

Un'analisi comparativa della morfologia,
anche a livello ultrastrutturale,
dei corpi cardiaci (*Corpora cardiaca*) degli Insetti

INTRODUZIONE

I corpi cardiaci sono organi di complessa struttura che per l'intrinseca attività secretoria endocrina, oltre che per il ruolo neuroemale che svolgono nel sistema neurosecretorio degli insetti, si pongono funzionalmente al centro dell'integrazione neuroendocrina dell'organismo. In effetti questi organi sono implicati in tutta una costellazione di funzioni su cui si esercita il condizionamento endocrino: nella regolazione delle mute e della metamorfosi e, nell'adulto, nel controllo del metabolismo, della funzione riproduttiva, dei movimenti ritmici del cuore e di altri organi, nella modulazione di bioritmi.

Ascritti dagli antichi anatomici al cosiddetto settore pari del sistema nervoso stomatogastrico sotto le varie denominazioni di gangli del vaso dorsale, faringeali, latero-faringeali, i corpi cardiaci sono stati identificati da me per la prima volta nella loro funzione endocrina come parte di un « sistema endocrino » degli insetti costituito dai « corpi faringei » (il nome col quale li designavo: l'aggettivo « cardiaca » fu proposto in seguito da Pflugfelder, 1937) e dai *corpora allata* (De Lerma 1933, 1937; v. anche Hanström 1940, Casal 1948, Scharrer 1963).

Non v'è dubbio che l'estensione agli invertebrati dei concetti generali della neurosecrezione ha fermato l'attenzione degli studiosi soprattutto sul ruolo neuroemale dei corpi cardiaci, confermato anche per via sperimentale (Scharrer 1951, 1952, Thomsen E. 1954), tanto che in un primo tempo si attribuì un'origine estrinseca, cerebrale, a tutta o quasi la secrezione che si poteva evidenziare negli organi. In un lavoro sulla istologia della neurosecrezione e sui corpi cardiaci dell'*Idrofilo* (De Lerma 1956) riaffermavo il ruolo endocrino dei corpi cardiaci in più di quello neuroemale di deposito (storage) e rilascio nell'emolinfa del neurosecreto proveniente dal cervello. Il duplice ruolo neuroemale-endocrino dei c. cardiaci veniva confermato dai dati di un'approfondita ricerca a livello ultrastrutturale sul Blattodeo *Leucophaea maderae* (Scharrer 1963): « The dual character of the corpus cardiacum, namely that of a storage and release center for extrinsic neurosecretory substances and of

an endocrine organ in its own right, is herewith established beyond doubt».

Le cellule secetrici intrinseche dei corpi cardiaci, che hanno funzione endocrina, vengono classificate, generalmente, come cellule neurosecetrici. È questa una questione di interesse citologico generale che merita di essere discussa e approfondita. Anche importante, e in certo senso controversa, è la valutazione biologica della immunoreattività delle cellule intrinseche dei corpi cardiaci e dei neuroni neurosecetrici del cervello (Schooneveld et al. 1986, Raabe 1986).

Scopo del presente lavoro è quello di condurre un'analisi comparativa, nel quadro delle grandi linee della sistematica degli insetti, dei dati più consolidati che si posseggono oggi sui corpi cardiaci nei riferimenti: a) alla loro morfologia, soprattutto a livello ultrastrutturale; b) alla definizione del tipo citologico delle loro cellule secetrici intrinseche di attività endocrina; c) al significato morfologico e funzionale che a questi organi compete nell'integrazione neuroendocrina dell'organismo degli insetti.

LINEAMENTI DELLA MORFOLOGIA DEI CORPI CARDIACI E LORO RAPPORTI CON CENTRI NERVOSI ED ORGANI ADIACENTI

I corpi cardiaci sono situati, di regola, sul tratto faringeale retrocerebrale, e sono in relazione, generalmente, con l'aorta cefalica; sono innervati, tipicamente, da tre paia di nervi — *nervi corporis cardiaci* I, II, III, dei quali i primi due sono fusi in molti insetti in un nervo unico — che contengono, assieme a quelli ordinari di innervazione, assoni neurosecetrici peptidergici, nonché, in Blattoidei ed Ortoteri, anche assoni aminergici. I somata di questi assoni neurosecetrici sono nel cervello: nel protocerebro, principalmente nella *pars intercerebralis* e nel tritocerebro (Raabe 1963; v. anche Mason 1973). In alcune specie esiste anche un n. cardiaco IV di origine deutocerebrale (Brousse-Gaury 1967) (v. fig. I).

Un nervo che dai c. cardiaci va ai c. allati — *nervus corporis allati* — assicura a questi ultimi un'innervazione di origine cerebrale, nonché l'apporto, in alcune specie, di un neurosecreto ugualmente di origine cerebrale. In alcune specie di ordini diversi c. cardiaci e c. allati appaiono a stretto contatto, sì da costituire un vero «*corpus cardiacum-corporis allatum complex*» neuroendocrino (Mason 1973; Pipa 1978, Dogra e Ewen 1970). Negli Efemeroteri l'innervazione è esclusivamente di origine sottoesofagea (Arvy e Gabe 1953).

Nei corpi cardiaci si distingue più o meno nettamente secondo le specie una parte nervoso-neuroemale, costituita prevalentemente da assoni che provengono dal cervello (gran parte dei quali neurosecetrici),

e una parte ghiandolare di valore endocrino. Questa parte ghiandolare si evidenzia negli Ortotteri come un lobo posteriore degli organi anatomicamente definibile (Highnam 1961, Rademakers e Beenackers 1977).

Gli elementi citologici che compongono i corpi cardiaci sono: a) cellule secretrici intrinseche di funzione endocrina; b) cellule interstiziali

