ATTI ACCADEMIA NAZIONALE DEI LINCEI

CLASSE SCIENZE FISICHE MATEMATICHE NATURALI

RENDICONTI

GIULIO LANZAVECCHIA, LUISANNA VILLA

Studio morfologico ultrastrutturale dei muscoli del torace degli Ortotteri Acrida sp. e Pamphagus sp.

Atti della Accademia Nazionale dei Lincei. Classe di Scienze Fisiche, Matematiche e Naturali. Rendiconti, Serie 8, Vol. **42** (1967), n.5, p. 711–719. Accademia Nazionale dei Lincei

<http://www.bdim.eu/item?id=RLINA_1967_8_42_5_711_0>

L'utilizzo e la stampa di questo documento digitale è consentito liberamente per motivi di ricerca e studio. Non è consentito l'utilizzo dello stesso per motivi commerciali. Tutte le copie di questo documento devono riportare questo avvertimento.

Articolo digitalizzato nel quadro del programma bdim (Biblioteca Digitale Italiana di Matematica) SIMAI & UMI http://www.bdim.eu/

Atti della Accademia Nazionale dei Lincei. Classe di Scienze Fisiche, Matematiche e Naturali. Rendiconti, Accademia Nazionale dei Lincei, 1967.

Zoologia. — Studio morfologico ultrastrutturale dei muscoli del torace degli Ortotteri Acrida sp. e Pamphagus sp.^(*). Nota di Giulio LANZAVECCHIA E LUISANNA VILLA ^(**), presentata ^(***) dal Corrisp. S. RANZI.

SUMMARY. — The thoracic muscles of Orthoptera Acrida sp. and Pamphagus sp. were examined by electron microscopy. The muscle fibres of Acrida are divided into thin myofibrils, and contain a great deal of mitochondria. The primary filaments have a diameter of 120 Å and the primary/secondary filament ratio is 1:3. In Pamphagus the myofibrils are irregularly shaped, and mitochondria are very few. The primary filaments have a diameter of 180–200 Å, and the primary/secondary filament ratio is 1:6. The morphological features of the sarcoplasmic reticulum and T system, as well as the tracheoles distribution, are also described.

I muscoli degli Artropodi, rispetto alla disposizione reciproca dei miofilamenti primari e secondari, possono essere distinti in due categorie che non sembrano correlate, almeno allo stato attuale delle conoscenze, alla presenza di altri caratteri quali la disposizione del reticolo sarcoplasmatico, lo sviluppo del sistema T, la morfologia del condrioma, o la suddivisione in miofibrille. Nella prima categoria includiamo quei muscoli nei quali in sezioni trasversali della banda A, ove cioè sono visibili i due tipi di miofilamenti, si osserva un sistema a doppio esagono, con ciascun filamento primario circondato da una corona di sei filamenti secondari, i quali sono regolarmente disposti in modo da trovarsi al centro del segmento di retta che unisce due filamenti primari. Il rapporto tra i due tipi di miofilamenti è uguale a 3, ed è quindi superiore a quello che si trova nei Vertebrati (Huxley, 1957) e nell'anfiosso (Peachey, 1961), ove è uguale a 2, in quanto ogni filamento secondario è posto al centro di un triangolo i cui vertici sono rappresentati da tre filamenti primari. Muscoli del tipo ora descritto si trovano in molti Insetti, appartenenti agli ordini dei Ditteri (Hodge, 1956; Shafiq, 1962; Smith, 1963; Auber e Couteaux, 1963). Odonati (Smith, 1961 b; 1966 a), Coleotteri (Smith, 1961 a), Emitteri omotteri (Smith, 1965). Nella seconda categoria di muscoli presenti negli Artropodi, poniamo quelli che, sempre in sezioni trasversali a livello della banda A, presentano un alto numero di filamenti secondari, in modo che il rapporto tra essi e quelli primari è prossimo a 6. Ogni miofilamento primario appare circondato da una corona di circa 12 filamenti secondari, ed ogni corona è in parte comune a più filamenti primari. In questo tipo la disposizione dei filamenti primari può ancora essere rigorosamente esagonale, ma può anche essere più o meno

^(*) Lavoro eseguito nell'Istituto di Zoologia dell'Università di Milano (Sezione di microscopia elettronica « Fondazione C. Erba »). Gruppo di ricerca per l'Embriologia del C.N.R.

