DOTT. MARIA ADELAIDE VECCHI

Assistente vol. dell'Istituto di Zoocolture dell'Università degli Studi di Bologna

Struttura e funzione delle "papille rettali" nell' "Apis mellifica" L. ligustica Spin.

Introduzione (*)

Le « papille o glandole o cuscinetti rettali » sono formazioni più o meno distinte della parete rettale del canale digerente, che si rinvengono nella maggior parte degli Insetti. Sono state descritte nei Collemboli, Tisanuri, Efemeroidei, Odonati, Blattoidei, Mantoidei, Isotteri, Plecotteri, Fasmoidei, Ortotteri, Dermatteri, Mallofagi, Anopluri, Tisanotteri, Emitteri, Coleotteri, Imenotteri (¹).

Nei vari ordini ora ricordati le papille rettali presentano una struttura ed uno sviluppo assai diverso. Così in taluni (Odonati, Plecotteri, Ortotteri, Coleotteri) esse sono costituite da una sola parete; in altri (Neurotteri, Mecotteri, Lepidotteri, Imenotteri) invece da due pareti, tra le quali può essere delimitata, o no, una cavità intermedia. In rapporto con questa diversa costituzione, la maggior parte degli Autori ha accettato la classificazione proposta per la prima volta da Tonkov (1923-25), secondo la quale detti organi possono distinguersi in papille a parete semplice o doppia, e, queste ultime, con o senza una cavità intermedia.

Le papille più complesse sono state fino ad oggi riscontrate e descritte in un limitato numero di Insetti e precisamente negli Imenotteri, nei Lepidotteri, nei Ditteri (²) ed, in generale, in tutti quegli Insetti il cui retto è vistosamente dilatabile.

Nonostante le numerose ricerche fatte allo scopo di stabilire la funzione delle papille rettali, i pareri degli AA. risultano tutt'ora discordanti. Sono state

^(*) Nell'affidare il mio lavoro alla stampa mi è caro ringraziare nel modo più vivo il Chiarissimo Prof. Guido Grandi per avermi orientata nella scelta dell'argomento, per i preziosi consigli e per l'ospitalità offertami nel Suo Istituto. Con Lui ringrazio la Prof.ssa Giavarini, Direttrice dell'Istituto Nazionale di Apicoltura, la cui cordiale guida quotidiana allevia la mia modesta fatica.

⁽¹⁾ Reichenbach-Klinke H. – Die Rektalpapillen der Insekten, insbesondere der Käfer, und ihre Beziehungen zur Stammesgeschichte. – Zool. Jb. Anat. 72, (231-250), 1952.

⁽²⁾ Graham Smith G. S. - The alimentary canal of Calliphora erythrocephala with special reference to the musculature and proventriculus, rectal valve and rectal papillae. - Parasitology, 26, (173-248), 1934.

infatti attribuite a questi organi, come riferisce Grandi (3), funzioni molto diverse.

Così, secondo alcuni, le papille rettali hanno funzione eminentemente secretoria (SWAMMERDAM, 1752; CHUN, 1876; KOWALEVSKY, 1889; PETRUNKEWICH, 1899; COGNETTI DE MARTIIS, 1924; ABBOTT, 1926 (4); PETERSEN, 1912 (5); KLOCKE, 1926 (1); TRAPPMANN, 1923 (6)); secondo altri, all'opposto, una assorbente (WIGGLESWORTH, 1932 (4); PAVLOVSKY-ZARIN, 1922 (5); BERLESE, 1909 (8)). Taluni, infine, ritengono che esse abbiano una funzione respiratoria (LEYDIG, 1857 (4)) e siano in grado di eliminare anidride carbonica (DEEGENER, 1913; ENGEL, 1924 (4)), o servano alla rottura della membrana peritrofica che avvolge le feci ed a trattenere i residui alimentari (MOBUSZ, 1897; ENGEL (4); BERLESE (8)). La maggior parte degli Autori, però, è propensa a ritenere che esse servano essenzialmente ad assorbire acqua dalle masse fecali presenti nel retto (EIDMANN, 1941 (1); WEBER, 1933; WEIL (5); WIGGLESWORTH (7); PALM, 1949 (9)).

Se però si tiene conto che, almeno in alcuni Insetti, le papille rettali hanno una struttura complessa, viene fatto di pensare che questa non possa essere l'unica loro funzione.

D'altra parte già in numerosi Insetti, appartenenti ad ordini vari, era stato osservato come le papille rettali non fossero adibite solo all'assorbimento dell'acqua, ma anche in grado di assorbire, dalle feci o dall'emolinfa, altre sostanze. Nel genere *Tenebrio* L. (Coleotteri), ad esempio, ha luogo, nel retto, il riassorbimento del sodio (10); in *Chironomus* Meig. e *Limnophilus* Burm. (Ditteri e Tricotteri) le papille rettali provvedono al riassorbimento del cloro ((11) e (12)). Analoga funzione è stata descritta da Krogh (1939) nelle ninfe del genere *Aeschna* Fabr. e di altre Libellule (Odonati) da parte delle cellule argentofile delle loro papille anali (13); da

⁽³⁾ Grandi G. - Introduzione allo studio dell'Entomologia. - Vol. I, 1951, Bologna.