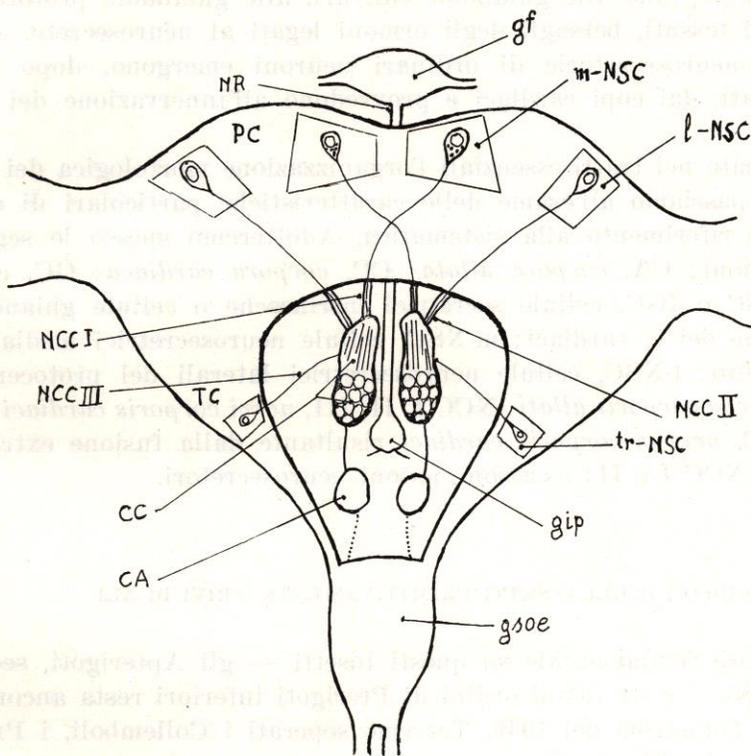


FIG. I

Diagramma delle relazioni degli organi endocrini retrocerebrali con i centri neurosecretori del sistema nervoso centrale: CA, *corpora allata*; CC, *corpora cardiaca*; gf, ganglio frontale; gip, ganglio ipocerebrale; g soe, ganglio sottoesofageo; l-NSC, cellule neurosecretrici laterali; m-NSC, cellule neurosecretrici mediali; NCC I, II, III, *nervi corporis cardiaci* I, II, III; NR, *nervus recurrens*; PC, protocerebro; TC, tritocerebro tr-NSC cellule neurosecretrici del tritocerebro.

di presumibile natura gliale, che si accompagnano alle cellule secretrici; c) cellule gliali di rivestimento degli assoni, meno (in quelli neurosecretori) nei siti di rilascio del neurosecreto.

I c. cardiaci sono delimitati da uno stroma extracellulare che vi si proietta internamente in gittate laminari che delineano una compartimentazione più o meno evidente del parenchima cellulare degli organi.

Attraverso questo stroma che ha ruolo connettivale, perché assolve a compiti di sostegno e di nutrizione, avvengono gli scambi di sostanze con l'emolinfa ed il rilascio di materiali di secrezione (sia neurosecretoria estrinseca, che intrinseca) (Scharrer 1963).

Una parte delle fibre neurosecretorie provenienti dal cervello attraversa semplicemente i c. cardiaci e procede sino ai c. allati ed oltre, in alcune specie, sino alle ghiandole salivari, alle ghiandole protoraciche e ad altri tessuti, bersagli degli ormoni legati al neurosecreto. Anche fibre non-neurosecretorie di ordinari neuroni emergono, dopo averli attraversati, dai copi cardiaci e provvedono all'innervazione dei corpi allati.

Delineata nei tratti essenziali l'organizzazione morfologica dei corpi cardiaci, passiamo all'esame delle caratteristiche particolari di questi organi in riferimento alla sistematica. Adotteremo spesso le seguenti abbreviazioni: CA, *corpora allata*; CC, *corpora cardiaca*; GC, cellule gliali; ISC o IGC, cellule secretrici intrinseche o cellule ghiandolari intrinseche dei c. cardiaci; m-NSC, cellule neurosecretrici mediali del protocerebro; l-NSC, cellule neurosecretrici laterali del protocerebro; NCA, *nervus corporis allati*; NCC I, II, III, *nervi corporis cardiaci* I, II, III; NCC, *nervus corporis cardiaci* risultante dalla fusione extracerebrale dei NCC I e II; ns-assoni, assoni neurosecretori.

I CORPI CARDIACI DEGLI INSETTI PRIMITIVAMENTE PRIVI DI ALI

Il lavoro fondamentale su questi insetti — gli Apterigoti, secondo Bauer 1885 — e su alcuni ordini di Pterigoti inferiori resta ancor oggi quello di Hanström del 1940. Terremo separati i Collemboli, i Proturi e i Dipluri dai Tisanuri.

Collemboli, Proturi, Dipluri

Hanström escludeva la presenza dei CA nei Collemboli, ma riteneva che in *Anura* un c. cardiaco filogeneticamente primitivo fosse da identificare in una formazione sopra-tentoriale di aspetto gangliare. Recentemente sono state eseguite ricerche morfologiche sulla neurosecrezione e organi endocrini in specie rappresentative di varie famiglie di Collemboli che hanno dato lo spunto ad interessanti considerazioni di ordine filogenetico (Cassagnau e Juberthie 1967a, 1967b; Cassagnau et al. 1968; Juberthie e Cassagnau 1971). In tutte le specie esaminate, che appartengono alle famiglie Poduridae, Hypogastruridae, Onychiuridae, Tomoceridae, Entomobryidae, Sminthuridae sono stati identificati i NCC I e II nel loro decorso intracerebrale e nell'origine, rispettivamente, nelle m-NSC e l-NSC. Appena emersi dal cervello questi nervi conflui-

scono in un cordone nervoso singolo che, ispessito per l'accumulo di neurosecreto, costituisce un tipo di «organo neuroemale» peculiare dei Collemboli in genere e particolarmente sviluppato in *Tomocerus* e *Orchesella*, che si pone in stretto rapporto col tronco cefalico aortico (o con un seno sanguigno dello stesso tronco). Mancando di cellule secretorie intrinseche, quest'organo neuroemale non sarebbe omologabile ai CC degli Pterigoti (Juberthie e Castagnau, l.c.). Ma recentemente Lauga-Reyrel (1984) ha studiato a livello ultrastrutturale l'organo neuroemale di *Hypogastrura tullbergi* (Tullberg) e vi ha individuato una evidente cellula secretoria che, associata alle fibre neurosecretorie di origine cerebrale, conferirebbe all'organo in questione le caratteristiche di un primitivo c. cardiaco.

Nei Collemboli i CA sono stati identificati in due corpicciuoli infra- o sopratentoriali, secondo le varie specie, costituiti di poche piccole cellule; la loro innervazione è di origine gangliare sottoesofagea, e questo è un dato di interesse filogenetico (v. discussione).

Nei Proturi i CC sono appena abbozzati come due lievi ispessimenti neuroemali dei NCC in cui si riscontrano, oltre le fibre nervose, poche cellule a limiti indistinti; ciascun corpo si prolunga in un sottile nervo aortico (François 1969, cit. in Juberthie e Cassagnau).

Per quanto riguarda i Dipluri va tenuto presente che negli Japigidi esistono due corpicciuoli, costituiti da una singola cellula cromofila circondata da poche piccolissime cellule simil-gliali, che Cazal (1948) identifica come omologhi dei CC, pur sottolineandone l'insolita posizione immediatamente al disotto dei lobi nucali del cervello.