^(**) Indirizzo permanente: Istituto di Zoologia, Università di Palermo.

^(***) Nella seduta del 13 maggio 1967.

irregolare. Negli Insetti sono stati osservati in taluni Ortotteri (Hagopian, 1965; Smith, 1966 b), nell'Emittero eterottero Rhodnius (Toselli, 1965), e nelle zampe di un dittero, secondo un'indicazione di J. Auber non pubblicata, e riferita da Bouligand (1964). Restando nel tipo degli Artropodi, sono stati anche descritti in Limulus (De Villafranca e Philpott, 1965), negli scorpioni Buthus occitanus ed Euscorpius carpathicus (Auber M., 1963), e nei Crostacei Orconectes virilis (Swan, 1963), Procambarus sp. (Brandt e coll., 1965) e Cypridopsis vidua (Fahrenbach, 1964). Un alto numero di filamenti secondari attorno a quelli primari è infine una caratteristica dei muscoli di molti animali come le planarie (MacRae, 1963; Morita, 1965), i Nematodi (Auber-Thomay, 1964; Rosembluth, 1965), Anellidi (Hama, 1960; Pucci e Afzelius, 1962; Rölich, 1962), Molluschi (Hanson e Lowy, 1957, 1961), Echinodermi (Kawaguti e Ikemoto, 1965; Lanzavecchia, in corso di stampa).

E probabile che la disposizione reciproca dei miofilamenti nella muscolatura possa avere un significato filogenetico, anche se non è certo possibile escludere che sia semplicemente una condizione secondaria, in rapporto a particolari necessità funzionali. Per tale motivo sono state intraprese delle ricerche di carattere sia morfologico che biochimico, allo scopo di tentare di risolvere questo problema. La presente nota descrive l'aspetto morfologico ultrastrutturale dei muscolii toracici di due Ortotteri, uno di essi buon volatore (Acrida sp.) e l'altro ad ali rudimentali e non funzionanti (Pamphagus sp.).

MATERIALI E METODI.

In questa ricerca sono stati studiati muscoli toracici di *Acrida* sp. e *Pamphagus* sp.; inoltre sono stati anche osservati i muscoli femorali di *Phamphagus*. I muscoli sono stati prefissati con aldeide glutarica 3% in tampone fosfati pH 7,2, per due ore, direttamente sull'animale, in condizioni tali da mantenere inalterate le inserzioni sull'esoscheletro di chitina. Per tale motivo parte dell'esoscheletro stesso è stata asportata, ed il fissatore è stato iniettato nel corpo e cambiato varie volte. Ad onta di tale precauzione è tuttavia evidente che i muscoli non sono in stato di completa distensione. Dopo un breve lavaggio con soluzione fisiologica, i muscoli, ancora attaccati all'esoscheletro, sono stati fissati con acido osmico 1%, in tampone fosfati pH 7,2, per un'ora, e sono stati quindi disidratati ed inclusi in vestopal W. I singoli fasci muscolari sono stati isolati durante la disidratazione. Le sezioni sono state ottenute con l'Ultrotome LKB, e dopo doppia colorazione con acetato di uranile e con citrato di piombo (Reynolds, 1963), sono state osservate con il microscopio elettronico Hitachi HS-7.

OSSERVAZIONI.