⁽⁴⁾ Wigglesworth V. B. - On the function of the so-called « Rectal-Glands » of Insects. - Quart. Journ. Microsc. Sci., 297, (131-150), 1932, London.

⁽⁵⁾ Weil E. - Vergleichend-morphologische Untersuchungen am Darmkanal einiger Apiden und Vespiden. - Z. Morph. u. Okol. Tiere 30, (438-478), 1935.

⁽⁶⁾ Trappmann W. – Die Rectaldrüsen von Apis mellifica L. – Archiv. Biennenkunde, 5, (213-220), 1923.

⁽⁷⁾ Wiggles worth V. B. - The Principles of Insect Physiology, 1953, London.

⁽⁸⁾ Berlese A. - Gli Insetti. - Vol. I, 1909, Milano.

⁽⁹⁾ Palm N. B. - The rectal papillae in Insects. - Lunds Univ. Arsskr. N. F. Avd. 2, 45, n. 8, (1-29), 1949, Lund.

⁽¹⁰⁾ Patton R. L. e Craig R. – The rates of escretion of certain substances by the larvae of the mealworm, Tenebrio molitor L. – Journ. Exp. Zool., vol. 80-81, (437-57), 1939.

⁽¹¹⁾ Bonè G. e Koch H. – Le role des tubes de Malpighi e du rectum dans la régulation ionique chez les Insectes. – Ann. Soc. Roy. Zool. Belg. 73, (73-87), 1942.

⁽¹²⁾ Hers M. J. - Anaérobiose et régulation minérale chez les larves de Chironomes. - Ann. Soc. Roy. Zool. Belg. 73, (173-79), 1942.

⁽¹³⁾ Krogh A. - Osmotic régulation in acquatic animals., 1939, Cambridge.

Koch (1938) e Wigglesworth (1938) da parte delle papille anali delle larve acquatiche di Ditteri ((14) e (7)).

Da quanto ho sopra esposto è evidente che le funzioni delle papille rettali variano e comunque non sono ancora bene definite. Ciò posto, ho ritenuto opportuno esaminare, sulla scorta di analoghi lavori compiuti su altri Insetti, le funzioni di questi organi nelle Api, e di controllare se essi abbiano non soltanto la funzione già attribuita loro (WIGGLESWORTH, 1932) del riassorbimento dell'acqua dagli escrementi, e dell'eliminazione dell'anidride carbonica, ma anche e soprattutto quella di assorbire, dal contenuto rettale, taluni sali minerali, in particolare il cloruro di sodio.

A questo scopo, come verrà detto fra breve, ho compiuto una serie di esperienze su Api di età diversa ed in differenti condizioni di allevamento e di nutrizione.

Prima, però, di esporre le osservazioni da me compiute, ritengo indispensabile riassumere, sia pure in forma molto succinta, le nostre conoscenze sulla struttura delle papille, basandomi soprattutto sulle descrizioni fatte da Trappmann (6), Weil (5), e Dobrovsky (15), nonchè su osservazioni che ho avuto modo di fare nel corso delle mie esperienze.

Le papille rettali nelle Api sono in numero di 6; risultano disposte alla stessa altezza, a distanza regolare una dall'altra, parallele alla lunghezza assiale dell'ampolla rettale, e si presentano a guisa di rigonfiamenti, di forma ovale allungata. Sono costituite dall'epitelio e dall'intima rettale. Tanto nelle sezioni longitudinali che in quelle trasversali esse hanno, nell'Ape, un aspetto fondamentalmente eguale. Sono cioè formate da una parete interna monostratificata di cellule cilindriche alte, e da una parete esterna costituita invece da due strati di cellule cubiche. Le due pareti ora descritte delimitano una cavità a fondo cieco che costituisce il « lume della papilla ». Lo strato epiteliale che forma la parete interna si origina direttamente dalle cellule epiteliali del retto, cresciute nel senso della lunghezza. Queste cellule sono separate tra loro, almeno per un breve tratto della loro lunghezza, da stretti spazi («lacune» di Trappmann). Detti spazi o «lacune», come ho detto, hanno un breve percorso e non comunicano con la cavità centrale o lume della papilla. Internamente, lungo il lato che corrisponde al lume del retto, le cellule perdono ogni contorno e finiscono, almeno in apparenza, col fondersi, originando così uno strato ad aspetto sinciziale, che, a contatto con l'intima, presenta una sorta di rabdorio. Ai lati della papilla l'intima è particolarmente ispessita.

Le papille inoltre sono percorse da trachee che, penetrate tra le cellule della parete esterna, si ramificano nel lume. Le diramazioni tracheali, poi,

⁽¹⁴⁾ Koch H. J. - Chloride uptake by anal papillae: Chironomus and Culex larvae. - F. Exp. Biol. 15, (152-60), 1938.

