla linea mediana ventralmente al cardias, anzi si dirigono piuttosto verso la catena nervosa ventrale, restando ben lontane sulla linea mediana. Il congiungimento dei due ammassi di cellule sulla linea mediana ventrale del cardias avviene solo nelle larve di regine come verrà descritto più innanzi.

Da questi ammassi simmetrici bilaterali di cellule partono numerose ramificazioni, alcune brevi, dirette sia ventralmente che dorsalmente, altre assai allungate e sviluppate, sempre con le cellule disposte a catena.

I principali rami cellulari, disposti a paia, simmetrici, che hanno origine dalle cellule poste ai lati del cardias sono i seguenti:

1) un ramo anteriore che parte lateralmente all'esofago e decorre verso la superficie mediale dei lobi adiposi diretto verso il cervello. Questo ramo si porta un poco dorsalmente e diviene laterale all'aorta, passa ventralmente alla commessura anteriore dorsale del sistema tracheale, poi si continua sino ai limiti anteriori del protorace ove termina un po' più indietro ed ai lati delle ghiandole endocrine retrocerebrali. Le cellule decorrono lungo le trachee dirette al capo, come afferma LUKOSCHUS, solo però con rari rapporti anatomici;

2) un ramo laterale che dapprima è ventrolaterale, poi attraversa lateralmente i lobi adiposi portandosi alla loro superficie esterna. In seguito si dirige in avanti, dando brevi rami dorsali; da ultimo raggiunge l'epidermide in corrispondenza del solco intersegmentale tra capo e protorace. Qui la catena di cellule si allarga in un piccolo ammasso di cellule che si fissa ad un apodema del tegumento in prossimità del punto di attacco di alcuni muscoli protoracici laterali. In numerosi individui alcune cellule da questo punto penetrano sino nella regione cefalica per terminare lateralmente all'anello nervoso periesofageo;

3) un ramo dorsale che si stacca latero-dorsalmente all'esofago, si dirige verso il dorso e giunge superiormente alla commessura tracheale anteriore ove termina un poco lateralmente ad essa.

Secondo LUKOSCHUS questa coppia dorsale di ramificazioni decorre lungo gli abbozzi delle trachee della muscolatura alare. Le cellule ghiandolari, secondo le mie osservazioni, sono disposte su lungo due trachee simmetriche che partono ventralmente all'anastomosi tracheale anteriore, ma queste trachee terminano in corrispondenza della muscolatura del cardias. Nella larva di *Apis* gli istoblasti della muscolatura alare si trovano nel mesotorace, posteriormente agli stigmi protoracici: si tratta delle formazioni fusiformi interpretate appunto come ghiandole protoraciche dalla L'HELIAE (1952).

Nella mia precedente nota (1955) ho descritto solo due ramificazioni principali: una antero-dorsale ed una laterale. La terza ramificazione, latero-dorsale, pur avendola disegnata nello schema generale delle ghiandole protoraciche non l'ho descritta in particolare perchè più breve e posta nel protorace posteriore, dorsalmente alle cellule prossimali al cardias, di cui si può considerare faccia parte.

Le ghiandole protoraciche sono formate da cellule assai grandi con i limiti cellulari ben delimitati. In rapporto al volume dell'intera cellula i nuclei delle cellule ghiandolari di larve di operaie occupano una porzione notevolissima. Attorno ai nuclei ellissoidali lo strato citoplasmatico è spesso assai ridotto e si colora intensamente con la ematossilina. Numerose misure nella larva matura di operaia danno in media i diametri massimi e minimi di 25-18  $\mu$  (i nuclei 16-12  $\mu$ ).

Durante gli stadi larvali si ha una continua crescita in volume delle cellule protoraciche. L'aumento di dimensione dei nuclei e del citoplasma avviene però in fasi discontinue. In ciascun stadio larvale le maggiori dimensioni dei nuclei e delle cellule si hanno prima della muta. In questo periodo, soprattutto coi fissativi non alcoolici, si possono porre in evidenza nell'interno del citoplasma numerosi piccoli vacuoli che riversano il loro contenuto all'esterno attraverso la superficie della cellula.

La vacuolizzazione è specialmente evidente nelle larve appena opercolate (prepupe), cioè esattamente prima della ninfosi.