Acrida. – In sezione trasversale ciascuna fibra muscolare appare chiaramente divisa in piccole miofibrille poligonali, disposte secondo un disegno abbastanza regolare, e separate le une dalle altre mediante un reticolo sarcoplasmatico molto sviluppato. Tra le miofibrille vi sono numerosi mitocondri a contorno circolare, distribuiti con una certa regolarità, in modo che attorno a ciascuno di essi le miofibrille formano una corona di 4–5 elementi (fig. 1). Le miofibrille hanno un diametro abbastanza regolare di 1–1,5 μ , e sono a contatto le une delle altre, senza interposizione di citoplasma, costituendo quel sistema che viene indicato da Pringle (1965) come close-packed, e che è abbastanza tipico dei muscoli alari che rispondono sincronicamente alla stimolazione del nervo motore. I muscoli asincroni invece, propri degli Imenotteri, Emitteri (ad eccezione dei Cicadidi), Efemerotteri, (Tisanotteri, Coleotteri e Ditteri), hanno una disposizione così detta fibrillare (Pringle, 1965). A livello della banda A, sempre in sezione trasversale, i miofilamenti primari e secondari sono chiaramente distribuiti in un sistema a doppio esagono, ed in rapporto numerico di 1:3. Essi cioè appartengono chiaramente alla prima categoria sopra definita. I filamenti secondari hanno un diametro di circa 70-80 Å, che è del resto comune a quello di quasi tutti i muscoli, mentre quelli primari hanno un diametro di circa 120 Å, e sono internamente trasparenti agli elettroni, per cui appaiono come dei piccoli cerchi se vengono sezionati trasversalmente (fig. 2). Tale caratteristica è comune in molti Artropodi, ed è stata anche recentemente messa in evidenza nei muscoli striati della Sagitta (Camatini e Lanzavecchia, 1966), la cui morfologia non è in definitiva molto diversa da quella ora descritta per l'Acrida, almeno per quanto riguarda la disposizione dei miofilamenti. Il reticolo sarcoplasmatico appare evidente soprattutto nelle sezioni trasversali; esso circonda in pratica, sia pure in modo talvolta discontinuo, le varie miofibrille, e forma un altissimo numero di diadi con i tubuli del sistema T, che si appaiano alle cisterne del reticolo (figg. 1, 2, 7). Le diadi sono visibili in tali condizioni praticamente attorno ad ogni miofibrilla, e spesso i tubuli del sistema T appaiono liberamente aperti verso l'esterno della fibra, mostrando chiaramente la loro natura di introflessioni della membrana cellulare (figg. 1, 2).

Nelle sezioni longitudinali le miofibrille appaiono variamente alternate con serie allineate di mitocondri (figg. 3, 4). I sarcomeri delle fibrille non sempre sono perfettamente allineati tra di loro, ed hanno una lunghezza di circa 4 μ (figg. 3, 4, 5). Come è già stato fatto notare, nel corso dell'allestimento dei preparati non si sono realizzate delle condizioni di perfetta distensione, e pertanto il sarcomero del tutto decontratto deve avere una lunghezza maggiore. In effetti la banda I nelle nostre immagini appare molto corta rispetto all'intera lunghezza del sarcomero. È tuttavia noto che la banda I nei muscoli alari degli insetti (soprattutto in quelli fibrillari) è particolarmente corta, in quanto tali muscoli agiscono in condizioni quasi isometriche, e solo la loro particolare condizione anatomica permette un forte movimento delle ali con una piccola variazione della loro lunghezza. In corrispondenza della stria Z e della banda H si nota sempre una grande quantità di granuli di glicogeno, mentre nelle restanti parti del sarcomero essi sono per lo più assenti (figg. 4, 5); se ne possono tuttavia trovare degli accumuli a lato dei mitocondri (fig. 3). Questi ultimi sono molto grandi, allungati, e disposti in colonne compatte che si alternano alle fibrille muscolari (figg. 3, 4). Il loro diametro è in genere di circa I μ , e la loro lunghezza, peraltro assai variabile, anche di 10 μ. Nei muscoli alari dell'Acrida i mitocondri occupano circa il 15 % del volume; tale valore, che in senso assoluto può sembrare molto elevato, è tuttavia piccolo se confrontato con quello dei muscoli del volo di Aeschna, dove i mitocondri raggiungono il

40 % del volume totale, ed ancor più in *Tenebrio*, ove si arriva al 70 %. Questi mitocondri sono caratterizzati da una forte quantità di creste, curiosamente disposte a formare delle strutture ondulate o arricciate, secondo un disegno che, più o meno accentuato si osserva nei sarcosomi di molti insetti (ad esempio in *Aeschna*; Smith, 1961). Del resto in quasi tutti i muscoli, ed in particolare in quelli cardiaci, è facile osservare mitocondri con disposizioni ordinate e caratteristiche delle creste, che sono inoltre molto vicine tra loro; è possibile che questi ordinamenti caratteristici abbiano un significato funzionale (Slautterbach, 1965). Strutture del genere sono state anche trovate nei mitocondri dell'ellissoide delle cellule fotorecettrici di *Tupaja*, e sono state anche in questo caso poste in relazione con un'attività particolarmente elevata (Samorajski e coll., 1966).

