
ATTI ACCADEMIA NAZIONALE DEI LINCEI
CLASSE SCIENZE FISICHE MATEMATICHE NATURALI

RENDICONTI

GRAZIELLA ARCIDIACONO

Osservazioni comparative sulla muscolatura faringea degli Irudinei. I. La proboscide di *Helobdella stagnalis* Blanchard

*Atti della Accademia Nazionale dei Lincei. Classe di Scienze Fisiche,
Matematiche e Naturali. Rendiconti, Serie 8, Vol. 63 (1977), n.1-2, p.
103–112.*

Accademia Nazionale dei Lincei

<http://www.bdim.eu/item?id=RLINA_1977_8_63_1-2_103_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/>

Biologia. — *Osservazioni comparative sulla muscolatura faringea degli Irudinei. I. La proboscide di Helobdella stagnalis Blanchard*^(*).
Nota^(**) di GRAZIELLA ARCIDIACONO, presentata dal Socio S. RANZI.

SUMMARY. — The fine structure of the proboscis of *Helobdella stagnalis* has been investigated by means of the electron microscope. The longitudinal external and internal, radial and circular muscle fibres are analyzed in detail for the following characters: overall submicroscopic organization, diameter of myosin filaments, thin to thick filament ratio, thickness of the Z elements and fractional mitochondrial volume. These data are compared with the corresponding ones for the different body wall muscles. Ultrastructural findings on the proboscis fibres suggest that these fibres all work as slow tonic muscles; the smaller mitochondrial volume of the longitudinal fibres in respect to the radial and circular ones, however, would indicate that the former are less active metabolically than the latter.

Le fibre muscolari, pur essendo tutte costruite secondo un unico modello fondamentale, presentano una serie di modulazioni che dipendono in parte dalla posizione dei diversi Phyla lungo l'albero filogenetico e in parte dalla funzione che devono svolgere. Gli elementi strutturali implicati in questo processo di differenziazione morfo-funzionale sono diversi e, prescindendo dal tipo di innervazione, che è direttamente connesso con la differenziazione biochimica del muscolo, e dall'attività specifica della miosina, che non sembra riflettersi in strutture morfologicamente evidenziabili, interessano in pratica tutti gli organuli cellulari. Si osservano in effetti modulazioni a carico dello spessore e della lunghezza dei filamenti di miosina, del rapporto tra filamenti di actina e di miosina, dello sviluppo e della disposizione del reticolo sarcoplasmatico, dell'organizzazione del sistema T, dell'ultrastruttura della stria Z e forse della stria M, e del volume percentuale occupato dai mitocondri. Nei Vertebrati, ove le fibre striate sono molto simili tra di loro almeno per quanto riguarda la macchina contrattile vera e propria, le differenze tra fibre lente e veloci sono modeste (Pellegrino e Franzini-Armstrong, 1969; Peachey, 1970; Franzini-Armstrong, 1973), e spesso i muscoli riescono a svolgere funzioni diverse mediante dispositivi di tipo anatomico a livello macroscopico (ad esempio mediante la costituzione di muscoli pennati). Il problema delle relazioni morfofunzionali nelle fibre muscolari è stato studiato a fondo negli Artropodi, nelle classi degli Insetti e dei Crostacei (Hagopian e Spiro, 1968; Hoyle, 1969; Pringle, 1973; Atwood, 1973; Stokes e coll., 1975; Candia Carnevali e Saita, 1976). È possibile riconoscere, in questi animali, una lunga serie di modulazioni morfologiche che sembrano adeguarsi perfettamente alle

(*) Lavoro eseguito negli Istituti di Anatomia umana II e di Zoologia dell'Università degli Studi di Milano.