Attorno alle cellule ghiandolari vi sono sempre numerosi amebociti e frequenti tracheole. Non è stata osservata nessuna innervazione specifica: ciò è in accordo con quanto descritto da WIGGLESWORTH (1952) per le ghiandole toraciche di *Rodnius*.

Nelle larve dei fuchi la posizione anatomica delle ghiandole protoraciche è identica a quella delle larve di operaia. Unica differenza le dimensioni minori delle cellule e dei nuclei. Nelle larve mature i diametri massimi sono di 20-15  $\mu$  (i nuclei 12-10  $\mu$ ). Bisogna notare che nei fuchi oltre ad aversi minori dimensioni delle cellule protoraciche, si ha un maggior volume complessivo di tutta la larva.

*Le ghiandole protoraciche nelle larve regine.*

Nelle larve di regina lo sviluppo delle ghiandole protoraciche è notevolmente diverso. E ciò a partire dall'epoca in cui la larva è nutrita esclusivamente ed abbondantemente con pappa reale. Per ottenere larve di regina ho infatti orfanizzato diverse famiglie di api col metodo recentemente descritto da REALI (1955). Ho constatato che le larve poste in celle reali di recente costruzione si erano già completamente differenziate dalle altre larve di celle comuni a sole 12 ore dall'inizio della nuova nutrizione a base di gelatina reale. Nelle larve nutrite solo con pappa reale si ha aumento notevolissimo del volume dell'intestino medio che viene ad occupare parte del protorace. Le cellule delle ghiandole protoraciche aumentano anch'esse di volume e riempiono così interamente, nelle giovani larve, l'emocele libero da cellule adipose nella metà anteriore del protorace. Le ghiandole dei due lati, costrette in uno spazio limitato, si uniscono sulla linea mediana, formando ventralmente all'esofago ed al cardias un voluminoso ammasso stratificato. Durante tutti gli stadi larvali delle regine le ghiandole protoraciche restano sempre a contatto fra di loro ventralmente al cardias. In qualche individuo tuttavia la divisione fra ghiandola protoracica destra e sinistra è chiarissima anche in tale posizione oltre che nel resto del protorace.

Istologicamente il differenziarsi delle ghiandole protoraciche nelle larve di regine consiste essenzialmente nell'aumento di volume delle cellule e nella presenza di una più intensa vacuolizzazione. A differenza delle operaie nelle larve di regine i vacuoli nel citoplasma delle cellule sono numerosissimi ed assai evidenti, soprattutto durante le fasi che precedono la muta.

In questo periodo i nuclei sono eccentrici ed i vacuoli si river-

sano nell'emocele specialmente attraverso la superficie della cellula opposta al nucleo. Particolarmente vistosa è l'abbondanza di vacuoli all'inizio della metamorfosi e ciò parallelamente all'enorme aumento di volume delle cellule (Tav. fig. 3). LUKOSCHUS afferma che nelle larve di regine all'inizio della metamorfosi si sviluppa in ogni cellula un « sistema efferente » (1) formato da una vescicola terminale con un condotto efferente. Nei nostri preparati non è stato possibile evidenziare queste strutture, che del resto, come afferma LUKOSCHUS, scompaiono appena la secrezione si è riversata nel corpo. Poco prima della ninfosi le cellule raggiungono dimensioni assai rilevanti: le misure massime e minime sono di 40-28  $\mu$  (i nuclei 25-16  $\mu$ ).

\*\*\*

Durante il periodo pupale si ha l'allungarsi dei segmenti toracici e dell'esofago. La porzione principale delle ghiandole protoraciche si sposta all'indietro sino nel mesotorace ed in parte nel metatorace. Dopo l'inizio della ninfosi nelle larve di tutte e tre le caste diminuisce il volume tanto dei nuclei che del citoplasma e scompare ogni vacuolizzazione. Si assiste quindi al degenerare delle cellule: i nuclei si fanno lobulati ed il citoplasma perde l'affinità per i colori nucleari (Tav. fig. 4). In seguito si rompe la membrana nucleare e numerosi amebociti invadono le cellule, di cui restano per qualche tempo solo tracce di sostanze intensamente colorabili con l'ematosilina.