T i s a n u r i

Sia nei Machilida che nei Lepismida la disposizione dei gruppi di cellule neurosecretorie cerebrali prelude a quella dei Pterigoti. Ma carattere peculiare di questi insetti primitivi è l'origine dei tratti assonici dei *nervi cardiaci* (= NCC I) che si riporta agli organi frontali laterali (Hanström 1940, Gabe 1953). Gli organi frontali laterali sono, per quanto riguarda gli insetti, organi propri dei Tisanuri, che protrudono sui lobi protocerebrali. La possibile omologia con le m-NSC degli Pterigoti, sostenuta da Hanström, anche nei riferimenti ad altri artropodi, pone un importante problema filogenetico di morfologia comparata meritevole di attenzione (De Lerma 1951; per quanto riguarda gli insetti v. anche Cazal 1948, Watson 1963).

Per il complesso ghiandola endocrino retrocerebrale dei Tisanuri conviene tener distinti, come due diversi ordini, gli Archeognati (= Machilida) dai Zigentomi (= Lepismida) perché soltanto in questi ultimi si riscontra un'organizzazione della parte endocrina retrocerebrale avvicinata a quella degli Pterigoti.

Hanström, pur identificando con precisione nei Machilidi i NCC I, non trova in questi insetti alcuna struttura riferibile a c. cardiaci. Ma in un successivo lavoro del 1943 ritiene di poter identificare in *Forbicina* (= *Dilta*) *germanica* un primordio filogenetico di c. card. in un gruppetto di due o tre cellule localizzato all'emergenza dal cervello dei NCC I. Ma l'esistenza di un sia pur rudimentale CC nei Machilida non ha trovato conferma nemmeno in accurate recenti ricerche a livello ultrastrutturale (v. Bitsch 1986, che riporta e discute anche dati di Bart 1963 e di Bitsch 1964). Va segnalato però che nel Machilide *Trigonio-phthalmus alternatus* (Silv.) esiste un enigmatico organo composto di una ventina di cellule chiaramente secretrici che è localizzato, al disotto dell'esofago, tra i due bracci anteriori del tentorio, a stretto contatto con l'aorta cefalica ventrale ⁽¹⁾. Quest'organo, al quale è stato attribuito ruolo endocrino, è stato denominato « infra-aortic corpus » (Bitsch 1986).

Nei Lepismida i corpi cardiaci risultano bene evidenti in tutte le specie studiate dei generi *Thermobia*, *Ctenolepisma*, *Lepisma*, *Lepismina*, con la sola eccezione, sembrerebbe, del genere *Atelura*, mirmecofilo (v. Hanström 1940).

In *Thermobia domestica* (Packard) i CC sono bene evidenti come due corpi ovoidali situati trasversalmente ai lati dell'aorta, dietro il cervello. Ciascun corpo è costituito da una parte laterale, endocrina, che contiene una cinquantina di cellule secretrici e da una mediale, nervosa, aderente all'aorta, formata da fibre in prevalenza neurosecretorie (Watson 1963, Bitsch 1986). Le cellule della parte ghiandolare presentano caratteristiche ultrastrutturali simili a quelle delle cellule parenchimali intrinseche dei CC degli Pterigoti (v. in seguito, *Leucophaea maderae*). Fra queste cellule secretrici se ne riscontrano alcune, interstiziali, di tipo gliale.

L'innervazione dei CC dei Lepismida è piuttosto complessa: in *Thermobia* un paio di nervi interni, protocerebrali (con assoni l'origine dei quali sembrerebbe essere negli organi frontali laterali), raggiunge i CC come NCC I, per continuarsi nei nervi aortici neurosecretori, mentre la porzione esterna — quella ghiandolare — dei corpi riceve il nervo esterno (NCC II) (Watson l.c.).

L'omologia tra la parte ghiandolare dei CC dei Lepismida e quella degli omonimi organi degli insetti pterigoti trova conferma nei dati embriologici su *Ctenolepisma villosa* (Yashika 1961).

I CA dei Lepismidi, costituiti da due piccoli corpi vescicolari che si

(1) Nei Tisanuri il sistema vasale cefalico ha la disposizione primitiva di un'aorta dorsale che poco prima di aprirsi in avanti si congiunge, attraverso due rami circum-esofagei, ad un breve tronco aortico ventrale.

originano per invaginazione dell'ectoderma tra somite mandibolare e somite mascellare (Yashika 1960 a, b), restano localizzati nell'adulto tra i muscoli mascellari e sono innervati principalmente dalla massa gangliare sottoesofagea.

I CORPI CARDIACI DEGLI INSETTI PTERIGOTI

La struttura nervoso-ghiandolare dei corpi cardiaci, che si delinea già nei Lepismida, si afferma a partire dai Blattodei con particolare evidenza negli Ortotteri, nei quali un lobo ghiandolare si distingue anche anatomicamente da quello nervoso-neuroemale. Le ricerche ultrastrutturali riguardano ancor oggi un ristretto numero di specie alle quali più in particolare ci riferiremo.

E f e m e r o t t e r i , O d o n a t i

Il sistema delle ghiandole retrocerebrali (CC + CA) degli Efemerotteri presenta caratteri evidenti di primitività per la posizione dei CA, che sono arretrati nella testa ai lati del tentorio e innervati esclusivamente da centri gangliari sottoesofagei (Hanström l.c., Cazal 1948; cfr. Arvy e Gabe 1953). Il c. card., mediano impari, è contenuto nella parete dorsale dell'aorta: è costituito prevalentemente di fibre nervose che vi si intrecciano in una sorta di neuropilo. L'organo è innervato da due paia di nervi, esterni e interni, emergenti dal cervello.

I CC degli Odonati sono periaortici, dorsalmente confluenti in una massa mediana: sono innervati da due paia di nervi (esterni e interni) emergenti dal cervello e sono connessi ai *corpora allata* (Cazal l.c., Gillot 1969). La fine morfologia del sistema *pars intercerebralis-corpora cardiacum* è stata studiata al microscopio elettronico da Tembhare (1980). Questo autore ha confermato la prevalenza della componente nervosa nei CC della larva di *Aeschna cyanea*, affermata per gli Odonati in genere dai precedenti studiosi, ma ha anche potuto mettere in evidenza elementi ghiandolari intrinseci le cui caratteristiche ultrastrutturali (Golgi, reticolo rugoso, mitocondri, ribosomi) sono del tutto simili a quelle delle cellule cardiache intrinseche di *Leucophaea maderae*. In *Aeschna* Tembhare distingue due tipi di cellule secernenti intrinseche dei corpi: le une (INS₁ = IGC) sono più delle altre simili a quelle dei Blattodei per il contenuto di granuli di secrezione. Nei processi citoplasmatici che caratterizzano queste INS₁ sono presenti, assieme ai granuli di secrezione, profili di reticolo endoplasmatico granulare (REG).