⁽¹⁵⁾ Dobrovsky T. M. - Postembryonic Changes in the Digestive Tract of the Worker Honeybee (Apis mellifera L.). - Cornell Univ. Agric. Exp. St. Ithaca., 1951, New York.

o penetrano direttamente nelle cellule epiteliali cilindriche, o attraversano spazi che pongono in comunicazione il lume della papilla con questo epitelio. Questi spazi, d'altra parte, non debbono essere confusi con le «lacune» descritte da Trappmann e da me in precedenza ricordate, con le quali non hanno nulla a che vedere.

Man mano che si procede verso il fondo della papilla il lume va riducendosi nelle sue dimensioni. Infine si osservano solo spazi cavi più ristretti. Secondo Trappmann detti spazi sarebbero « lacune », secondo Weil sarebbero gli stessi nei quali decorrono le trachee. Quest'ultimo Autore, poi, sostiene che le « lacune » descritte da Trappmann comunicano con gli spazi suddetti. Una tale attrezzatura sarebbe, sostiene Weil, in relazione alla circolazione dell'acqua, supposto che le papille abbiano effettivamente la funzione di assorbire acqua dalle masse fecali contenute nel retto.

In altre parole, secondo questo Autore, l'acqua verrebbe all'inizio assorbita dallo strato sinciziale che trovasi, come si è detto, immediatamente al disotto dell'intima e da questo ceduta, in un secondo tempo, alle lacune, e quindi agli spazi nei quali decorrono le trachee, per finire col raccogliersi nel lume della papilla e da qui diffondersi, attraverso la parete esterna, nell'emolinfa.

Ai lati dell'epitelio della parete papillare interna, ora descritta, si osserva una zona formata da cellule più sottili ed allungate (« zona marginale » di Trappmann).

Per quanto si riferisce all'origine della parete esterna della papilla che, come ho detto, è formata da due strati di cellule cubiche, disposte al disotto dei fasci muscolari dell'ampolla rettale, le opinioni degli Autori sono piuttosto discordi. Secondo Dobrovsky (15) detta parete nell'Ape mellifica sarebbe di origine ectodermica e deriverebbe da « corpi cromatici », di origine nucleare, che si liberano, nei primi stadi pupali, dall'epitelio dell'ampolla rettale, in corrispondenza delle zone nelle quali si troveranno, nell'adulto, le papille.

EVENIUS (16) e LOTMAR (17) invece, il primo nella Vespula vulgaris, il secondo in Apis mellifica, ritengono che queste cellule siano di natura mesodermica, e che, libere in origine nell'emolinfa, finiscano coll'addossarsi esternamente alla parete dell'ampolla rettale.

Il materiale che ho avuto a mia disposizione risulta costituito, in massima parte, da operaie di *Apis mellifica* L. *ligustica* Spin. ed in minor numero da fuchi e da regine della medesima sottospecie.

Lo studio istologico delle papille rettali è stato da me compiuto ricorrendo all'uso di fissatori e coloranti diversi. Fra i primi ho usato il Bouin,

⁽¹⁶⁾ Evenius C. – Uber die Entwicklung der Rektaldrüsen von Vespa vulgaris. Zool. Jahrb. Anat. 56, (349-372), 1933.

⁽¹⁷⁾ Lotmar R. – Die Metamorphose des Bienendarmes (Apis mellifica). – Beihefte z. Schweiz. Bienen-Ztg. 10, (443-506), 1945.

il Carnoy, l'alcool e la formalina; fra i secondi l'Azan, l'Ematossilina-Eosina, l'Ematossilina ferrica, il P.A.S. (Acido Periodico Schiff). Ho ritenuto opportuno seguire per la ricerca istologica metodi diversi perchè mi fosse possibile compiere esami comparativi tra le sezioni di papille rettali isolate da soggetti aventi età diversa e sottoposti a diversa alimentazione.

Per controllare se effettivamente le papille rettali delle Api siano in

grado di assorbire dal contenuto del retto i sali minerali a base di cloro, mi sono valsa dei metodi descritti da Leschke e da Groebbels (18). Seguendo la tecnica descritta dai metodi suddetti, ho fissato, per 24 ore, l'apparato digerente delle Api in una soluzione al 2% di Nitrato d'argento, contenente l'1% di acido nitrico. Trascorse le 24 ore, ho aggiunto alla soluzione formolo nella proporzione dell'8%. I canali alimentari, così fissati, sono stati ripetutamente lavati in acqua distillata. Queste varie operazioni sono state eseguite sempre in ambiente perfettamente scuro e, solo dopo aver compiuto i vari passaggi, ho esposto i pezzi fissati



Fig. I.

Papilla rettale di *Apis mellifica* prelevata al momento dell'uscita dell'insetto dalla cella. — Sezione trasversale. Reazione Ag. Ing. 340. a) granuli di precipitato all'interno delle «lacune».

alla luce solare per un giorno intero; quindi li ho inclusi in paraffina. Col metodo ora descritto il cloro, qualora sia presente, precipita sotto forma di cloruro d'argento che, esposto all'azione dei raggi solari, viene ridotto ad argento metallico e come tale quindi reso visibile. Si tratta in sostanza, come si è visto, di una reazione indiretta. Il prodotto finale reperibile non è il cloro, ma bensì l'argento metallico, il quale peraltro rivela con la sua presenza l'esistenza del cloro.