Per tutte e tre le caste la scomparsa delle ghiandole protoraciche avviene circa a metà periodo pupale, quando cioè nella pupa si è ormai formata la vescicola cefalica e completamente delimitata la regione del collo. Bisogna notare che le ramificazioni laterali conservano fino all'ultimo i propri rapporti con l'apodema del solco fra capo e torace, che durante la ninfosi viene a trovarsi nella regione posteriore del collo.

La scomparsa delle ghiandole protoraciche è più rapida nelle pupe di regina che nelle operaie, ma ciò è evidentemente in rapporto alla brevità del periodo ninfale.

(1) Traduco in tal modo il termine *Ausführungssystem*.

## POLISTES GALLICUS L.

In rapporto alla diversa distribuzione anatomica delle strutture larvali, nelle operaie di *Polistes* le ghiandole protoraciche (Fig. 2) sono diversamente orientate che in *Apis*.

L'apparato boccale della larva di *Polistes* è assai più sviluppato ed il capo è ortognato invece che prognato; il solco retrocefalico è assai vicino agli stigmi protoracici. L'ammasso principale delle ghiandole protoraciche in *Polistes* si trova ventromedialmente agli stigmi protoracici. È formato da un raggruppamento assai allungato di cellule diretto ventralmente. Alla sua estremità ventrale un largo numero delle sue cellule si unisce per mezzo all'epidermide ventro-laterale, in corrispondenza del solco retrocefalico. Le ghiandole contraggono rapporti anche con un fascio muscolare teso fra l'epidermide laterale e la muscolatura dell'esofago.

Da questi due gruppi simmetrici di cellule parte un breve prolungamento laterale ed uno, assai più sviluppato, è diretto dorsalmente e decorre ad arco verso l'aorta, medialmente ai lobi adiposi. In avanti le ghiandole continuano con alcune catene di cellule, ciascuna delle quali può prendere lo spessore di 2-3 cellule affiancate. Le catene si anastomizzano fra loro e si addossano frequentemente ai tronchi tracheali che in questa regione retrocerebrale decorrono lateralmente ai *corpora allata*, ed ai *corpora cardiaca*. Poco anteriormente alle ghiandole retrocerebrali si stacca una lunga diramazione dorsale diretta entro il corpo adiposo ed alcune brevi diramazioni ventrali. In seguito la catena di cellule ha un piccolo ingrossamento, poi si dirige ventralmente ove termina fermandosi all'epidermide in corrispondenza del solco ventrolaterale tra le mandibole e le mascelle. Oltre che con grosse trachee le ghiandole contraggono rapporti anche con numerose tracheole; spesso sono circondate da numerosi amebociti.

Nella larva di *Polistes* le cellule delle ghiandole protoraciche (Tav. fig. 5) sono strettamente addossate le une alle altre in modo che il loro contorno è poliedrico soprattutto in corrispondenza delle anastomosi. Ove le cellule sono disposte a catena, la forma è assai allungata, le cellule sono povere di citoplasma ed i nuclei sono assai grandi. Il citoplasma si colora intensamente con l'ematosilina e pre-

senta, specialmente prima della metamorfosi, una fine vacuolizzazione. Nella larva matura le cellule hanno dimensioni massime e minime in media di 16-8  $\mu$  ed i nuclei di 12-5  $\mu$ .

## HOPLOCAMPA BREVIS Klug.

In questa specie le ghiandole protoraciche, pur essendo distribuite anch'esse simmetricamente nel protorace, hanno una posizione anatomica del tutto diversa da quella descritta per *Apis* e *Polistes*. Esse hanno rapporti assai stretti col sistema tracheale essendo disposte esclusivamente lungo alcune trachee (Fig. 3).

Le cellule ghiandolari iniziano in corrispondenza degli stigmi protoracici. Medialmente agli stigmi in corrispondenza del punto di incontro dei vari tronchi tracheali si trovano distribuite delle catene di cellule. Da esse si staccano alcune brevi ramificazioni dirette dorsalmente al tronco stigmatico e qualche altra ventralmente. Le catene cellulari successivamente continuano anteriormente allo stigma protoracico restando sempre appoggiate a due trachee, una dorsale ed una ventrale, dirette verso il capo. Sono sempre distribuite lungo i lati mediale, dorsale e ventrale dei tronchi tracheali mentre mancano lateralmente.