Interessanti aspetti istofisiologici dell'attività di secrezione in rapporto alle mute degli Efemerotteri e degli Odonati sono stati evidenziati da Arvy e Gabe (1953).

Blattotteroidi, Ortotteroidi

Col fondamentale lavoro di Scharrer (1963), successivo a quelli di Willey e Chapman (1960) e di Meyer e Pflugfelder (1958), si afferma la moderna ricerca ultrastrutturale sui CC e, più in generale, su tutto il sistema neuroendocrino cerebrale degli insetti.

In *Leucophaea maderae* i CC sono bene sviluppati e, come quelli dei Paleotteri, risultano ancora in gran parte aderenti al vaso aortico. In alcuni Blattodei i NCC I e II si congiungono in un nervo unico (NCC) prima di entrare nel corrispondente CC. In *Diploptera* esiste anche un NCC III, ed il CA riceve fibre sottoesofagee (con un NCA II) in più del nervo (NCA I) emergente dal corrispondente c. cardiaco; i CC sono separati per tutta la loro lunghezza ed appaiono tra loro connessi da un «organo cardiaco-commessurale» (Lococo e Tobe, 1984).

I CC dei Blattotteroidi sono attraversati per lungo dal fascio di fibre nervose e di assoni neurosecretori di origine cerebrale. Parte di queste fibre nervose ed assoni neurosecretori procedono sino ai CA e in *Diploptera* anche oltre, verso il torace.

Un involucro «connettivale» avvolge completamente i corpi e vi penetra nell'interno in gittate laminari che, interposte tra le cellule e i fasci di fibre e di assoni, assolvono a funzioni di sostegno e di trofismo degli organi.

Nella regione anteriore-mediana dei CC si mettono in evidenza con appropriate colorazioni larghi accumuli di neurosecreto estrinseco, ed in più, in prossimità della superficie ventrale, anche materiale di secrezione intrinseca (v. fig. 1 del citato lavoro di Scharrer).

Nei CC di *L. maderae* Scharrer stabilisce, per la prima volta, una distinzione tra componenti citologici estrinseci e componenti intrinseci: i primi sono fibre nervose e assoni neurosecretori di origine cerebrale, i secondi sono cellule secetrici intrinseche dei CC-«parenchymal cells» ed elementi interstiziali simili a cellule gliali. Esaminiamo per prime, nelle loro caratteristiche ultrastrutturali, le cellule ghiandolari intrinseche (IGC) che costituiscono la base morfologica dell'attività endocrina dei CC. Queste cellule presentano sulle sezioni profili piriformi; ciascuna di esse si prolunga in un processo citoplasmatico che è stato assimilato, anche da successivi ricercatori, ad un assone («axon-like») di cellula neurosecretrice che, peraltro, qui è tutto contenuto nel parenchima degli organi. Il nucleo delle IGC è ovoidale, voluminoso, con due nucleoli evidenti e cromatina in zolle prevalentemente aderenti alla membrana interna. Il REG è configurato in sacchetti appiattiti addensati intorno al nucleo. Molto evidenti sono gli aspetti ultrastrutturali del complesso di Golgi che ne rivelano l'elaborazione dei granuli di secrezione. Questi granuli, di diametro tra 1000 e 3000 Å, hanno contenuto piuttosto omogeneo opaco agli elettroni, sono delimitati da sottile membrana: «...the

electron-opaque granules are released into the cytoplasmic matrix by the Golgi apparatus in the manner characteristic of gland cells, such as the neurosecretory cells of the earthworm » (Scharrer l.c., pag. 772).

I prolungamenti citoplasmatici delle IGC hanno profilo assai irregolare, diametro spesso considerevole di vari micra, e si inseriscono tra le stesse cellule ed anche tra gli assoni neurosecretori estrinseci; da questi ultimi si distinguono per caratteristiche ultrastrutturali dei granuli che vi si accumulano per esser poi estrusi per exocitosi. Nei processi citoplasmatici i granuli di secrezione sono di almeno due tipi diversi, gli uni densamente opachi agli elettroni e simili a quelli presenti nel « Golgi » dei corpi cellulari, gli altri pallidi (gray granules) a contenuto non omogeneo; negli assoni neurosecretori i granuli sono tutti uniformemente opachi (mancano i granuli grigi) e di due classi di dimensioni, intorno 900 Å (granuli piccoli) e a 3000 Å. Anche Willey e Chapman (1960) avevano osservato nello stesso insetto e in *Periplaneta americana* granuli di due classi, intorno a 150 e 300 m μ , contenuti in bulbi a sacco, ma non erano riusciti a stabilire se questi bulbi appartenevano ad assoni neurosecretori estrinseci o a prolungamenti delle cellule ghiandolari intrinseche dei CC.

Altri componenti citologici dei CC sono le cellule interstiziali, caratterizzate da nuclei dal contorno irregolare, con cromatina in zolle addensate, e da processi citoplasmatici che a guisa di membrane di cellule gliali rivestono gli assoni e circondano, parzialmente, anche le cellule secretrici intrinseche. I profili di queste membrane si distinguono sulle sezioni da quelli assonici e dai processi intrinseci perché sono privi di granuli, ma contengono piccole parti di ergastoplasma granulare e gliosomi (Scharrer l.c.).

Riferendosi al lavoro di Scharrer, Smith e Smith (1966) identificano in *Carausius morosus* tre tipi di componenti citologici dei CC: assoni i corpi cellulari dei quali sono localizzati nel cervello, cellule ghiandolari intrinseche (definite come « intrinsic secretory neurons ») provviste di prolungamenti citoplasmatici, cellule gliali.

Nelle linee generali la morfologia ultrastrutturale dei CC è, nei Fasmodei, simile a quella di *L. maderae* descritta da Scharrer. Alcune differenze riguardano i prolungamenti cellulari intrinseci che in *D. morosus*, oltre i granuli di secrezione (che sono di un unico tipo e identici a quelli dei corpi cellulari), contengono numerosi ribosomi ed anche, occasionalmente, « cisterne » di REG. Meyer e Pflugfelder (1958) interpretano come elementi ghiandolari le « cellule osmiofile » dei CC dello stesso insetto (si tratta, evidentemente, delle cellule « intrinseche », secretrici), che presentano « stark — sekretbeladenen pseudopodi-enartigen Fortsätze » (cfr. Pflugfelder 1937, Cazal 1948).

Le poche ricerche ultrastrutturali dedicate agli Ortoteri riguardano i generi *Locusta* e *Schistocerca* (Cassier e Fain-Maurel 1970, Cazal et al.