(**) Pervenuta all'Accademia l'1 agosto 1977.

diverse situazioni funzionali per cui è abbastanza agevole, analizzando semplicemente l'ultrastruttura di un muscolo, determinarne le prestazioni. Il problema si ripropone in termini pressoché identici per le fibre muscolari elicoidali, o a striatura obliqua, proprie di animali muniti di idroscheletro e appartenenti a tipi zoologici situati in basso nell'albero genealogico dei viventi; Molluschi, Anellidi, gruppo polimorfo dei Protostomi Bilateri Acelomati. In questi animali è stata analizzata piuttosto a fondo l'organizzazione delle fibre muscolari del sacco muscolo cutaneo (Rosenbluth, 1965, 1968, 1973; Bouligand, 1966; Lanzavecchia, 1968, 1971, 1977; Lanzavecchia e De Eguileor, 1976) ed i risultati ottenuti sembrano in perfetto accordo con quelli ricavati dallo studio delle fibre muscolari striate degli Artropodi. In particolare, mentre nei Nematodi si osserva un unico tipo di fibre muscolari dato che esistono solo fibre longitudinali, negli Anellidi si può mettere in evidenza una correlazione lineare tra il diametro dei filamenti di miosina e il rapporto tra filamenti sottili e spessi in fibre con diversa velocità di contrazione (longitudinali e circolari negli Oligocheti, longitudinali, circolari e oblique negli Irudinei).

Le fibre muscolari della parete corporea degli Anellidi sembrano essere quelle che maggiormente somigliano al modello primitivo, e che meno si sono modificate durante la filogenesi. Può essere quindi utile studiare le modulazioni morfologiche che le fibre muscolari presentano in organi diversi, in rapporto a funzioni specializzate. Il significato di questo tipo di ricerche è stato recentemente illustrato da Lanzavecchia (1977), anche da un punto di vista filogenetico; sulla base delle sue indicazioni è stata iniziata pertanto una serie di osservazioni sulle strutture muscolari specializzate degli Anellidi. In questa prima nota vengono descritti gli aspetti ultrastrutturali delle fibre muscolari della proboscide estroflettibile di *Helobdella stagnalis*, una piccola sanguisuga appartenente all'ordine dei Rincobdellidi. Le scarse osservazioni finora condotte sull'organizzazione delle fibre muscolari dei primi tratti del tubo digerente degli Archianellidi (Rieger e Rieger, 1975) e dei Policheti (Del Castillo e coll., 1972; Smith e coll., 1973) hanno in effetti dimostrato l'esistenza di strutture assolutamente particolari che sono state considerate di rilevante importanza ai fini filogenetici.

Esemplari di *Helobdella stagnalis* (Anellidi, Irudinei, Rincobdellidi), raccolti in natura, sono stati anestetizzati con Mephenesina e quindi parzialmente distesi. Gli animali (esemplari lunghi 5-6 mm, con uno spessore massimo di 0,5 mm) sono stati fissati *in toto* per 1 h con aldeide glutarica 2% in tampone cacodilato 0,1 Mol. a pH 7,2, in presenza di CaCl_2 0,003 Mol.; dopo essere stati tagliati a pezzi, sono stati fissati per un'altra ora in aldeide glutarica 3% nella stessa soluzione tampone. Sono stati quindi postfissati in acido osmico 1% tamponato a pH 7 con S-Collidina 0,1 Mol. per 2 h e successivamente per una notte in una soluzione acquosa satura di acetato di uranile. Dopo disidratazione in alcool etilico e ossido di propilene, i frammenti sono stati inclusi in una miscela Araldite Epon 812 e le sezioni, ottenute con l'ultramicrotomo Ultratome III LKB sono state osservate con il microscopio elettronico Hitachi HU 11 ES dopo colorazione con citrato di Piombo. Sezioni semifini (0,5 μm) sono state ottenute dagli stessi preparati mediante l'Ultramicrotomo Huxley LKB, e sono state osservate dopo colorazione con violetto di genziana e fucsina basica.