Le ghiandole sono aderenti all'ectotrachea ma in qualche punto se ne distaccano per una breve ramificazione (Tav. fig. 6). Per lo più le cellule sono disposte su un solo strato, a volte vi sono ingrossamenti formati da gruppi di 6-8 cellule. Ove gli ingrossamenti si corrispondono, ventralmente alla trachea dorsale e dorsalmente alla trachea ventrale, le cellule appoggiate ai due tronchi tracheali giungono a toccarsi. Le ghiandole anteriormente seguono sempre le due trachee e terminano nel capo poco addietro alle ghiandole retrocerebrali. Negli stadi studiati non è stato mai osservato alcun collegamento delle ghiandole con l'epidermide.

Citologicamente le cellule hanno molta affinità con quelle di *Polistes*: sono anch'esse poliedriche allungate, con scarso citoplasma cromofilo e grossi nuclei. Una differenza consiste nelle minori dimensioni che raggiungono nella larva matura: esse, massime e minime, in media sono 12-6  $\mu$  (i nuclei 8-5  $\mu$ ).

ARGE PAGANA Panz.

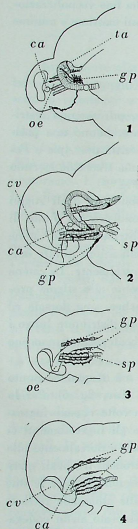
In quest'altro *Symphita*, le ghiandole protoraciche hanno una morfologia che si avvicina assai a quella di *Hoplocampa brevis*. Esse stabiliscono anche in questa specie una stretta associazione con le trachee protoraciche (Fig. 4).

In rapporto con lo stigma protoracico le ghiandole sono addossate all'ectotrachea ove le trachee si diramano dal tronco stigmatico e alcune cellule si distribuiscono attorno al tronco stigmatico stesso.

Le ghiandole non continuano posteriormente agli stigmi. Anteriormente invece si continuano aderenti ai tronchi tracheali. Le trachee, due per lato, entrando nella regione retrocerebrale passano aderenti alla superficie interna del solco intersegmentale tra capo e protorace e più avanti si ramificano. E' appunto in corrispondenza del solco retrocerebrale che terminano anteriormente le ghiandole toraciche, le cui ultime cellule anteriori sono unite all'epidermide. Esiste quindi in *Arge* quel rapporto con l'epidermide già trovato in *Apis* e *Polistes*, che mancava in *Hoplocampa*.

Una differenza rispetto ad *Hoplocampa* sta anche nel fatto che in *Arge* le ghiandole protoraciche non si staccano mai dalle trachee.

Le cellule ghiandolari sono assai aderenti all'ectotrachea; esse sono appiattite ed appoggiate ad incavi delimitati appunto dall'ectotrachea che le avvolge per metà (Tav. fig. 7). Le cellule hanno le caratteristiche citologiche che già abbiamo incontrato nelle altre specie studiate; grossi nuclei a volte allungati, a volte tondeggianti,



Schema delle ghiandole protoraciche: 1. *Apis mellifica* L., 2. *Polistes gallicus* L., 3. *Hoplocampa brevis* Klug., 4. *Arge pagana* Panz.; ca, corpus allatum; ce, cerebrum; gp, ghiandola protoracica; oe, esofago; sp., stigma protoracico; ta, commessura tracheale anteriore.

con poco citoplasma attorno al nucleo. Nella larva matura le cellule misurano in media 14-12  $\mu$ , in qualche caso nelle cellule allungate la dimensione massima arriva a 20  $\mu$ .

CONCLUSIONI

In base ai dati descritti si può affermare la presenza negli Imenotteri sia *Apocrita* che *Symphita* di ghiandole protoraciche, che si potrebbero considerare omologhe a quelle di altri Pterigoti.