Trattandosi di una tecnica suscettibile di eventuali inconvenienti ed errori nella sua applicazione, ho ritenuto indispensabile ripetere per parecchie

⁽¹⁸⁾ Lison L. - Histochimie et cytochimie animales, (193-200), 1953, Paris.

volte, sempre su abbondante materiale, le stesse prove. Posso fin d'ora dichiarare che i risultati ottenuti da ciascuna prova sono stati identici.

Allo scopo di controllare eventuali alterazioni istologiche verificatesi a carico non solo delle pareti delle papille rettali, ma anche dell'intero apparato digerente, ho ritenuto opportuno eseguire, di pari passo alla ricerca



Fig. II.

Papilla rettale di *Apis mellifica* prelevata da individui di un alveare in condizioni normali. — Sezione trasversale. Reazione Ag. Ing. 340. a) granuli di precipitato all'interno delle «lacune». b) tracce di precipitato rinvenibili ai margini dell'epitelio cilindrico, in corrispondenza delle «zone marginali». c) Ag. metallico, frapposto fra i due strati di cellule cubiche della parete papillare esterna. d) ammasso di precipitato lungo l'intima della papilla.

del cloro, anche alcuni esami istologici del canale alimentare di Api prese nelle identiche condizioni e nelle stesse arniette sperimentali, usate per la ricerca del cloro.

Le prove sperimentali sono state compiute, come ho già detto, su Api di età diversa ed in differenti condizioni fisiologiche, cioè:

- su Api al momento dello sfarfallamento;
- 2) su Api prelevate in alveari in condizioni normali;
- 3) su Api preventivamente tenute a digiuno per un certo numero di giorni;
- 4) su Api alimentate con sola acqua per tre giorni;
- 5) su Api alimentate con soluzione zuccherina all'80% conte-

nente cloruro di sodio puro nella proporzione dello 0,5%.

Tale alimentazione è stata praticata in arniette sperimentali per un numero differente di giorni, e cioè per 1-3-6-8-17 e 21 giorni.

Nel corso di queste esperienze si è avuto naturalmente cura di conservare le Api delle diverse arniette nelle identiche condizioni ambientali (temperatura, umidità, ecc.).

1) Ricerca del cloro ed esame istologico su Api al momento dello sfarfallamento (fuoriuscita dalla cella).

Nelle sezioni trasversali compiute su canali alimentari di Api prelevate al momento della loro uscita dalla cella, il retto appare dilatato. Non ho rilevato alcun particolare accumulo di precipitato lungo l'intima delle papille rettali, la qual cosa esclude che a questa età si compia da parte delle

papille un processo di assorbimento.

Negli spazi intercellulari ho osservato granuli di precipitato che tendono a divenire più numerosi alla base di ciascuna lacuna. Il plasma delle cellule epiteliali, compreso quello sottostante all'intima, ha un aspetto uniformemente granulare. Nella parete esterna della papilla i granuli di precipitato sono disseminati irregolarmente lungo tutta

 Api prelevate da alveari in condizioni normali.

la superficie (fig. I).

Nel lume del retto si notano ammassi di precipitato distribuiti lungo l'intima delle papille. Il plasma delle cellule epiteliali delle papille ha un aspetto omogeneo spugnoso, più chiaro di quanto non si sia osservato nei preparati fatti su canali alimentari di Api appena sfarfallate. In queste



Fig. III

Mesentero di *Apis mellifica* prelevata da individui di un alveare in condizioni normali. — Sezione trasversale. Reazione Ag. Ing. 240.

Api, la cui età non mi è stato possibile definire, ma che erano sicuramente bottinatrici e quindi avevano ormai raggiunto e superato i 20 giorni dallo sfarfallamento, ho potuto osservare sia nell'interno delle lacune intercellulari, sia lungo i margini delle pareti delimitanti il lume della papilla, tracce di precipitato molto più evidenti che non nelle Api al momento del loro sfarfallamento.

Nella parete papillare esterna tale precipitato di argento metallico si presenta sotto forma di sottile strato continuo frapposto, almeno in apparenza, tra i due strati di cellule cubiche.

Nelle sezioni di questi canali alimentari si possono riconoscere granuli di argento metallico distribuiti ai due lati delle papille tra la zona marginale e l'epitelio cilindrico.

Quanto ho descritto è stato da me osservato costantemente in tutte le sezioni di apparati digerenti di Api prelevate da alveari in condizioni normali. Solo qualche volta ho avuto modo di rilevare piccole modificazioni circa la presenza di precipitato, e poichè queste modificazioni si sono presentate con una certa costanza, penso che ciò possa attribuirsi al fatto che le papille,

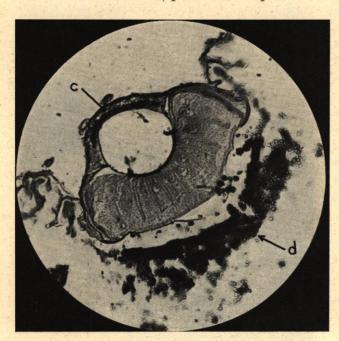


Fig. IV.