Attorno alle fibre muscolari si osservano frequentemente delle tipiche tracheole, il cui diametro può raggiungere 2 μ , mentre delle sottilissime tracheole interne, con diametro di appena 0,2 μ si trovano con una certa frequenza tra le miofibrille, orientate parallelamente alla direzione di queste (figg. 1, 2, 3, 6, 7). La presenza di un gran numero di trachee attorno alle fibre muscolari, insieme alla grande quantità di mitocondri, è una caratteristica dei muscoli alari degli Insetti buoni volatori; la tracheolazione interna è invece abbastanza tipica dei muscoli del volo di tipo fibrillare, ma secondo le osservazioni di Vogell e coll. (1959), si estende anche alle fibre tipo *close-packed* degli Ortotteri buoni volatori.

È abbastanza comune anche l'osservazione di giunzioni neuromuscolari, che sono costruite secondo un piano strutturale molto semplice. Appaiono come appendici citoplasmatiche di forma varia, in contatto stretto con le fibrille muscolari, e facilmente riconoscibili per la presenza di un grandissimo numero di tipiche vescicole sinattiche (fig. 7).

Pamphagus. - In tale animale, sebbene le ali siano ridotte a piccoli abbozzi praticamente immobili, i muscoli del torace sono tuttavia abbastanza sviluppati, e possono essere facilmente fissati ed isolati mediante dissezione. In sezione trasversale le fibre muscolari appaiono suddidivise in miofibrille, non sempre completamente distinte le une dalle altre mediante il reticolo sarcoplasmatico, disposte in maniera del tutto irregolare, e con dimensioni tra loro molto diverse. Ve ne sono infatti di piccole e pressapoco isodiametriche, mentre altre sono allungate e di grandi dimensioni, potendo raggiungere diametri fino a 5 µ (fig. 10). La loro disposizione è in definitiva uguale a quella descritta da Smith (1966 b) nei muscoli intersegmentali addominali di Periplaneta americana, e da Hagopian (1966) nei muscoli di Leucophaea maderae. Secondo Smith (1966 b) tale disposizione potrebbe essere considerata una forma di transizione tra quella a lamelle radiali e la close-packed; tuttavia in Pamphagus, contrariamente a quanto si osserva nei due Ortotteri blattoidei prima indicati, i nuclei sono sempre posti alla periferia. A livello della banda A ogni filamento primario è circondato da una corona di 10-12 filamenti secondari, ed il rapporto tra i due tipi di filamenti è prossimo a 6 (figg. 8, 9). È possibile escludere che un simile alto numero di filamenti secondari rispetto ai primari sia la conseguenza di una supercontrazione, cioè della formazione di un'ampia banda C_M con sovrapposizione parziale dei due sistemi opposti di filamenti di actina, così come è stato descritto in *Acanthocyclops viridis* (Bouligand, 1964). In tali condizioni infatti non è possibile osservare la banda H, che viene appunto sostituita dalla C_M . Al contrario, in sezioni lievemente oblique, è possibile vedere a lato di miofibrille con i due tipi di miofilamenti (banda A), altre con soli filamenti primari (banda H), ovvero solo filamenti secondari (banda I) (figg. 10, 11, 12).

È anche possibile osservare le varie fasi di transizione tra le diverse bande, e sempre, quando i due tipi di filamenti sono presenti, il loro rapporto si mantiene con un valore prossimo a 6. I miofilamenti primari hanno un diametro di circa 180–200 Å a livello della banda A; lievemente superiore nella banda H. Talvolta, ma non sempre, presentano al centro un'area più trasparente agli elettroni, ove tuttavia si possono osservare i profili di uno o più subfilamenti, che possono corrispondere alla coppia descritta da Baccetti (1965) in alcuni tipi di muscoli. Al limite con la banda I si assottigliano, e quindi scompaiono; non è però possibile stabilire se si interrompono realmente a tale livello, come avviene ad esempio con certezza nei muscoli della Sagitta (Camatini e Lanzavecchia, 1966), o se al contrario si continuano fino alla stria Z mediante il subfilamento S, secondo l'ipotesi di Garamvölgyi (1965).