1971, Rademakers e Beenackers 1977). Anche nelle specie appartenenti a questi due generi i fondamentali elementi intrinseci dei CC sono le cellule ghiandolari (che Rademakers e Beenackers definiscono come « typical secretory cells ») e le cellule interstiziali. Nel lobo ghiandolare delle locuste, che ha una duplice attività endocrina adipocinetica e iperglicemica, penetrano terminali assonici estrinseci che ne regolano l'attività secretoria. Ciò troverebbe conferma nel dato che i contatti tra gli assoni estrinseci e le cellule ghiandolari « resemble synapses » (Rademakers e Beenackers). Cassier e Fain-Maurel (l.c.) descrivono vari tipi di assoni nella parte neuroemale, che si distinguono dai processi cellulari intrinseci per caratteristiche di forma e di dimensione dei granuli. Cazal et al. (l.c.) segnalano la presenza di « grey » granuli nelle cellule ghiandolari dei CC di *Locusta migratoria* che potrebbero formarsi direttamente nel REG in animali stressati dal volo.

Con l'applicazione della moderna tecnica della diffusione intraneuronica del CoCl_2 e precipitazione del Co^{++} (Pitman et al. 1972), Mason (1973) è riuscito a precisare finemente le relazioni nervoso-neurosecretorie che si stabiliscono in *Schistocerca vaga* tra gruppi di NSC cerebrali e complesso retrocerebrale (CC + CA). Risulta da questo interessante studio che la parte ghiandolare dei CC riceve col NCC I assoni delle m-NSC (e forse anche di un gruppo tritocerebrale), col NCC II assoni delle l-NSC. Con la stessa tecnica Pipa (1978) ha in seguito individuato i neuroni intercerebrali (m-NSC) e quelli, neurosecretori laterali (l-NSC) — gli uni e gli altri rivelabili con le colorazioni in toto del cervello secondo la tecnica della paraldeide-fucsina — che in *Periplaneta americana* penetrano nei CC e presumibilmente, per una loro parte, procedono poi sino ai CA.

Più numerosi sono i contributi sull'anatomia e sui rapporti del complesso retrocerebrale con i centri neurosecretori del sistema nervoso centrale e con lo stomatogastrico (Hanström 1940, Cazal 1948, Boisson 1949, Highnam 1961, Dogra 1967a, Naik 1978, Highnam e West 1971, Dogra e Ewen 1970, Peacock e Anstee 1977). Un approfondito studio istochimico della neurosecrezione cerebrale e dei corpi cardiaci di *Schistocerca gregaria* si deve a Prento (1972).

Un'interessante particolarità dei CC di *Melanoplus sanguinipes* è l'esistenza di un secondo chiasma dei NCC I nella parte mediana, di confluenza, degli stessi CC (il primo chiasma è nel cervello); per ciò in questo Acridide materiali di neurosecrezione delle m-SNC si portano nella parte ipsilaterale dei CC (Dogra e Ewen 1970). Anche in *Locusta migratoria migratorioides* alcune fibre neurosecretorie dei NCC I si incrociano nella regione di confluenza dei corpi cardiaci (Highnam e West 1971). Questi Autori hanno evidenziato nello stesso insetto il decorso di alcune fibre delle radici del NCC I nel neurofilo protocerebrale che è localizzato sopra la decussazione degli stessi NCC I. Queste fibre tra-

sportano una neurosecrezione che si accumula nel detto neuropilo formando un « neuropilar neurosecretory reservoir » durante l'affamamento (starvation), mentre al tempo stesso diminuisce il neurosecreto nei CC; il « reservoir » si va poi gradatamente svuotando negli animali che, sottoposti ad affamamento vengono successivamente alimentati. Con le sue variazioni di contenuto di neurosecreto, il serbatoio del neuropilo modula in certo modo la sintesi nelle m-NSC ed il trasporto ai CC del neurosecreto cerebrale.

Naik (1978) mette in evidenza in *Gryllus bimaculatus* la triplice innervazione dei CC con NCC I, II, III, e descrive la topografia istologica della parte posteriore dei corpi che comprende una zona periferica endocrina di cellule secetrici ed una interna, nervosa, in cui si raccoglie materiale di neurosecrezione. In un altro grillide — *Grylloides sigillatus* — Awasthi (1977) riesce a distinguere nei CC due tipi di cellule secetrici intrinseche in base alle dimensioni dei granuli. Anche nel Blattide *Epilampra* sp. si riscontrano due tipi di cellule intrinseche dei CC che differiscono per dimensioni e diverse affinità tintoriali (Awasthi 1978).

Nel Tettigonide *Jamaicana flava* i CC sono collegati da due brevi, spessi connettivi al ganglio ipocerebrale sul quale sono situati (Peacock e Anstee 1977).

Nei Dermatteri CC, CA e ganglio ipocerebrale formano un complesso che è in stretto rapporto con l'aorta (Cazal l.c., De Lerma 1942). Lhoste (1953) ha studiato alcuni aspetti istofisiologici della neurosecrezione e del complesso endocrino di *Forficula auricularia* in relazione al ciclo biologico. Dati ultrastrutturali si ricavano da un lavoro di Awasthi (1976) su *Euborellia annulipes*.

Nei Plecotteri Hanström distingue due tipi di complessi neuroendocrini cerebrali: un tipo *Nemura* in cui i CC, in gran parte tra loro fusi e strettamente aderenti al g. ipocerebrale, costituiscono col CA singolo, in posizione asimmetrica, un complesso organo retrocerebrale aderente all'aorta, ed un secondo tipo *Choroperla* caratterizzato dalla duplicità dei CA. Arvy e Gabe (1954a) confermano i dati anatomici di Hanström e precisano alcuni dati istologici relativi all'intero sistema intercerebralis-cardiacum-allatum.

Negli Isotteri si ha una disposizione d'insieme di tipo primitivo, con CA in localizzazione insolita, inseriti, come i CC, nella parete aortica. Prevale nettamente nei CC la componente nervosa di fibre e di assoni; scarse le « cellule cromofile » secetrici (Cazal), o addirittura assenti secondo Awasthi (1973).