a) *Organizzazione della proboscide*. L'ordine dei Rincobdellidi è caratterizzato da una proboscide estroflettibile, che viene di solito tenuta all'interno di una tasca formata da un'introflessione della parete corporea della parte anteriore dell'animale; tale inflessione si approfonda per circa $1/3-1/4$ della lunghezza del corpo. La tasca e la proboscide sono rivestite dall'epitelio cuticolare che ricopre anche il lume della proboscide; quest'ultima è sostenuta da robusti fasci muscolari, verosimilmente derivati da quelli della parete del successivo tratto digerente, ma alquanto modificati. Tra le fibre muscolari vi sono i prolungamenti di numerose cellule ghiandolari (salivari), elementi connettivali, vasi e fibre nervose. L'organizzazione complessiva della tasca della proboscide e della proboscide stessa è illustrata nella Tav. I, figg. 1 e 2, e risulta conforme a quella descritta da Scriban e Autrum (1934); la proboscide appare come una formazione solida, percorsa da un sottile lume centrale a forma di trifoglio in sezione trasversale.

b) *Epitelio cuticolare di rivestimento*. La tasca della proboscide e l'intera proboscide, sia sulla faccia esterna che nel lume, sono rivestite da un epitelio che presenta la stessa morfologia di quello esterno. Come questo è infatti ricoperto da una sottile cuticola che appare omogenea al microscopio ottico; al microscopio elettronico risulta costituita, come in tutti gli Anellidi, da una serie regolare di piccoli microvilli esterni che poggiano su di una membrana basale a sua volta sostenuta da un sistema di fibre intrecciate di bassissima densità elettronica (Tav. II, fig. 4); sebbene queste ultime non presentino strutture periodiche, sono ugualmente di tipo collagene (Bairati, 1972). Le cellule appaiono sempre unite tra di loro mediante sistemi di giunzione tipici dell'epitelio esterno degli Anellidi; verso la parte apicale si osservano infatti delle brevi giunzioni aderenti, sia pure modificate, seguite da lunghe giunzioni settate (Tav. III, fig. 7). La membrana cellulare rivolta verso la cuticola presenta numerosi emidesmosomi semisferici da cui partono grossi fasci di tonofilamenti che si ancorano sulla faccia profonda dell'epitelio mediante analoghi emidesmosomi (Tav. II, fig. 4 e Tav. III, figg. 6 e 7) (Lanzavecchia e coll., 1975). Nell'epitelio che riveste la proboscide, sia sulla faccia esterna che nel lume, questi emidesmosomi sono particolarmente numerosi ed anche i fasci di tonofilamenti appaiono molto robusti; le due strutture sono chiaramente implicate nella formazione di sistemi di ancoraggio per i muscoli radiali. Le cellule epiteliali sono molto appiattite e sottili nella parete del sacco proboscidale, mentre si insinuano profondamente tra le fibre muscolari della proboscide; i loro nuclei sono sempre situati in queste zone introflesse, per cui sono regolarmente visibili al di là dello strato di fibre longitudinali esterne, in prossimità delle fibre radiali (Tav. I, fig. 3). Nella tasca della proboscide si accumulano numerosi batteri che tendono a distruggere lo strato dei microvilli; solo raramente riescono tuttavia a superare la membrana basale, insinuandosi tra le fibre della cuticola e portandosi a ridosso della superficie cellulare (Tav. V, figg. 16 e 17).

c) *Cellule ghiandolari, vasi e fibre nervose*. I vasi e le fibre nervose della parete della tasca proboscidale e della proboscide sono di piccole dimensioni