Papilla rettale di *Apis mellifica* alimentata per 3 giorni con sola acqua. — Sezione trasversale. Reazione Ag. Ing. 285. c) Ag. metallico ancora presente fra gli strati cellulari della parete esterna. d) ammasso molto notevole di precipitato lungo l'intima papillare.

al momento della fissazione del pezzo in nitrato di argento, erano in stadi funzionali diversi. In altre parole ritengo che vi sia un momento in cui la papilla ospita, nelle cellule cilindriche della parete interna, ciò che ha assorbito, e momenti in cui essa cede all'organismo ciò che ha accumulato. Nella prima fase gli spazi intercellulari mostrano, verso il lume della papilla rettale una certa quantità di precipitato, che è peraltro particolarmente evidente nelle regioni laterali dell'epitelio cilindrico, nello spazio che intercorre tra la zona marginale e l'epitelio stesso. Il plasma cellulare è più acquoso

rispetto ad altri stadi fisiologici della papilla stessa ed il suo lume più dilatato. Questa è, a mio giudizio, la fase che si potrebbe definire di assorbimento.

In sezioni fatte su altri canali alimentari, estratti evidentemente in momenti funzionali diversi della papilla, le varie parti ricordate appaiono meno ricche di precipitato, ed il plasma delle cellule epiteliali cilindriche ha costantemente un aspetto più denso.

La parete esterna di dette papille presenta inoltre una traccia netta e continua di argento metallico. È questa la fase durante la quale la papilla si libera della sostanza assorbita per cederla all'emolinfa.

Osservazioni analoghe sono state da me costantemente osservate anche nelle successive prove (figg. II e III).

3) e 4) Api preventivamente tenute a digiuno ed Api alimentate con acqua.

Nelle Api sottoposte ad un periodo più o meno lungo di digiuno il retto mostra costantemente, in confronto con quelle che conducono vita normale, un maggior accumulo di precipitato lungo l'intima della papilla, e partico-

larmente tra i due strati di cellule della parete esterna. Non ho invece osservato precipitato lungo gli spazi intercellulari, nelle regioni laterali della papilla e lungo il margine della parete esterna delimitante il lume della papilla stessa.

Il plasma delle cellule appare più denso. Il fatto che, in queste Api, il precipitato abbia la distribuzione sopra descritta e sia particolarmente evidente tra i due strati di cellule della parete esterna, starebbe a dimostrare, a mio parere, che la papilla, nel tentativo di ricostituire l'equilibrio fisiologico dell'organismo, equilibrio alterato in seguito al prolungato pe-



Fig. V.

Papilla rettale di *Apis*• *mellifica*, alimentata per 1 giorno con soluzione zuccherina contenente cloruro di sodio. — Sezione trasversale. Reazione Ag. Ing. 395.

riodo di digiuno, va cedendo quasi tutto il suo contenuto in acqua, e parte della sua riserva in cloruro di sodio.

La supposizione che la papilla abbia effettivamente il compito di « organoriserva » di cloruro di sodio, trova conferma anche nelle osservazioni da me successivamente compiute su Api alimentate per 3 giorni consecutivi con sola acqua.

Questa prova è stata da me fatta allo scopo di vedere se la papilla, supposta responsabile dell'assorbimento dei sali, sia realmente in grado di assorbirli in qualsiasi condizione, anche quando cioè l'alimentazione delle Api risulti assai povera di composti minerali. Dalle sezioni istologiche eseguite su canali alimentari di queste Api è apparso che, mentre la parete intestinale è molto più povera in argento metallico di quanto non sia stato osservato nelle due prove precedenti, le papille, all'opposto, hanno un aspetto del

tutto simile a quello presentato dalle papille di Api sottoposte a digiuno (fig. IV).

5) Api alimentate da 1 a 21 giorni con soluzione zuccherina contenente cloruro di sodio puro nella proporzione dello 0,5 %.



Fig. VI.

Papilla rettale di *Apis mellifica*, alimentata per tre giorni con soluzione zuccherina contenente cloruro di sodio. — Sezione trasversale. Reazione Ag. Ing. 240.

Dall'esame istologico ed istochimico dell'apparato digerente di Api allevate in arniette sperimentali ed alle quali è stato somministrato, da 1 a 21 giorni, il cloruro di sodio in soluzione zuccherina, è risultato che, mentre fino al 6º giorno il precipitato di argento si rinviene non solo in corrispondenza della papilla, ma anche lungo l'intera parete del retto (fig. VII), dall'8º giorno in poi esso si limita alla sola papilla (fig. VIII). Inoltre, mentre fino al 17º giorno circa l'argento metallico si deposita in modo da costituire uno strato continuo solo in rapporto all'intima papillare (fig. XI), da questo momento in poi il precipitato si distacca dalla parete della papilla stessa, si frantuma, e si distribuisce variamente nel lume dell'ampolla rettale (fig. XII).