Il reticolo sarcoplasmatico è molto sviluppato, e forma una corona quasi continua di vescicole o cisterne attorno alle miofibrille, mentre non sono molto frequenti, almeno in rapporto a quanto si osserva in Acrida i tubuli del sistema T, che formano delle tipiche diadi. Queste sono facilmente riconoscibili in quanto tra il tubulo del sistema T e la cisterna del reticolo che si giustappone ad esso per formare la diade, si intercala del materiale osmiofilo, ed anche il contenuto di quest'ultima appare più denso di quello delle vescicole circostanti. I tubuli del sistema T si aprono con frequenza sulla membrana esterna della fibra, e ciò appare evidente soprattutto in una ristretta banda attorno alla stria Z, ove il sarcolemma si introflette profondamente, formando della invaginazioni profonde 1 o 2 µ e larghe circa 700 Å; queste si restringono bruscamente, e si continuano con i tubuli del sistema T (fig. 10). A livello delle invaginazioni descritte, al disotto della membrana cellulare vi è un regolare addensamento di materiale amorfo di alta densità elettronica, spesso circa 300+400 Å. Osservazioni analoghe sono state fatte da Smith, Gupta e Smith (1966) nei muscoli delle vescicole seminali di Carausius morosus. I mitocondri sono presenti in quantità pressoché irrilevante, e sono anche molto piccoli: in realtà è difficile vederne nelle sezioni. Tale fatto è del resto naturale, trattandosi di muscoli di un animale pressoché attero, e quindi caratterizzati da una attività molto ridotta. Per lo stesso motivo probabilmente non sono mai state notate trachee, né all'esterno delle fibre, né internamente ad esse, tra le miofibrille.

L'analisi delle sezioni longitudinali non fornisce dettagli utili per la descrizione del muscolo. Le miofibrille sono molto vicine le une alle altre, e solo raramente sono scostate per la presenza di piccoli mitocondri. Il sarcomero, come risulta dalle sezioni osservate, ha una lunghezza di 5–6 μ ma certamente il muscolo non è stato mai fissato in completa distensione.

Sono anche stati controllati i muscoli femorali di *Pamphagus*, che presentano una struttura assolutamente identica a quella dei muscoli toracici, da cui differiscono solo per una maggiore quantità di mitocondri.

CONCLUSIONI.

Lo stato attuale di confusione e di incertezza che regna a proposito della muscolatura degli Artropodi, e degli Insetti in particolare e che dipende dal numero ristretto delle osservazioni finora eseguite, soprattuto in rapporto alle numerosissime varietà di forme che questo gruppo di animali possiede, non consente di trarre conclusioni di carattere generale. Secondo Smith (1966 a) la struttura del reticolo sarcoplasmatico, del sistema T, e le relazioni reciproche tra i due sistemi, sono molto simili negli Insetti e nei Vertebrati. E così pure nei primi non è possibile mettere in evidenza delle diverse disposizioni tra i due tipi di miofilamenti, nei muscoli sincroni ed asincroni. Curiosamente tutte le osservazioni che sono state finora condotte sugli Insetti, e che avevano dimostrato l'esistenza di un alto rapporto tra filamenti secondari e primari, si riferivano solo a muscoli non toracici (addominali in Periplaneta (Smith, 1966 b) e in Rhodnius (Toselli, 1965), femorali in Leucophaea (Hagopian, 1965), viscerali (parete dell'intestino medio) in larve di Ephestia küniella, della parete della spermateca in Periplaneta americana e della vescicole seminali in Carausius morosus (Smith, Gupta e Smith, 1966). Si può anche ricordare un'osservazione non pubblicata di J. Auber, riferita da Bouligand (1964), secondo cui nei Ditteri, ove i muscoli alari sono del I tipo, quelli delle zampe hanno un alto numero di filamenti secondari.