R i n c o t i

Dopo il lavoro più volte ricordato di Cazal, i primi contributi allo studio dei CC, oltre che dei CA, degli Eterotteri si devono a Nayyar

(1956a, b) e a Junqua (1956). Nella regione posteriore dei CC del Miride *Adelphocoris lineolatus*, Ewen (1962) ritrova cellule ghiandolari la cui secrezione « seems to be released into the central portion of the cardiacum ». In *Ranatra elongata* i NCC I non penetrano nei CC ma si portano direttamente nella parete aortica e vi rilasciano neurosecreto prodotto da cellule A mediali-protocerebrali. Per ciò in questo insetto la parete aortica svolge un ruolo neuroemale che è indipendente dai CC; in questi ultimi si raccoglie soltanto neurosecreto delle cellule laterali B che vi viene convogliato dal NCC II (Dogra 1967b). Peraltro il ruolo neuroemale della parete aortica sembra essere una caratteristica generale degli Eterotteri (Dogra 1967c), secondo confermano i dati ultrastrutturali sull'apparato neuroendocrino, compresi i CC, del Ligeide *Oncopeltus fasciatus* (Unnithan et al. 1971). Le cellule parenchimali secetrici di questo insetto sono di due tipi, caratterizzati da granuli di due classi tra 1300 e 3000 Å e tra 1000 e 2300 Å; i loro prolungamenti, contenuti negli organi, si spingono sino alla parete aortica. Oltre le ordinarie fibre di innervazione, si riscontrano nei CC di *Oncopeltus* assoni con pochi granuli opachi che vanno oltre gli organi, ed assoni con granuli presumibilmente aminergici talora in stretto contatto con le cellule intrinseche. In questo insetto i CC non risultano direttamente impegnati nel deposito e rilascio di neurosecrezione di origine cerebrale, il ruolo neuroemale essendo vicariato dalla parete aortica (cfr. Srivastava e Dogra 1969, anche per quanto riguarda *Scutellera*), mentre « the endocrine function is possessed by the parenchymal cells » (Unnithan et al l.c.).

Cazal ha studiato in maniera precisa la morfologia generale del complesso CC-CA in specie rappresentative di varie famiglie di Omotteri. Qui ci fermiamo particolarmente a riferire su alcune delle più recenti ricerche. Bowers e Johnson (1966) distinguono nei CC dell'Afide *Myzus persicae* una « axonal » zona dalla regione periferica che è costituita da una diecina di cellule ghiandolari; in entrambe le regioni si riscontrano poche cellule di tipo gliale. Le cellule ghiandolari, evidentemente omologhe per caratteri strutturali alle IGC degli Eterotteri, contengono densi granuli opachi, di 1500 Å, alcuni dei quali aderenti alla superficie del corpo cellulare in posizione « suggestive of secretion from the cell surface ». Come in altre specie di Afidi precedentemente studiate da uno degli Autori (Johnson 1963), anche in *M. persicae* emergono dai CC tre paia di esili filetti nervosi, contenenti assoni neurosecretori, che vanno a vari organi e tessuti bersaglio: ai *corpora allata*, a cellule pericardiali, anche a muscolatura somatica e viscerale. Le « giunzioni » che gli assoni di questi nervi stabiliscono con gli elementi citologici effettori sono di tipo sinattico, e ciò ha legittimato l'idea che principi ormonali veicolati dal neurosecreto possono agire localmente a livello di queste « neurosecretomotor junctoins » (Per il trasporto a distanza,

direttamente agli effettori, di neurosecreto peptidico v. Steel 1977; per un'approfondita discussione sulle caratteristiche strutturali e sulle attività biochimiche e funzionali dei neuroni peptidergici v. Scharrer 1978).

Coleotteri

Le cellule fondamentali dei CC di *Hydrophilus* (= *Hydrous*) *piceus* sono di tipo cromofilo e mostrano segni evidenti di attività secretoria. E' accentuata nell'Idrofilo la struttura lobulare dei corpi cardiaci, ben disegnata dalle profonde gittate connettivali che contornano i lobuli spingendosi anche tra le cellule secretrici (De Lerma 1956). Anche in *Hydrophilus olivaceus* Gundevia e Ramamurty (1972) rinvencono numerose cellule secretrici intrinseche di tipo cromofilo ma a disposizione alquanto disordinata e cellule cromofobe interstiziali. Nei CC di entrambe le specie si osservano depositi di materiali di neurosecreto particolarmente cospicui in animali in accoppiamento. Questo materiale, decisamente Gomori-positivo, è frammisto qua e là ad un materiale floxino-filo che sembra essere ugualmente di origine cerebrale (De Lerma l.c.).

In *Hydrous piceus* De Lerma (1956) dimostrava, con ricerche istologiche e citochimiche, la funzione endocrina propria dei corpi cardiaci, in più di quella neuroemale per le sostanze neurosecretrici di origine cerebrale.

In *Leptinotarsa decemlineata* Arvy e Gabe (1954 b) studiano la neurosecrezione in rapporto alla metamorfosi e disegnano con precisione la struttura dei CC che nell'adulto contengono larghi depositi di neurosecreto.

In un Crisomelide (*Crynodes peregrinus*) Ray et al. (1980 a) distinguono nei CC una zona corticale ghiandolare da una interna nervosa; tale distinzione è meno netta secondo gli stessi Autori (Ray et al. 1980 b) in *Coccinella septempunctata*. In questo insetto i CC hanno funzione di deposito e rilascio del neurosecreto, ma la parete aortica rappresenta un addizionale organo neuroemale. Non è stato riscontrato neurosecreto nei CC del Carabide *Nebria brevicollis* (Ganagarajah 1965). In questa specie, a differenza di altre specie di Coleotteri, la funzione neuroemale di accumulo (storage) del neurosecreto è poco significativa. Le grandi cellule periferiche (corrispondenti, evidentemente, alle cellule secretrici intrinseche degli altri insetti) che costituiscono la parte distale dei CC presentano decisi caratteri strutturali e citochimici di elementi ghiandolari.

In *Leptinotarsa decemlineata* Schooneveld (1974) ha studiato il trasporto assonale del neurosecreto sintetizzato nelle m-NSC e nelle l-NSC, rispettivamente nei NCC controlaterali e ipsilaterali dei CC. La presenza nei CC di questo Crisomelide di rigonfiamenti lungo gli assoni fa pensare ad un possibile rilascio di neuropeptidi di origine cerebrale nella

emolinfa, nell'interno degli organi (Schooneveld 1983). Tombes e Smith (1970) hanno studiato la submorfologia del complesso CC-CA nel Curculionide *Hypera postica* e sono riusciti a distinguere i prolungamenti delle IGC dagli assoni neurosecretori estrinseci in base ai caratteri dei granuli: nei processi citoplasmatici i granuli sono di almeno due diverse classi di densità agli elettroni, i più densi intorno a 3000 Å, i meno densi intorno a 4000 Å; negli assoni i granuli non superano i 2000 Å.

Imenotteri

Come tipo morfologico di riferimento Cazal assume il Sinfite *Selandra* che possiede corpi cardiaci periaortici. Questa disposizione periaortica dei CC è una caratteristica degli Apocriti che si accentua specialmente nei Vespidi (v. De Lerma 1937).