- Il plasma dell'epitelio cilindrico appare, per tutta

la durata dell'esperimento, chiaro, acquoso con nuclei grossi e vescicolari. Durante i primi sei giorni di una tale alimentazione l'argento metallico è presente solo lungo i margini epiteliali delimitanti il lume papillare, ed anche tra le cellule della parete esterna (fig. VII). Dall'8º giorno in poi si cominciano a notare depositi di precipitato anche ai lati della papilla ed in questa posizione l'accumulo di argento metallico va gradatamente aumentando fino al 21º giorno, finendo con l'assumere l'aspetto di uno strato compatto (figg. VIII e XIII). Contemporaneamente alla comparsa di precipitato ai mar-

gini della papilla si osserva non solo l'aumento di analoghe granulazioni nel lume della papilla e nelle cellule della parete esterna, ma anche la loro ricomparsa negli spazi intercellulari (lacune) e nelle cellule della parete interna (fig. XIII).

Da quando ho sepra esposto, e soprattutto dalla diversa posizione del

precipitato di argento metallico in rapporto alla papilla, si può dedurre che fino al 16º giorno, cioè fino a quando il precipitato suddetto aderisce all'intima, la papilla assorbe, dal contenuto rettale, acqua e cloruro di sodio, poi tale assorbimento cessa e al 17º-21º giorno si può pensare che la papilla abbia raggiunto la saturazione in cloruro (figg. V, VI, VII, VIII, IX, X, XI XII, XIII, XIV).

DISCUSSIONE E CONCLUSIONI

Dalle osservazioni e dagli esami dei preparati istologici ed istochimici compiuti nell'apparato digerente, ed, in particolare, in papille rettali prelevate da Api di età diversa ed allevate in differenti condizioni di vita e di alimentazione, è risultato quanto segue:

1) Nelle Api appena sfarfallate, catturate cioè al



Fig. VII.

Papilla rettale di *Apis mellifica*, alimentata per 6 giorni con soluzione zuccherina contenente cloruro di sodio. — Sezione trasversale. Reazione Ag. Ing. 240. d) ammasso di precipitato che va distribuendosi nuovamente lungo l'intima papillare.

momento della loro uscita dalla cella, si rinvengono minime tracce di precipitato di argento metallico solo lungo gli spazi intercellulari (lacune) della parete papillare interna, spazi che Weil ed altri AA. sono propensi a considerare come sedi di transito di acqua, il che spiega le deboli tracce di cloruro di sodio osservate. Non ho mai osservato depositi di precipitato lungo il margine interno della papilla.

Un tale aspetto sta a dimostrare, a mio avviso, che, in queste Api ed in questo momento, la papilla non ha alcuna funzione di assorbimento di clo-

ruro di sodio, il che peraltro trova giustificazione nelle particolari condizioni di vita e di alimentazione dell'organismo al momento dello sfarfallamento.

2) Nelle Api sfarfallate da parecchi giorni e prelevate da alveari in condizioni normali, sono visibili depositi di argento metallico limitatamente alle sole papille rettali ed in diverse parti di queste. Così il precipitato è



Fig. VIII.

Papilla rettale di *Apis mellifica*, alimentata per 8 giorni con soluzione zuccherina contenente cloruro di sodio. — Sezione trasversale. Reazione Ag. Ing. 395. b) tracce di precipitato rinvenibili di nuovo ai margini dell'epitelio cilindrico.

evidente negli spazi intercellulari, nelle zone marginali dell'epitelio cilindrico, nella parete papillare esterna ed anche lungo l'intima della papilla.

La presenza di argento metallico nelle varie parti della papilla sta a dimostrare che, in questo momento, la papilla effettivamente è in grado di assorbire, dal contenuto del retto, il cloruro di sodio, che cede poi, secondo le necessità dell'organismo, all'emolinfa.

- 3) Nelle Api tenute a digiuno per un certo numero di giorni depositi di argento metallico sono visibili, anche in questo caso, solo nelle papille e soprattutto in corrispondenza della loro parete esterna.
- 4) Nelle Api alimentate da 1 a 21 giorni con soluzioni di sciroppo zuccherino, contenenti clo-

ruro di sodio puro, ho avuto modo di osservare aspetti diversi dell'apparato digerente e delle papille rettali, in rapporto con la differente durata di tale alimentazione.

Così nei primi giorni (1º-5º giorno) della somministrazione di cloruro di sodio, si rinvengono tracce di precipitato di argento lungo l'epitelio del mesentero, il che non era mai stato osservato nelle prove su riferite.

Ciò sta dunque a dimostrare che, in seguito a questa alimentazione particolarmente ricca in cloruro di sodio, la parete del mesentero già di per sè assorbe cloruro di sodio, che cede poi direttamente all'emolinfa. Tale supposizione trova conferma nell'aspetto delle cellule delle papille, il cui plasma è chiaro, acquoso e povero di precipitato.

Solo dopo il 5°-6° giorno di tale alimentazione la papilla accentua la sua attività di assorbimento del cloruro di sodio in confronto a quella esplicata dal rimanente tratto dell'apparato digerente, attività che acquista un'evidenza notevole dall'8° al 17°-21° giorno.