Le osservazioni compiute sugli ultimi stadi embrionali di *Apis* dimostrano l'origine ectodermica delle ghiandole protoraciche, dall'epitelio laterale dell'ultimo segmento cefalico. Ciò è in accordo con i dati riferiti da TOYAMA (1902) per *Bombyx mori* e da WELLS (1954) per gli Emitteri Eterotteri. Anche in *Apis*, quindi, come negli Emitteri e nei Lepidotteri, le ghiandole protoraciche, se non arretrassero nel protorace durante i primi stadi larvali, occuperebbero la stessa posizione delle ghiandole ventrali cefaliche descritte in altri Pterigoti.

In *Apis* anche durante tutto lo sviluppo postembrionale, le ghiandole restano in contatto con l'epidermide laterale in corrispondenza del solco retrocefalico, da cui hanno avuto origine, per mezzo di quella catena di cellule che abbiamo chiamata ramo laterale. Un analogo fatto è stato osservato per le ghiandole protoraciche di *Polistes*, in cui pure esiste una larga inserzione con l'epidermide retrocefalica, e di *Arge*, ove i contatti sono meno larghi in rapporto alla diversa distribuzione delle ghiandole. Altra caratteristica comune alle ghiandole protoraciche delle specie studiate è l'affinità citologica: le cellule hanno sempre grandi nuclei avvolti da uno scarso citoplasma intensamente colorabile con l'ematosilina.

Anatomicamente le ghiandole assumono però una diversa distribuzione. In *Apis* esse sono relativamente indipendenti e poste a catene nell'emocele e nel corpo adiposo. Nella larva di *Polistes* hanno qualche rapporto più frequente con le trachee protoraciche che non in *Apis*: tuttavia sono sempre per la maggior parte liberamente distribuite nella cavità del corpo. In *Hoplocampa* si osserva invece lo stabilirsi di una stretta associazione fra ghiandole protoraciche e trachee che in *Arge* è ancor più accentuata.

Dagli Imenotteri *Apocrita* ai *Symphita* si verificherebbe quindi progressivamente il passaggio da una condizione di parziale indipendenza delle ghiandole protoraciche sino alla loro completa unione col sistema tracheale, che verrebbe adattato anche a sistema meccanico di sostegno. Una somiglianza con le ghiandole protoraciche dei Lepidotteri si ritrova più facilmente negli Imenotteri Vespidi ed Apiidi che non negli Imenotteri Tentredinini.

Per LUKOSCHUS (1952) il differenziarsi delle ghiandole protoraciche in *Apis* tra regine ed operaie inizia alla fine del quarto stadio larvale, con il formarsi nelle cellule ghiandolari delle regine di un « sistema efferente ». Invece secondo le mie osservazioni già nel secondo stadio larvale le cellule ghiandolari protoraciche delle larve di regine possono essere nettamente differenziate da quelle delle operaie, soprattutto per le loro maggiori dimensioni ed anche per la più ricca ed abbondante vacuolizzazione. Il comparire di un « sistema efferente », per altro rapidamente transitorio, non sarebbe altro che un fenomeno connesso con l'intensità della secrezione, proprio nel periodo che precede la ninfosi. Le maggiori dimensioni delle ghiandole protoraciche nelle regine si collegherebbero ad una loro maggior attività. Già nel mio precedente studio (1955) avevo posto in rilievo il rapporto inverso che esiste fra dimensioni delle cellule ghiandolari protoraciche e durata della metamorfosi. Le dimensioni delle cellule protoraciche sono: regine, 28-40 micron; operaie, 18-25 micron; maschi 15-20 micron, e la rispettiva durata del periodo ninfale 4, 8 e 9 giorni.

#### RIASSUNTO

- 1 - Nel protorace delle larve di quattro Imenotteri studiati (*Apis mellifica* L., *Polistes gallicus* L., *Hoplocampa brevis* Klug., *Arge pagana* Panz.) esistono ghiandole protoraciche omologhe alle ghiandole protoraciche della muta e della metamorfosi dei Lepidotteri.
- 2 - In *Apis* le ghiandole protoraciche hanno origine durante lo sviluppo embrionale dall'ectoderma laterale dell'ultimo segmento cefalico e poi restano collegate con esso per mezzo di una ramificazione.
- 3 - Anche in *Polistes* ed in *Arge* le ghiandole restano in rapporto con l'epidermide laterale del solco retrocefalico.
- 4 - In *Apis* le ghiandole sono formate da cellule ellissoidali con grosso nucleo disposte a catena nel protorace. Dalle due masse principali poste ai lati del cardias partono due ramificazioni principali simme-

triche: una anteriore e una laterale; una terza ramificazione, più corta, è dorsale.