In uno studio comparativo sugli Imenotteri Thomsen (1954) mette bene in evidenza nei CC le cellule cromofile, e le descrive sprovviste di processi pseudopodiali o simil-assonici. Queste cellule, omologhe di quelle secretrici intrinseche degli altri Pterigoti, sono grandi elementi con citoplasma floxinofilo. La colloide floxinofila presente talora nei CC viene attribuita dall'Autore a secrezione di tali cellule, intrinseche dei CC. Sono presenti anche piccoli elementi di tipo gliale.

Nell'Apide *Andrena vaga* Brandenburg (1956) mette in evidenza la secrezione intrinseca dei CC che attribuisce a grandi cellule ghiandolari, e non esclude che a tali cellule sia dovuta la produzione di ortodifenoli.

Lafon-Cazal e Verron (1980) hanno studiato l'ultrastruttura degli organi endocrini cefalici di *Lasius niger*. I CC si presentano anatomicamente come ispessimenti lobiformi, laterali, della parete aortica; ad essi aderiscono sui lati i piccoli corpi allati sferoidali. Elementi intrinseci dei CC sono cellule ghiandolari, poco numerose, che mostrano a livello ultrastrutturale i segni evidenti di elaborazione dei granuli secretori. Gli assoni estrinseci sono di non meno di quattro tipi, che si possono distinguere per le dimensioni dei granuli; soltanto gli assoni, certamente neurosecretori, contenenti piccoli granuli (intorno a 800 Å) risultano associati alle cellule intrinseche, con le quali stabiliscono contatti sinaptoidi.

Lepidotteri, Ditteri

Dati ultrastrutturali sui CC di *Antheraea pernyi* (Busselet 1968) riguardano le cellule secretrici intrinseche (denominate dall'Autore «cellules cardiaques») che con la loro secrezione potrebbero esercitare azione di stimolo sulle cellule pericardiali.

In uno studio sui CC e CA dell'adulto di *Papilio demoleus* Singh e Srivastava (1976) mettono in evidenza che tra i due CC, lateralizzati,

si stabilisce un «intercardial bridge» al quale attribuiscono la funzione di organo di smistamento di neurosecreto diretto alla parete intestinale. In effetti sembra che in questo insetto il neurosecreto si mantenga intrassonico nell'interno dei CC, e ciò trova conferma in ricerche sperimentali e strutturali condotte sul Saturnide *Philosamia cynthia* in cui non il CC ma il CA è l'organo neuroemale (Nishiitsutsuji-Uwo 1961). Anche in altri Eteroceri materiali di neurosecrezione si riscontrano a livello dei CA piuttosto che nei CC.

Col metodo della diffusione intrassonica del CoCl_2 Nijhout (1975) ha finemente studiato in *Manduca sexta* il trasporto assonale di neurosecreto proto- e tritocerebrale nei CC-CA: gli assoni dei NCC (i nervi cioè che emergono dal cervello, nei quali confluiscono i NCC I e II) provengono da quattro gruppi di NSC cerebrali, due dei quali ipsilaterali rispetto ai CC, gli altri due controlaterali; esiste anche un NCC III di origine tritocerebrale. Con la stessa tecnica Buys e Gibbs (1981) hanno studiato l'anatomia delle proiezioni assoniche nel CC della larva del V stadio, ed hanno ipotizzato l'esistenza di una connessione sinattica tra NCCI e II e NCC III.

Tra i Ditteri Nematoceri le specie del genere *Tipula* — forse i Tipulidi in generale — hanno un complesso retrocerebrale CC-CA abbastanza simile a quello dei Lepidotteri, specialmente per i CC che, a contatto coi CA in posizione laterale all'esofago, sono costituiti prevalentemente di assoni estrinseci e di cellule interstiziali, e contengono soltanto qualche voluminosa cellula cromofila secretrice.

Lavori moderni abbiamo sui Culicidi, nei quali il complesso retrocerebrale presenta sue peculiarità sia per la disposizione anatomica delle sue parti che per la speciale struttura dei CC o, più esattamente, delle strutture che ad essi si ritengono omologabili. Così Meola e Lea (1972) identificano il CC dell'adulto di *Aedes sollicitans* in una complessa struttura costituita da assoni neurosecretori cerebrali e loro terminali, da cellule gliali, da qualche cellula gangliare e da assoni provenienti dal g. ipocerebrale, che si estende sotto e ai lati dell'aorta cefalica come un cospicuo ispessimento dell'unico NCC. Questa formazione manca, dunque, di cellule ghiandolari intrinseche, ed assume piuttosto la fisiologia di un corpo gangliare di singolare struttura istologica, con funzione neuroemale di rilascio di neurosecreto cerebrale in un sito aortico longitudinale dorsale ed in un secondo sito lacunare posteriore. Ma gli stessi Autori richiamano l'attenzione su alcune grosse cellule secretrici che si trovano a contatto con i CA nel tratto di giunzione del collo al torace. Queste cellule erano state segnalate da Clements con la denominazione di «X-cells» di incerta omologia (Clements 1963, citato da Meola e Lea). Riesaminate a livello ultrastrutturale dagli stessi Meola e Lea e, recentemente, da Clements et al (1985), queste cellule sono

state definite come elementi di un « cardiacal neurosecretory system » e omologate, da Clements et al., alle cellule secretrici intrinseche (le IGC) dei corpi cardiaci degli altri insetti (per l'interpretazione delle cellule secretrici localizzate a contatto con i CA come equivalenti alla parte ghiandolare dei CC cfr. Burgess e Rempel, 1966).

La struttura descritta da Meola e Lea come corpo cardiaco è definita da Normann « aortic neurohemal organ » (Normann 1983, citato da Clements et al. 1985): v. fig. III a pag. 305).

Nei Chironomidi (la specie studiata è *Chironomus riparius*) il CC dell'adulto differisce da quello dei Culicidi perché contiene cellule secretrici intrinseche, oltre che elementi neurali (Credland e Scales, 1981).

Per i Brachideri Ortorrafi ci riportiamo al lavoro di Cazal: in *Tabanus* il complesso CC-CA è arretrato nel protorace, con *c. allatum* impari dorsale all'aorta e collegato da un paio di connettivi laterali ai *c. cardiaci*, laterali all'aorta. Ciascun *c. cardiaco* contiene poche cellule cromofile.

Nei Ciclorrafi si accentua la disposizione periaortica del complesso cardiacum-allatum, che deriva dalla ghiandola anulare — la « ring gland » — della larva (per la morfologia della ghiandola anulare v. Poulson, 1945; Thomsen, 1951).