e non differiscono dalle corrispondenti strutture osservabili in altri distretti corporei. Nella proboscide sono tuttavia presenti anche numerosi profili appartenenti a prolungamenti di cellule ghiandolari; all'interno di questi profili si trovano granuli di secreto di forma rotondeggiante o poligonale, di varia densità elettronica. Queste cellule, considerate dai vecchi Autori di tipo salivare, hanno la regione nucleare situata esternamente alla proboscide e mostrano una struttura analoga a quella di altre cellule ghiandolari largamente distribuite in vari distretti corporei, in particolare sotto l'epidermide. Tutti questi prolungamenti sono caratterizzati da una corona regolare di microtubuli citoplasmatici che decorrono parallelamente ad una sottile cisterna appiattita periferica. Essi sono orientati parallelamente all'asse degli stessi prolungamenti e aderiscono alla membrana delle cisterne mediante piccoli ponti lunghi circa 100 Å; strutture analoghe sono state descritte frequentemente in rapporto ad altri microtubuli e possono essere funzionalmente considerate simili alle braccia di dineina dell'assonema delle ciglia (Tav. III, figg. 8 e 9). Nel loro complesso questi microtubuli, organizzati a formare una sorta di manicotto periferico nei prolungamenti citoplasmatici, potrebbero costituire dei sistemi implicati nello spostamento dei granuli di secreto. Questi, infatti, devono compiere un lungo tragitto (oltre 1 mm in *Helobdella stagnalis*) dal luogo di produzione fino allo sbocco terminale, sempre all'interno delle lunghe propaggini citoplasmatiche.

d) *Fibre muscolari della proboscide*. Come è stato detto in precedenza, la proboscide ha una struttura cilindrica ed è percorsa nel senso della lunghezza da un canale, che in sezione presenta un aspetto a trifoglio. Partendo dalla periferia, subito al di sotto dell'epitelio, vi è una serie periferica di muscoli longitudinali (fibre longitudinali esterne) con una regione contrattile che in sezione trasversale mostra una forma di anello o di ferro di cavallo attorno ad un asse citoplasmatico centrale o spostato verso l'interno della proboscide; in tal caso quest'ultimo forma una specie di ernia citoplasmatica contenente il nucleo (Tav. I, figg. 1 e 3). I mitocondri sono estremamente piccoli e poco numerosi, e nelle singole sezioni trasversali non occupano in genere una superficie superiore al 5% di quella dell'intera fibra; considerando omogenea la struttura della fibra nel senso della lunghezza, la superficie percentuale misurata nelle sezioni corrisponde al volume percentuale nell'intera fibra. Le fibre radiali, brevi e di forma triangolare in sezione longitudinale (trasversale della proboscide) si ancorano mediante strutture simili ad emidesmosomi a corrispondenti strutture dell'epitelio cuticolare; il loro apice prende rapporto con le cellule epiteliali che delimitano il lume della proboscide (Tav. III, fig. 6 e Tav. V, fig. 13), mentre i due o tre capi della base, insinuandosi tra le fibre longitudinali esterne, giungono a contatto con l'epitelio cuticolare esterno, ancorandosi ad esso sempre mediante emidesmosomi (Tav. II, fig. 4). Queste fibre appaiono di tipo circomiario quando vengono sezionate trasversalmente ed il loro asse citoplasmatico risulta molto ampio verso la parete esterna della proboscide (fino a 15 µm), mentre scompare praticamente in

prossimità del lume. In questo asse vi sono numerosi mitocondri di aspetto globoso (diametro di circa $1\ \mu\text{m}$) ed il loro volume complessivo corrisponde al 15-25% di quello dell'intera fibra (Tav. I, fig. 3).

A metà strada tra il lume della proboscide e la periferia si osservano, in sezione trasversale, i profili di alcune piccole fibre longitudinali (fibre longitudinali interne) con un diametro complessivo di appena $4-5\ \mu\text{m}$ ed un aspetto apparentemente circomiario, senza tuttavia un asse citoplasmatico centrale (Tav. II, fig. 5). I mitocondri sono di piccole dimensioni e occupano mediamente il 5-10% del volume della fibra; essi appaiono localizzati in una regione citoplasmatica esterna a quella contrattile. Esistono infine alcune fibre circolari, poste in vicinanza delle longitudinali interne, e non visibili in tutte le sezioni trasversali in quanto non formano un tubo continuo all'interno della massa muscolare della proboscide. Queste fibre circolari presentano un aspetto generale e un'organizzazione submicroscopica simili a quelli delle fibre radiali, ma un volume percentuale di mitocondri leggermente superiore (18-30%).