- 5 - In *Polistes* le ghiandole hanno cellule poliedriche o allungate con grandi nuclei, ma più unite e con rapporti più frequenti con le trachee.
- 6 - In *Hoplocampa* e *Arge* le ghiandole, formate da cellule simili a quelle della specie precedente, sono disposte lungo le trachee protoraciche. Esse presentano qualche breve ramificazione in *Hoplocampa* e sono completamente aderenti alle trachee in *Arge*.
- 7 - In *Apis* le cellule delle ghiandole protoraciche raggiungono le maggiori dimensioni nelle larve di regine, nelle larve di operaie sono più piccole e più piccole ancora nei maschi. Ciò è in rapporto inverso alla durata della metamorfosi.

#### SUMMARY

- 1 - Prothoracic glands were found in the prothorax of four Hymenoptera (*Apis mellifica* L., *Polistes gallicus* L., *Hoplocampa brevis* Klug. and *Arge pagana* Panz.) that are homologous to such prothoracic glands of moulting and metamorphosis as are found in the Lepidoptera.
- 2 - In *Apis* the said glands are originated in the last stage of embryonic development from the lateral ectoderm of the posterior cephalic segment, to which they are thereafter connected through a ramification.
- 3 - In *Polistes* and *Arge*, too, a connection is preserved between these glands and the lateral epidermis of the retrocephalic furrow.
- 4 - In *Apis* the glands are made up of ellipsoidal cells with large nuclei, arranged chain-like within the prothorax. Two main symmetrical ramifications, one frontal and one lateral, as well as a dorsal shorter one, branch off from the two main masses located at the sides of the cardias.
- 5 - In *Polistes* the glands have polyhedral or elongated cells with large nuclei, though they are more closely connected to the tracheae, with which they have more frequent relations.
- 6 - In *Hoplocampa* and *Arge* the glands are made up of cells that are quite similar those of the previously-discussed species, and are arranged along their prothoracic tracheae. In *Hoplocampa*, they exhibit few, short ramifications whereas in *Arge* they adhere thoroughly to the tracheae.
- 7 - In *Apis*, the largest prothoracic gland cells are found in the female larvae, whereas those of the worker larvae are smaller, and smaller still those of the males, an inverted relation existing between the size of these cells and the duration of the metamorphosis; i. e. the larger the cells, the shorter the metamorphosis.

#### RESUMÉ

- 1 - Dans le prothorax des larves de quatre Hyménoptères étudiés (*Apis mellifica* L., *Polistes gallicus* L., *Hoplocampa brevis* Klug. et *Arge pagana* Panz.) on repère des glandes prothoraciques homologues aux glandes prothoraciques de la mue et de la métamorphose des Lépidoptères.
- 2 - Les glandes prothoraciques de l'abeille ont leur origine dans le dernier étage du développement embryonnaire, sortant de l'ectoderme latéral du segment céphalique postérieur, auquel elles restent attachées par la suite moyennant une ramification.

3. Aussi chez *Polistes* et *Arges* ces glandes restent en rapport avec l'épiderme latéral du sillon retro-cérébral.
4. Chez *Apis* les glandes sont formées par des cellules ellipsoïdales, rangées en chaîne dans le prothorax et pourvues d'un gros noyau. Des deux masses principales placées aux côtés du cardia se ramifient deux branches principales symétriques, l'une antérieure et l'autre latérale, ainsi qu'une troisième, dorsale et plus courte.
5. Chez *Polistes* les glandes ont des cellules polyédriques ou allongées avec des grands noyaux, mais plus unies et avec des liaisons plus fréquentes avec les trachées.
6. Chez *Hoplocampa* et *Arges* ces glandes, constituées par des cellules semblables à celles de l'espèce précédente, sont rangées le long des trachées prothoraciques. Elles présentent quelques courtes ramifications chez *Hoplocampa*, tandis que chez *Arges* elles sont complètement adhérentes aux trachées.
7. Dans les larves des reines des abeilles les cellules des glandes prothoraciques atteignent les dimensions les plus grandes, tandis qu'elles sont plus petites dans les larves des ouvrières, et encore plus petites dans celles des faux bourdons, leur grandeur étant en raison inverse à la durée de la métamorphose.