È possibile che, in accordo a quanto sostenuto da uno di noi (Lanzavecchia, 1965), i muscoli del secondo tipo siano filogeneticamente più antichi di quelli del I tipo, e cioè che nel corso dell'evoluzione si abbia una progressiva riduzione del numero dei filamenti di actina rispetto a quelli di miosina: ciò sembrerebbe confermato dalle osservazioni effettuate sulla muscolatura degli Artropodi più primitivi, come il Limulus, gli scorpioni e quelle sui Miriapodi (Camatini e Saità, in preparazione); in tutti questi animali i filamenti secondari formano infatti una corona di 10-12 elementi attorno a quelli primari. È però evidente che anche da un punto di vista funzionale le due categorie di muscoli devono comportarsi in maniera differente: i miofilamenti primari sono infatti diversi, essendo di solito più spessi quando i filamenti di actina sono più numerosi. Del resto, una correlazione tra funzione e struttura istologica è al presente sconosciuta (Prosser, 1960), e ciò dipende anche dal fatto che vi è un'ampia varietà di muscoli diversi, e non solo i tre tipi fondamentali dell'istologia classica (striato, liscio, elicoidale). Inoltre una netta distinzione tra muscoli striati e lisci non è più possibile; secondo Prosser (1960) il termine di muscolo liscio dovrebbe essere limitato ai muscoli viscerali dei Vertebrati, che devono essere considerati come delle recenti specializzazioni.

LAVORI CITATI.

- AUBER M., Remarques sur l'ultrastructure des myofibrilles chez des scorpions, «J. Microscopie», 2, 233–236 (1963).
- AUBER-THOMAY M., Structure et innervation des cellules musculaires des Nématodes, « J. Microscopie », 3, 105-110 (1964).
- AUBER J. e COUTEAUX R., Ultrastructure de la strie Z dans des muscles de Diptères, « J. Microscopie », 2, 309-324 (1963).
- BACCETTI B., Nouvelle observations sur l'ultrastructure du moyfilament, « J. Ultrastructure Research », 13, 245–256 (1965).
- BOULIGAND Y., Les ultrastructures musculaires des Copépodes. III. Nature de la bande de contraction C_M des sarcomères, « J. Microscopie », 3, 697–710 (1964).
- BRANDT P. W., REUBEN J. P., GIRARDIER L., e GRUNDFEST H., Correlated morphological and physiological studies on isolated single muscle fibres, « J. Cell Biol. », 25 part II, 233– 260 (1965).
- CAMATINI M., e LANZAVECCHIA G., Osservazioni preliminari sull'ultrastruttura della muscolatura striata dei Chetognati, «Atti Accad. Naz. Lincei (Rend. Sci. fis. mat. nat.)», 41, 392-395 (1966).
- DE VILLAFRANCA G. W. e PHILPOTT D. E., *The ultrastructure of striated muscle from* Limulus polyphemus, « J. Ultrastructure Research », 5, 151–165 (1965).
- FAHRENBACH W. H., A new configuration of the sarcoplasmic reticulum, « J. Cell. Biol. », 22, 477–481 (1964).
- GARAMVOLGYI N., The arrangement of the myofilaments in the Insect flight muscle, « J. Ultrastructure Research », 13, 409–424 (1965).
- HAGOPIAN M., The myofilament in the femoral muscle of the cockroach, Leucophaea maderae Fabricius, « J. Cell Biol. », 545-562 (1965).
- HAMA K., The fine structure of some blood vessels of the earthworm Eisenia foetida, «J. Biophys. Biochem. Cytol. », 7, 717-724 (1960).

HANSON J. e LOWY J., Structure of smooth muscles, « Nature », 180, 906-909 (1957).

- HANSON J. e LOWY J., The structure of the muscle fibers in the translucent part of the adductor of the oyster Crassostrea angulata, « Proc. Roy. Soc., London », Series B, 154, 173-196 (1961).
- HODGE A. J., The fine structure of striated muscles. A comparison of Insect flight muscle with Vertebrate and Invertebrate skeletal muscle, «J. Biophys. Biochem. Cytol.», 2 suppl. 131-142 (1956).
- HUXLEY H. E., The double array of filaments in cross-striated muscle, « J. Biophys. Biochem. Cytol. », 3, 631-648 (1957).
- KAWAGUTI S. e YKEMOTO N., Electron microscopy on the longitudinal muscle of the sea-cucumber (Stichopus japonicus), in EBASHI S., OOSAWA F., SEKINE T. e TONOMURA Y. eds. Molecular Biology of Muscular Contraction, Igaku Shoin Ltd., Tokyo 1965, pp. 124– 131.
- LANZAVECCHIA G., Microscopia elettronica e Zoologia, « Boll. Zool », 24, 57-92 (1965).
- LANZAVECCHIA G., Osservazioni sull'ultrastruttura del miofilamento paramiosinico nei Molluschi, «Atti Accad. Naz. Lincei (Rend. Sci. fis. mat. nat.)», 41, 374–379 (1966).
- LANZAVECCHIA G., Morfologia ultrastrutturale dei muscoli longitudinali dell'oloturia, «Atti Accad. Naz. Lincei (Rend. Sci. fis. mat. nat.)», in corso di stampa.
- MACRAE E. K., Observations on the fine structure of pharingeal muscle in the Planaria Dugesia tigrina, « J. Cell Biol. », 18, 651-662 (1963).