Tutte le fibre hanno lo scopo di operare in modo coordinato per conferire alla proboscide il significato di pompa premente aspirante per l'ingestione del cibo. Poiché la proboscide può essere considerata un cilindro che mantiene costante il proprio volume durante i diversi momenti della sua attività, è possibile calcolare l'allungamento e l'accorciamento relativo dei diversi tipi di fibre. Facendo riferimento a quanto è stato dimostrato per la muscolatura corporea degli Anellidi in genere (Lanzavecchia e De Eguileor, 1976) si può semplicemente ricordare che le variazioni di lunghezza delle diverse fibre sono correlate tra di loro e che le fibre radiali e circolari presentano minori possibilità di accorciamento e allungamento di quelle longitudinali. Tenendo conto di queste indicazioni generali, è possibile attribuire un significato funzionale alle diverse situazioni morfologiche che si possono riscontrare nelle varie fibre della proboscide, confrontate con quelle del sacco muscolo cutaneo o della parete del sacco della proboscide. Tutti i dati relativi al diametro dei filamenti di miosina, al rapporto medio tra i filamenti di actina e miosina (Tav. IV, figg. 10, 11 e 12), al volume occupato dai mitocondri, al diametro dei bastoncelli Z e allo spessore della corona di materiale contrattile sono elencati nella Tabella I, ove si forniscono i corrispondenti valori anche per le fibre della parete corporea, che vengono sommariamente illustrate nella Tav. VI, fig. 18 e per quelle del sacco della proboscide (Tav. I, fig. 3). Vengono invece trascurate le informazioni circa lo sviluppo del reticolo sarcotubolare e la lunghezza dei filamenti di miosina a causa delle difficoltà che si incontrano in simili determinazioni in fibre di geometria complessa quali le fibre elicoidali; in talune sezioni si possono tuttavia seguire singoli filamenti di miosina per tratti di $5-6\ \mu\text{m}$ (Tav. V, fig. 14). In questi filamenti è possibile talvolta notare una struttura periodica di circa $140\ \text{Å}$, attribuibile all'esistenza di un asse paramiosinico (Tav. V, fig. 15).

TABELLA I.

	∅ fibra	spessore corona contrattile	∅ filamento di miosina	actina/miosina	Vol. mitocondri	Spessore elementi Z
<i>Fibre della proboscide:</i>						
Long. esterne	4-5 μm	1,5-2,5 μm	500 Å	9,2	3-5%	450 Å
Long. interne	3 μm	~ 1,5 μm	450 Å	8,7	5-10%	350 Å
Radiali	variabile (*)	2,0 μm	450 Å	8,5	15-25%	350 Å
Circolari	15-20 μm	2,0 μm	450 Å	8,6	18-30%	380 Å
<i>Fibre del sacco della proboscide</i>						
Longitudinali	1,5 × 4 μm	~ 0,8 μm	250 Å	5,0	non determ.	300 Å
<i>Fibre della parete corporea (**)</i>						
Longitudinali	4 × 7 μm	1,0 μm	250 Å	4,8	30-40% (superf.) 5-10% (profonde)	250 Å
Oblique	variabile	variabile	550 Å	10,5	molto variabile	500 Å
Circolari	non determ.	non determ.	400 Å	7,8	25-35%	420 Å

(*) 14-18 μm alla periferia della proboscide, 5-6 μm al centro.

(**) Queste fibre sono sommariamente illustrate nella Tav. VI, fig. 18.

DISCUSSIONE

Le osservazioni sulla proboscide di *Helobdella stagnalis* hanno consentito di confermare in linea di massima le conclusioni di Scriban e Autrum sull'organizzazione generale di quest'organo e hanno permesso di fornire nuovi dati sulla struttura submicroscopica delle diverse fibre muscolari. Tutti i muscoli della proboscide presentano un aspetto tale da farli considerare di tipo lento e capaci di sviluppare forti tensioni; essi differiscono infatti in modo evidente dalle fibre veloci longitudinali del sacco muscolo cutaneo. Le principali differenze si riferiscono al diverso diametro dei filamenti spessi e al rapporto tra filamenti di actina e miosina; sotto questo punto di vista le fibre della proboscide ricordano quelle oblique della parete corporea, con funzioni prevalentemente toniche.