Mano a mano che aumenta l'assorbimento di cloruro di sodio da parte delle papille si osserva una graduale riduzione del tratto di plasma indifferenziato immediatamente sottostante all'intima, riduzione che diviene massima quando l'assorbimento di cloruro di sodio da parte della papilla è particolarmente notevole. Questa osservazione che ho potuto fare nel corso delle mie ricerche si contrapporrebbe però a quelle fatte in precedenza da Weil (1935). Secondo questo Autore infatti la distanza che intercorre tra l'intima e

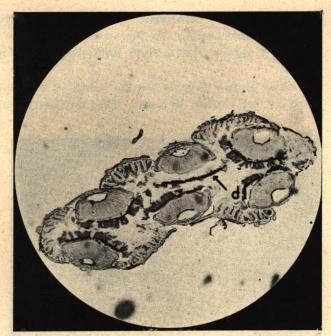


Fig. IX.



Fig. X.

Intestini di *Apis mellijica*, alimentate rispettivamente per 6 e 8 giorni con soluzione zuccherina contenente cloruro di sodio. — Sezioni trasversali. Reazioni Ag. Ing. 105. d) evidenti l'aumento e il rapporto che si vanno stabilendo fra presenza di precipitato e posizione delle papille, fra questi periodi diversi di alimentazione contenente cloruro.

le lacune sarebbe costante e tipica per le diverse specie di Apidi. Secondo le osservazioni da me compiute invece essa è variabile ed è in relazione, almeno entro certi limiti, con l'attività fisiologica della papilla stessa.

All'8º giorno circa la papilla viene ad assumere la funzione di « organoriserva » del cloruro di sodio. Tale comportamento trova la sua dimostra-



Fig. XI.

Intestino di *Apis mellifica*, alimentata per 17 giorni con soluzione zuccherina contenente cloruro di sodio. — Sezione trasversale. Colorazione Ematossilina-Eosina. Ing. 58. d) ammasso denso di materiale, ancora distintamente distribuito in corrispondenza dell'intima papillare.

zione nella presenza di precipitato di argento metallico in quelle parti della papilla che, tanto nelle Api appena sfarfallate, quanto in quelle prelevate da alveari in condizioni normali, non presentavano particolari depositi di argento.

Il fatto che nelle Api alimentate per 21 giorni con soluzione zuccherina contenente cloruro di sodio l'intima delle papille rettali non mostri, come nei giorni precedenti, un notevole ammasso di precipitato di argento, ma questo sia presente in ammassi irregolarmente distribuiti lungo tutta la parete normale del retto, sta ad indicare, a mio parere, che la pa-

pilla ha raggiunto, in questo momento, il suo massimo potere di assorbimento e che quindi, essendo satura, non è più in grado di assorbire eloruro di sodio.

La capacità di assorbimento elettivo continuerebbe, intercalata da periodi di stasi, fino al 16°-17° giorno circa. Prima di questo momento la massima parte di cloruro di sodio assorbito è distribuito soprattutto in quelle zone nelle quali le lacune comunicano con i canali entro cui decorrono le trachee e nei tratti antistanti le « zone marginali ». Questo si poteva infatti rilevare anche nelle sezioni papillari periferiche, che risultano sempre più ricche di argento metallico. All'avvicinarsi della saturazione (17° giorno) le cellule cilindriche della parete papillare interna si arricchiscono di preci-

pitato. Tale accumulo di argento metallico, rinvenibile, come ho accennato, solo internamente alle papille e non nelle altre parti della parete dell'intero apparato digerente (fig. XIV) sta a dimostrare che non è più possibile parlare di fenomeno osmotico. Ad avvalorare maggiormente la supposizione che anche anatomicamente le cellule delle papille abbiano una ben diversa e più precisa specificità nell'assorbimento di acqua e cloruro di sodio in con-

fronto alle altre cellule della restante parete del canale alimentare, riferirò altre osservazioni da me fatte nel corso di queste prime prove sperimentali.

Mentre le cellule dell'apparato digerente, dopo un prolungato contatto con soluzioni contenenti cloruro di sodio, alterano la propria
struttura, assumendo la
forma sferoidale, quelle
della parete papillare
conservano la propria
forma cilindrica ed allungata.

Le papille rettali, dunque, hanno la funzione di assorbire elettivamente il cloruro di sodio, e basta tale funzione, che rappresenta, d'altra parte, uno dei principali compiti delle

Fig. XII.

Intestino di Apis mellifica, alimentata per 21 giorni con soluzione zuccherina contenente cloruro di sodio. — Sezione trasversale. Colorazione Ematossilina-Eosina. Ing. 55 (il rapporto fra ammasso denso di materiale e posizione delle papille, notato nella figura precedente, non si rileva affatto in sezioni di intestini di Api giunte a questa fase di alimentazione).

papille, per spiegare la presenza di una fitta rete di trachee le quali penetrano, come ho potuto osservare, nella parete interna della papilla stessa, distanziate da intervalli regolari.