## BIBLIOGRAFIA

- ARY L. e GARE M. (1953) - Données histophysiologiques sur la neurosecretion chez les Palcotères (Ephéméroptères et Odonata). - *Z. Zellforsch.*, 38: 591-610.
- ARY L. e GARE M. (1953) - Particularités histophysiologiques des glandes endocrines céphaliques chez *Tenebrio molitor* L. - *C. R. Acad. Sci.*, 237: 844-6.
- BODENSTEIN D. (1953) - Studies on the humoral mechanism in growth and metamorphosis of the cockroach *Periplaneta americana*, II'. The function of the prothoracic gland and the corpus cardiacum. - *J. Exp. Zool.*, 123: 413-33.
- BODENSTEIN D. (1953) - The rôle of hormones in moulting and metamorphosis. - *Insect Physiology*, (K. D. Roeder ed.), New York, pp. 879-931.
- CAZAL P. (1948) - Les glandes endocrines rétro-cérébrales des insectes (étude morphologique). - *Bull. Biol. Suppl.*, 32: 1-227.
- DEROUX-STRELLA D. (1948) - Recherches expérimentales sur le rôle des "glandes ventrales" dans la mue et la métamorphose chez *Aeschna cyanea* Mull. (Odonata). - *C. R. Acad. Sci., Paris*, 227: 1277-8.
- FORMIGONI A. (1955) - Neurosecretion et organes endocrines chez *Apis mellifica* L. - *Annales des Sciences Naturelles, Paris*, (Allé stampe).
- FUKUEA S. (1940) - Induction of pupation in silkworm by transplanting the prothoracic gland. - *Proc. Imp. Acad. Japan*, 16: 414-6.
- FUKUEA S. (1940) - Hormonal control of moulting and pupation in the silk-worm. - *Proc. Imp. Acad. Japan*, 16: 417-20.
- JUNIS B. M. (1953) - Activity of the incretory centres of *Lucastana pardalina* during embryogenesis: function of the prothoracic glands. - *Nature*, 172: 551.
- KAISER P. (1949) - Histologische Untersuchungen über die C. allata und Prothoraxdrüsen der Lepidopteren in bezug auf ihre Funktion. *Roux Arch.*, 144: 99-131.
- LEE H. (1948) - A comparative morphological study of the prothoracic glandular brands of some Lepidopterous larvae with special reference to their innervation. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 41: 200-5.
- L'HELIAS C. (1951) - Expériences de ligatures chez la larve d'*Apis mellifica*. - *Bull. Soc. Biol.*, 140: 223.
- L'HELIAS C. (1952) - Étude de la glande prothoracique chez la larve d'*Apis mellifica* L. (Hyménoptère). - *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 77: 191-5.
- LUKOSCHUS F. (1952) - Ueber die Prothoraxdrüse der Honigbiene (*Apis mellifica* L.). - *Naturwiss.*, 39: 116.
- LYONEY P. (1762). - Traité anatomique de la chenille qui ronge le bois de saule. - *La Haye*.
- PFLUGELDER O. (1947). - Ueber die Ventraldrüsen und einige andere inkretorische Organe des Insektenkopfes. - *Biol. Zbl.*, 67: 223-41.
- PFLUGELDER O. (1952). - Entwicklungsphysiologie der Insekten. - *Leipzig*, pp. 1-332.
- POISSONNÉ B. (1953). - Recherches expérimentales sur le déterminisme de la métamorphose de *Calliphora erythrocephala* Meig. *Arch. Zool. exp. gén.*, 89: 203-364.
- RAHM U. H. (1952) - Die innersekretorische Steuerung der postembryonalen Entwicklung von *Sialis laticornis* L. (Megaloptera). - *Rev. suisse Zool.*, 59: 173-237.
- REALI G. (1955) - Un semplice e pratico metodo per stimolare la produzione di pappa reale nelle Api. - *Boll. Zool. Agr. e Bactic., Univ. Milano*, 21: 35-8.
- SCHALLER F. (1951) - Realisation des caracteres de caste au cours de développements perturbés chez l'abeille (*Apis mellifica* L.). - *C. R. Soc. Biol., Paris*, 145: 1351-4.
- SCHALLER F. (1952) - Effets d'une ligature postcéphalique sur le développement de larves âgées d'*Apis mellifica* L. - *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 77: 195-204.
- SCHARRER B. (1948) - The prothoracic gland of *Leucopha maderae* (Orthoptera). - *Biol. Bull., Woods Hole*, 95: 186-98.
- SCHMEINER R. G. (1942) - The control of metamorphosis in Hymenoptera. - *Anat. Rec.*, 84: 14.
- SCHALLER F. (1951) - La glande prothoracique des gryllides. - *Arch. Zool. exp. gén.*, 88: 61-72.
- THOMSEN E. (1942) - An experimental and anatomical study of the corpus allatum in the blow-fly *Calliphora erythrocephala* Meig. - *Vidensk. Medd. dansk. naturh. Foren. Kbh.*, 106: 219-405.
- TOYAMA K. (1902) - Contributions to the study of silkworms. I'. On the embryology of the silkworm. - *Bull. Coll. Agric. Japan*, 5: 73-117.
- VERSON E. e BISSON E. (1891) - Cellule glandulari ipostigmatiche nel *Bombyx mori*. - *Bull. Soc. Ent. Ital.*, 23: 3-30.
- VOGT M. (1943) - Zur Produktion und Bedeutung metamorphosefördernder Hormone während der Larvenentwicklung von *Drosophila*. - *Biol. Zbl.*, 63: 395-446.
- WELLS M. J. (1954) - The thoracic glands of Hemiptera Heteroptera. - *Quart. J. Micr. Sci.*, 95.
- WIGGLESWORTH V. B. (1952) - The thoracic gland in *Rhodnius prolixus* (Hemiptera) and its role in moulting. - *J. Exp. Biol.*, 29: 561-70.
- WIGGLESWORTH V. B. (1954) - The physiology of insect metamorphosis. - *Cambr. Univ. Press*, pp. 1-152.
- WILLIAMS C. M. (1948) Physiology of insect diapause. II'. Interaction between the pupal brain and prothoracic glands in the metamorphosis of the giant silkworm, *Platysamia cecropia*. - *Biol. Bull., Woods Hole*, 93: 89-98.
- WILLIAMS C. M. (1948) Physiology of insect diapause. III'. - The prothoracic glands in the *Cecropia* silkworm, with special reference to their significance in embryonic and postembryonic development. - *Biol. Bull., Woods Hole*, 94: 60-5.