Le fibre della proboscide sembrano derivare da quelle del successivo tratto del tubo digerente (ricerche in corso di completamento); penetrando nella proboscide, tuttavia, esse modificano alquanto la loro organizzazione generale in rapporto alla posizione che vengono ad occupare. Le fibre longitudinali periferiche e interne conservano un diametro assai limitato, un piccolo asse citoplasmatico (che può addirittura scomparire del tutto) e in particolare hanno uno scarso numero di piccoli mitocondri. Le fibre radiali e circolari, estremamente simili tra loro come aspetto complessivo, hanno diametri molto superiori e posseggono un asse citoplasmatico insolitamente ampio per delle fibre elicoidali; questo contiene inoltre un numero elevato di mitocondri di grosse dimensioni. Differenze insignificanti sono invece da attribuirsi al sistema contrattile vero e proprio, e cioè al diametro dei filamenti spessi ed al rapporto tra i due tipi di filamenti. Ugualmente di scarso rilievo sono le differenze da imputarsi alle dimensioni dei bastoncelli Z e probabilmente anche a quelle del reticolo sarcoplasmatico, che è sempre estremamente poco sviluppato.

Diverse sono invece le fibre della guaina della proboscide, che non sembra impegnata in movimenti che richiedono lo sviluppo di forti tensioni. Queste fibre sono invece simili a quelle longitudinali della parete corporea, almeno per quanto riguarda l'apparato contrattile; sono invece praticamente prive dell'asse citoplasmatico centrale.

Sulla base dei diversi aspetti morfologici messi in evidenza, ed assumendo come elementi diagnostici quelli illustrati da Stokes e coll. (1975) per i muscoli striati degli Insetti, e da Lanzavecchia e De Eguileor (1976) per quelli elicoidali delle sanguisughe, si può formulare l'ipotesi che tutte le fibre della proboscide siano di tipo essenzialmente tonico, capaci di sviluppare forti tensioni. Mentre le fibre longitudinali, tuttavia, sembrano impegnate in un lavoro meno continuo a causa del limitato numero di mitocondri, le fibre radiali e circolari, a causa dell'enorme sviluppo del sistema mitocondriale, appaiono in grado di svolgere un lavoro più continuativo; ad esse pertanto deve essere attribuita la funzione principale dell'attività aspirante e premente della proboscide. Questa è percorsa da un sistema di piccoli vasi sanguigni che garantiscono il necessario apporto di ossigeno ai mitocondri; i vasi sono localizzati in prevalenza

nella regione profonda della parete della proboscide, e sono quindi in rapporto con le fibre radiali e circolari.

Può essere utile ricordare che in altri sistemi faringei con funzionamento analogo a quello della proboscide dei Rincobdellidi si osservano praticamente solo fibre radiali; una tale situazione è stata descritta a fondo in *Syllis spongiophila* (Del Castillo e coll., 1972; Smith e coll., 1973) e in numerosi Nematodi (per una rassegna si veda Bird, 1971).

Tutte le osservazioni finora condotte sulle fibre muscolari degli Anellidi hanno indicato l'esistenza di fibre circomiarie, sempre appiattite negli Oligocheti e con asse citoplasmatico centrale negli Irudinei. Solo in rapporto a funzioni specializzate le singole fibre possono modificare la loro struttura, assumendo aspetti che ricordano quelli tipici delle fibre dei Nematodi. Secondo Lanzavecchia (1977) la presenza di fibre celomiarie o platimiarie negli Anellidi non deve tuttavia essere considerata come indizio di una situazione primitiva, ma come la conseguenza di alterazioni morfologiche secondarie in rapporto alla necessità di svolgere funzioni specifiche.