Tuttavia osservazioni per ora sporadiche, e fatte soprattutto, per ovvie ragioni, in arniette sperimentali, e quindi in condizioni tutt'altro che naturali, fanno presumere che la funzione delle papille possa essere in realtà ancora più complessa.

In conclusione le ricerche da me compiute consentono di affermare che la papille rettali non hanno la sola funzione di assorbire l'acqua, ma anche quella di sottrarre dal contenuto intestinale, e forse, in determinati casi, dall'emolinfa stessa, il cloruro di sodio, e pertanto di funzionare quali organiriserva di tali sostanze.

L'assorbimento del cloruro di sodio dal contenuto intestinale si compie anche quando questo, come nell'alimentazione normale dell'Ape mellifica,

sia presente in minima quantità.

Inoltre, mentre le cellule del mesointestino, in funzione dell'aumentata, seppur temporanea, capacità assorbente, modificane la loro forma discorpale la loro forma discorpale.

funzione dell'aumentata, seppur temporanea, capacità assorbente, modificano la loro forma, divenendo sferoidali, le cellule delle papille rettali, che proseguono nell'assorbimento, non subiscono alcuna modificazione. Esse conservano la loro tipica forma cilindrica, allungata, mentre nel loro plasma si osserva un maggior accumulo di cloruro di sodio.

Un tale comportamento dimostra, a mio parere, che le cellule della papilla rettale hanno la funzione specifica di assorbire il cloruro di sodio, mantenendo costante, pertanto, la

d) l'ammasso di precipitato non è più strettamente collegato alla di assorbire il cloruro di sodio, mantenendo costante, pertanto, la pressione osmotica. Infine, sempre dagli esperimenti eseguiti, risulta chiaro

che tale assorbimento è lento e progressivo.

In sostanza le cellule delle papille rettali sarebbero le uniche cellule dell'apparato digerente nelle quali si abbia un enorme accumulo di cloruro di sodio, in quantità superiore alla stessa presenza in acqua, e pertanto sono le sole cellule capaci di rispondere con un assorbimento ad una pressione osmotica maggiore del lume rettale.

Una tale osservazione porta all'ipotesi già avanzata da alcuni Autori per altri Insetti, e cioè che la funzione delle papille rettali di assorbire i sali dal contenuto intestinale, per cederli all'emolinfa onde compensarne la diminuzione in seguito al processo di escrezione, sia analoga alla funzione esercitata dai tubuli renali dei Vertebrati.



Fig. XIII.

Papilla rettale di *Apis mellifica*, alimentata per 21 giorni con soluzione zuccherina contenente cloruro di sodio. — Sezione trasversale. Reazione Ag. Ing. 395. a) fitti granuli di precipitato all'interno dell'epitelio cilindrico. b) l'Ag metallico, presente ai margini dell'epitelio cilindrico, ha assunto, a questo stadio, l'aspetto di strato compatto. d) l'ammasso di precipitato non è più strettamente collegato alla posizione delle papille.

Inoltre, tenuto conto che questi sali minerali sono presenti in minima quantità nella normale alimentazione delle Api, e tenuto conto altresì che

i sali di cloro sono indispensabili regolatori della pressione osmotica dei tessuti, ne viene di conseguenza che le papille rettali, attraverso questa loro specifica funzione di assorbimento del cloruro di sodio, servono per conservare tale pressione osmotica regolare.

RIASSUNTO

Il presente lavoro ha lo scopo di contribuire alla conoscenza della funzione esplicata dalle papille rettali nell'Ape mellifica (Apis mellifica L. ligustica Spin.). Più precisamente mi sono proposta di indagare la funzione delle papille nell'assorbimento dei sali.

Per motivi soprattutto di ordine pratico mi sono limitata allo studio dell'assorbimento del cloruro di sodio.

Dalle ricerche eseguite è risultato quanto segue:

1) Le papille rettali, anche nell'Ape mellifica, hanno

la funzione di assorbire, dal contenuto intestinale, il cloruro di sodio, e pertanto di funzionare quali organi-riserva di tali sostanze.

2) Il cloruro assorbito viene ceduto, in caso di necessità, dalle papille all'emolinfa.

3) Le papille esplicano detta funzione solo dopo lo sfarfallamento.

4) Le papille sono in grado di compiere tale assorbimento fino ad un determinato limite di concentrazione, oltre il quale arrestano la loro attività. Detto limite, in una alimentazione ad elevata concentrazione in cloruro di sodio, sarebbe raggiunto dalle papille verso il 16°-17° giorno.

Le papille inoltre, in casi eccezionali, quando cioè il cloruro di sodio è presente in quantità notevoli nell'emolinfa, sono in grado, forse, di assorbirlo anche da quest'ultima. Pertanto le papille non funzionerebbero solo quali organi-riserva, ma soprattutto quali organi capaci di regolare e mantenere costante la pressione osmotica dell'organismo.



Fig. XIV.

Mesentero di *Apis mellifica*, alimentata per 21 giorni con soluzione zuccherina contenente cloruro di sodio. — Sezione trasversale. Reazione Ag. Ing. 240.