SPIEGAZIONE DELLA TAVOLA

- 1 - Sezione trasversale di larva di ape operaia di secondo stadio condotta all'altezza del cardiac, Carnoy, Ematossilina Carazzi-Eosina (60 x).
- 2 - Sezione trasversale di larva di ape regina dell'ultimo stadio a livello del cardiac. Bouin, Ematossilina Carazzi-Eosina (85 x).
- 3 - Cellule di ghiandola protoracica di larva matura di ape regina entro cui è visibile l'abbondante vacuolizzazione. Bouin, Carazzi-Eosina (400 x).
- 4 - Cellule di ghiandola protoracica in disfacimento in una ninfa di ape regina. Carnoy, Carazzi-Eosina (420 x).
- 5 - Catena di cellule di ghiandola protoracica di larva di operaia di *Polistes gallicus* L. Carnoy, Carazzi-Eosina (210 x).
- 6 - Ghiandola protoracica appoggiata alle trachee di larva matura di *Haplocampa brevis* Klug. Bouin, Carazzi-Eosina (345 x).
- 7 - Cellule di ghiandola protoracica aderenti ad una trachea di *Arge pagana* Panz. Carnoy, Carazzi-Eosina. (250 x).

*g. p.*: ghiandola protoracica; *g. s.*: ghiandola salivare;  
*l. a.*: lobo adiposo; *m.*: muscolo; *t.*: trachea;  
*t. a.*: commessura tracheale anteriore.