LAVORI CITATI

- ATWOOD H. L. (1973) - in: Bourne G. H. Ed., *The Structure and Function of Muscle*. Academic Press, New York and London, Vol. 2, 2nd ed., pp. 421-489.
- BAIRATI A. jr. (1972) - « *Boll. Zool.* », 39, 205-248.
- BIRD A. F. (1971) - *The Structure of Nematodes*. Academic Press, New York.
- BOULIGAND Y. (1966) - « *J. Microscopie* », 5, 305-322.
- CANDIA CARNEVALI M. D. and SAITA A. (1976) - « *J. Exp. Zool.* », 198, 241-252.
- DEL CASTILLO Y., ANDERSON M. and SMITH D. S. (1972) - « *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* », 69, 1669-1672.
- FRANZINI-ARMSTRONG C. (1973) - in: Bourne G. H. Ed., *The Structure and Function of Muscle*. Academic Press, New York and London, Vol. 2, 2nd ed., pp. 531-619.
- HAGOPIAN M. and SPIRO D. (1968) - « *J. Cell Biol.* », 36, 433-442.
- HOYLE G. (1969) - « *Ann. Rev. Physiol.* », 31, 43-84.
- LANZAVECCHIA G. (1968) - « *Accad. Naz. Lincei (Rend. Sci. fis. mat. nat.)* », 44, 448-454.
- LANZAVECCHIA G. (1971) - « *Accad. Naz. Lincei (Rend. Sci. fis. mat. nat.)* », 50, 50-56.
- LANZAVECCHIA G. (1977) - « *Intern. Rev. Cytol.* », 51, 133-186.
- LANZAVECCHIA G. and DE EGUILEOR M. (1976) - « *J. Submicr. Cytol.* », 8, 69-88.
- LANZAVECCHIA G., DE EGUILEOR M. and VALVASSORI R. (1975) - « *Boll. Zool.* », 42, 395-402.
- PEACHEY L. D. (1970) - « *Physiol. Biochem. Muscle Food* », Proc. Intern. Symp., 2nd, 1969, Vol. 2, pp. 273-310.
- PELLEGRINO C. and FRANZINI-ARMSTRONG C. (1969) - « *Intern Rev. Exp. Pathol.* », 7, 139-187.
- PRINGLE J. W. S. (1973) - in: Bourne G. H. Ed., *The Structure and Function of Muscle*. Academic Press, New York and London, Vol. 1, 2nd ed., pp. 491-541.
- RIEGER R. M. and RIEGER G. E. (1975) - « *Tissue and Cell* », 7, 267-279.
- ROSENBLUTH J. (1965) - « *J. Cell. Biol.* », 25, 495-515.
- ROSENBLUTH J. (1968) - « *J. Cell. Biol.* », 36, 245-259.
- ROSENBLUTH J. (1973) - in Bourne G. H. Ed., *The Structure and Function of Muscle*. Academic Press, New York and London, Vol. 1, 2nd ed., pp. 389-420.
- SCRIBAN I. und AUTRUM H. (1934) - in: Kükenthal W. G. und Krumbach T. Eds., *Handbuch der Zoologie*. De Gruiter, Berlin, Vol. 2, Part 2, pp. 119-352.
- SMITH D. S., DEL CASTILLO J. and ANDERSON M. (1973) - « *Tissue and Cell* », 5, 281-302.
- STOKES D. R., JOSEPHSON R. K. and PRICE R. B. (1975) - « *J. Exp. Zool.* », 194, 379-408.