717

- MORITA M., Electron microscopic studies on Planaria. I: Fine structure of muscle fiber in the head of the planarian Dugesia doroticefala, « J. Ultrastructure Research », 13, 383-395 (1965).
- PEACHEY L. D., Structure of the longitudinal body muscles of Amphioxus, « J. Biophys. Biochem. Cytol. », 10 suppl., 159-176 (1961).
- PRINGLE J. W. S., Locomotion: flight, in: ROCKSTEIN M. ed., The Physiology of Insecta, Academic Press, New York and London, 1965, Vol. 2, pp. 283-329.
- PROSSER G. L., Comparative physiology of activation of muscle, with particular attention to smooth muscles, in: BOURNE G. E. ed., The Structure and Function of Muscle, Academic Press, New York and London, 1960, Vol. 2, pp. 387-434.
- PUCCI I. e AFZELIUS B. A., An electron microscope study of sarcotubules and related structures in the leech muscle, « J. Ultrastructure Research », 7, 210–218 (1962).
- REINOLDS E., The use of lead citrate at high pH as an electron-opaque stain in electron microscopy, « J. Cell Biol. », 17, 208-212 (1963).
- RÖLICH P., The fine structure of the muscle fiber of the leech Hirudo medicinalis, «J. Ultrastructure Research », 7, 309-408 (1962).
- ROSEMBLUTH J., Ultrastructural organization of obliquely striated muscle fibers in Ascaris lumbricoides, « J. Cell Biol. », 25, 495-515 (1965).
- SAMORAJSKI T., ORDY J.M. e KEEFE J. R., Structural organization of the retina in the tree shrew (Tupaia glis), « J. Cell Biol. », 28, 489–504 (1966).
- SHAFIQ S. A., Electron microscopic studies on the indirect flight muscles of Drosophila melanogaster. – I. Structure of the myofibrils, « J. Cell. Biol. », 17, 351–362 (1962).
- SLAUTTERBACK D. B., Mitochondria in cardiac muscle cells of the canary and some other birds, « J. Cell. Biol. », 24, 1–21 (1965).
- SMITH D. S., The structure of insect fibrillar flight muscle. A study made with special reference to the membrane system of the fiber, « J. Biophys. Biochem. Cytol. », 10 suppl., 123–158 (1961 a).
- SMITH D. S., The organization of the flight muscle in a dragonfly, Aeshna sp. (Odonata), « J. Biophys. Biochem. Cytol. », 11, 119–145 (1961 b).
- SMITH D. S., The structure of flight muscle sarcosomes in the blowfly Calliphora erytrocephala (Diptera), « J. Cell. Biol. », 19, 115–138 (1963).
- SMITH D. S., The organization of flight muscle in an aphid, Megoura viciae (Homoptera), « J. Cell. Biol. », 27, 379-393 (1965).
- SMITH D. S., The organization of flight muscle fibers in the Odonata, « J. Cell Biol. », 28, 109–126 (1966 a).
- SMITH D. S., The structure of intersegmental muscle fibers in an insect, Periplaneta americana L., « J. Cell Biol. », 29, 449-459 (1966 b).
- SMITH S. D., GUPTA B. L. e SMITH U., The organization and myofilament array of Insect visceral muscles, « J. Cell Sci. », 1, 49-57 (1966).
- SWAN R.C., The structure of crayfish sarcomeres, « J. Cell Biol. », 19, 68 A (1963).
- TOSELLI P.A., The fine structure of the fully developed intersegmental abdominal muscles of Rhodnius prolixus, «Anat. Rec. », 151, 427 (1965).
- VOGELL W., BISHAI F. R., BÜCHER Th., KLINGENBERG M., PETTE D. e ZEBE E., Über strukturelle und enzymatische Muster in Muskeln von Locusta migratoria, « Biochem. Z. », 332, 81-117 (1959).