SPIEGAZIONE DELLE TAVOLE I-VI

TAVOLA I

- Fig. 1. — Sezione trasversale della proboscide (sezione semifine al microscopio ottico). Dall'esterno verso l'interno si riconoscono: la parete del sacco della proboscide, la cavità del sacco, l'epitelio esterno della proboscide, lo strato di muscoli longitudinali esterni, la parte periferica delle fibre radiali, i profili di piccole fibre longitudinali interne, l'anello dei muscoli circolari, l'estremità interna delle fibre radiali, il lume a forma di trifoglio; in corrispondenza dei tre apici di quest'ultimo si notano tre vasi.
- Fig. 2. — Sezione longitudinale della proboscide (sezione semifine al microscopio ottico). Sono riconoscibili soprattutto le fibre radiali e circolari. Gli elementi scuri ondulati sono prolungamenti delle cellule ghiandolari.
- Fig. 3. — Sezione trasversale della parete esterna della proboscide e del sacco. Nella parete di quest'ultimo, sotto all'epitelio, si nota una piccola fibra, mentre all'esterno vi è il profilo di un muscolo retrattore. La proboscide appare rivestita da un sottile epitelio che invia verso l'interno le regioni contenenti il nucleo. Si riconoscono i profili delle fibre longitudinali esterne e l'estremità di una fibra radiale, con grossi mitocondri globulari. $\times 6.000$.

TAVOLA II

- Fig. 4. — L'estremità di una fibra radiale, insinuandosi tra due fibre longitudinali esterne, aderisce mediante emidesmosomi all'epitelio esterno, a sua volta caratterizzato da emidesmosomi e numerosi tonofilamenti. In basso è visibile la cuticola con lo strato di microvilli. $\times 17.000$.
- Fig. 5. — Fibra longitudinale interna in sezione trasversale. La zona contenente i mitocondri è esterna alla regione contrattile. $\times 27.000$.

TAVOLA III

- Fig. 6. — Epitelio del lume della proboscide, con grossi fasci di tonofilamenti ancorati alle due facce della cellula mediante emidesmosomi. Corrispondenti strutture si trovano sul margine delle fibre muscolari radiali. $\times 20.000$.
- Fig. 7. — Epitelio della guaina della proboscide. Sono ben visibili le giunzioni settate, tipiche delle cellule epidermiche, e i grossi emidesmosomi su cui confluiscono i tonofilamenti. $\times 70.000$.
- Fig. 8. — Tra grosse fibre radiali sezionate longitudinalmente sono visibili due piccole fibre longitudinali interne in sezione trasversale ed i profili di alcuni prolungamenti ghiandolari, con granuli di densità elettronica variabile. $\times 7.000$.
- Fig. 9. — Particolare dei microtubuli nei prolungamenti ghiandolari. È ben visibile il ponte di collegamento con la membrana delle cisterne periferiche del reticolo. $\times 150.000$.

TAVOLA IV

Figg. 10, 11 e 12. - Aspetto, in sezione trasversale, della corona contrattile di fibre longitudinali esterne, longitudinali interne e radiali. Si notano l'elevato numero dei filamenti di actina attorno a quelli di miosina, il diametro considerevole di questi ultimi e lo spessore degli elementi Z; le tre fibre non differiscono sostanzialmente tra di loro per questi caratteri. $\times 90.000$.

TAVOLA V

Fig. 13. - Particolare del lume a forma di trifoglio della proboscide. Al di sotto della cuticola l'epitelio risulta particolarmente ricco di fasci di tonofilamenti. È visibile anche la zona di inserzione delle fibre radiali. $\times 3.500$.

Fig. 14. - Aspetto dei miofilamenti in una fibra radiale; a sinistra è visibile il prolungamento citoplasmatico di una cellula epiteliale. $\times 25.000$.

Fig. 15. - Particolare dei filamenti spessi, con la periodicità trasversale di circa 144 \AA . $\times 150.000$.

Fig. 16. - Parete del sacco della proboscide: numerosi batteri (a sinistra) aderiscono alla zona dei microvilli. Sulla destra è visibile il profilo di una fibra muscolare. $\times 7.000$.

Fig. 17. - Particolare della zona di contatto tra un batterio e la cuticola dell'epitelio. $\times 150.000$.

TAVOLA VI

Fig. 18. - Struttura della parete corporea in una sezione trasversale rispetto all'asse dell'animale. Sotto all'epidermide (a destra) si riconosce una fibra circolare, con numerosi mitocondri nell'asse citoplasmatico. Più internamente si osservano piccole fibre oblique e quindi numerose fibre longitudinali, nella cui regione citoplasmatica centrale sono visibili il nucleo o mitocondri in numero più o meno elevato. $\times 6.500$.