Acc. Lincei – Rend. d. Cl. di Sc. fis., G. LANZAVECCHIA e L. VILLA – Studio mat. e nat. - Vol. XLII.

morfologico, ecc. - TAV. I.



Acc. Lincei – Rend. d. Cl. di Sc. fis., mat. e nat. – Vol. XLII.

G. LANZAVECCHIA E L. VILLA – *Studio morfologico, ecc.* – TAV. II.



Acc. Lincei – Rend. d. Cl. di Sc. fis., G. LANZAVECCHIA e L. VILLA – Studio mat. e nat. - Vol. XLII.

morfologico, ecc. - TAV. III.



 Acc, Lincei - Rend, d. Cl. di Sc. hs.,
 G. LANZAVECCHIA e L. VILLA - Studio

 mat, e nat. - Vol. XLII.
 morfologico, ecc. - TAV. IV.



Acc. Lincei – Rend. d. Cl. di Sc. fis., G. LANZAVECCHIA e L. VILLA – Studio mat. e nat. - Vol. XLII,

morfologico, ecc. - TAV. V.



SPIEGAZIONE DELLE TAVOLE I-V

TAVOLA I.

- Fig. I. Acrida. Sezione trasversale; le miofibrille hanno una tipica forma poligonale, e sono separate tra loro dal reticolo sarcoplasmatico. Sono visibili numerose diadi. Tra le miofibrille si osservano dei mitocondri. Sul margine esterno delle fibre vi sono i profili di alcune tracheole. × 16.000.
- Fig. 2. Acrida. Sezione trasversale. Aspetto a più forte ingrandimento di alcune miofibrille. È visibile la disposizione a doppio esagono dei filamenti primari e secondari. La membrana citoplasmatica si introflette (\nearrow) a formare i tubuli del sistema T. \times 56.000.

TAVOLA II.

Figg. 3 e 4. – Acrida. Sezione longitudinale. Tra le miofibrille si osservano grossi mitocondri, granuli di glicogeno, che si accumulano anche a livello della banda M (\mathcal{A}) e piccole tracheole. Le creste dei mitocondri sono tipicamente arricciate. Fig. 3, \times 26.000; fig. 4, \times 21.000.

TAVOLA III.

- Fig. 5. Acrida. Sezione longitudinale. Aspetto di un sarcomero × 24.000.
- Fig. 6. Acrida. Gruppo di trachee tra due fibre. \times 14.000.
- Fig. 7. Acrida. Sezione trasversale. Giunzione neuromuscolare, con numerose vescicole sinattiche. \times 21.000.

TAVOLA IV.

- Fig. 8. Pamphagus. Sezione trasversale. Miofibrilla poligonale delimitata dal reticolo sarcoplasmatico; a destra una diade (\varkappa). I filamenti primari sono disposti con una certa regolarità secondo un disegno esagonale, e sono circondati da una corona di circa 12 filamenti secondari. \times 63.000.
- Fig. 9. Particolare della fig. 8. È ben visibile la disposizione reciproca dei miofilamenti. \times 125.000.

TAVOLA V.

- Fig. 10. *Pamphagus*. Sezione quasi trasversale. Le miofibrille sono molto grandi e irregolari. Per la lieve obliquità della sezione, si riconosce la successione della stria Z e delle bande I, A, H. In rapporto alla stria Z vi sono delle profonde introflessioni della membrana cellulare, che si continuano con i tubuli del sistema T. \times 24.000.
- Fig. 11. Particolare della fig. 10. Zona di transizione tra la stria Z e le bande I e A. Nella banda I si vedono numerosissimi miofilamenti secondari. \times 47.000.
- Fig. 12. Particolare della fig. 10. Aspetto di una introflessione sul margine della fibra, a livello della stria Z (\nearrow). All'interno della membrana cellulare vi è un addensamento di materiale molto opaco agli elettroni. In alto due miofibrille tagliate a livello della banda H. × 47.000.