Normann (1965) dà un'accurata descrizione dell'ultrastruttura del CC di *Calliphora erythrocephala*. In questo insetto il *c. cardiacum*, impari mediano, giace sull'esofago al disotto dell'aorta, alla cui parete intimamente aderisce; le cellule intrinseche ne occupano la parte corticale: sono grandi cellule con nuclei ovoidali, REG in piccoli ammassi di sacchetti appiattiti, apparato di Golgi attivamente partecipante, come in *Leucophaea maderae*, all'elaborazione di granuli di secrezione. Normann classifica queste cellule come « true neurosecretory cells », e identifica le cellule interstiziali come cellule gliali. Assoni estrinseci, di origine cerebrale, occupano la parte centrale degli organi e, insieme agli « assoni » delle cellule intrinseche (ossia i prolungamenti di queste cellule), vi costituiscono un complicato intreccio in cui si stabiliscono contatti sinaptici. Questa parte interna dei CC viene per ciò interpretata dall'Autore come un « neuropilo ». Normann definisce il *c. cardiacum* di *C. erythrocephala* « a ganglion with endocrine properties ».

Nello stesso insetto Thomsen (1969) ha studiato le connessioni nervose del CC con i centri neurosecretori cerebrali e con lo stomatogastrico: il neurosecreto si accumula in gran prevalenza nella parete aortica negli adulti appena emersi, ma negli adulti vecchi di alcuni giorni è il CC un importante serbatoio di neurosecreto cerebrale.

In una interessante ricerca di citologia submicroscopica sul complesso CC-CA di *Drosophila melanogaster* King et al. (1966) stabiliscono un confronto a livello ultrastrutturale tra la femmina del selva-

tico e l'omozigote per il gene *fes*-femmina sterile (in omozigosi questo gene produce sterilità nella femmina, che diventa incapace a produrre ovociti). Anche in *D. melanogaster* il complesso CC-CA è circondaortico, col CA dorsale e il CC subaortico esteso in senso longitudinale (Fig. II). Nella parte anteriore del CC penetrano assoni prevalentemente di origine cerebrale; ed assoni passano, presumibilmente, dal CC alla parete aortica, secondo comproverebbe la presenza, sulle sezioni, di profili assonici tra le cellule muscolari cardiache contenenti granuli neurose-

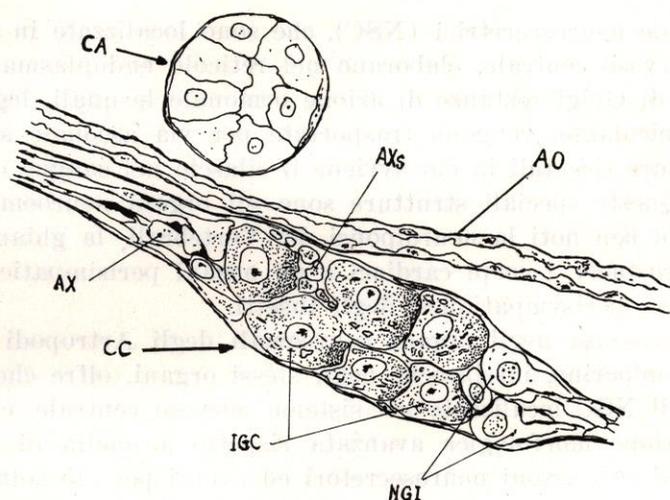


Fig. II

Sezione longitudinale di corpo cardiaco subaortico e di corpus allatum dorsale all'aorta di *D. melanogaster*: AO, aorta; AX, assoni neurosecretori che penetrano nel CC; AXs, assoni in sezione; CA, corpus allatum; CC, corpo cardiaco; IGC, cellule corticali (ghiandolari) intrinseche del CC; NGI, neuroni del g. ipocerebrale (da Aggarwal e King, 1971).

cretori. Il CC è costituito da assoni, nel suo interno, circondati da poche cospicue cellule corticali, la cui substruttura ne testimonia l'attività secretoria, similmente a quanto osservato nelle cellule intrinseche di altri insetti. Non sono state riscontrate in *D. mel.* quelle proiezioni assonali su queste cellule intrinseche, cioè quei contatti sinaptici sui prolungamenti delle cellule intrinseche descritti da Normann in *Caliphora*.

Nelle femmine geneticamente sterili le cellule corticali si ipertrofizzano, i nuclei assumono aspetto vescicolare abnorme, mentre i CA vengono inibiti al rilascio del loro specifico ormone e presentano fenomeni degenerativi.

Ulteriori precisazioni ultrastrutturali sulle cellule intrinseche del OC dello stesso insetto e sui nervi afferenti a quest'organo e su quelli che ne emergono si ricavano dal lavoro di Aggarwal e King (1971). Le cellule intrinseche sono in numero di dodici; presentano brevi, tozze proiezioni « which interdigitate with those extending from adjacent intrinsic cells and with the extrinsic axons ».

DISCUSSIONE

Le cellule neurosecretrici (NSC), che sono localizzate in settori del sistema nervoso centrale, elaborano nel reticolo endoplasmatico e nell'apparato di Golgi sostanze di azione ormonale le quali, legate a una proteina veicolante, vengono trasportate per via assonale sino a speciali strutture tissutali in cui avviene il rilascio nel sangue delle stesse sostanze. Queste speciali strutture sono gli organi neuroemali, di cui sono esempi ben noti la neuroipofisi dei Vertebrali, la ghiandola sinusale dei Crostacei, i corpi cardiaci e gli organi perisimpatici (*organes neurohémaux périsympatiques*) degli Insetti.

Se la presenza negli organi neuroemali degli Artropodi di cellule secretrici endocrine, intrinseche degli stessi organi, oltre che di assoni estrinseci di NSC localizzate nel sistema nervoso centrale, caratterizza una condizione morfologica avanzata rispetto a quella di formazioni costituite di soli assoni neurosecretori ed aventi per ciò soltanto ruolo neuroemale, si possono definire negli Artropodi organi neuroemali di due diversi livelli evolutivi: a) quelli di un tipo primitivo, plesiomorfi (NHO, *neurohemal organs*), costituiti di soli assoni estrinseci sia ordinari, sia neurosecretori e, b), gli altri, più avanzati, apomorfi rispetto ai primi (dai quali si presume derivino), i quali, contenendo assieme agli assoni anche cellule secretrici endocrine, hanno ruolo duplice neuroemale-endocrino (NH-EO, *neurohemal-endocrine organs*) (Gupta 1983). Nei principali gruppi sistematici di Artropodi esistono organi di entrambi i tipi che sono stati variamente denominati (Gupta l.c., pag. 19).

Nella classe degli Insetti si può seguire con buona evidenza l'evoluzione di questi organi dal tipo plesiomorfo a quello apomorfo. Diciamo subito che negli Insetti organi neuroemali-endocrini tipicamente apomorfi sono i corpi cardiaci dei Pterigoti.

Nei Collemboli assume ruolo neuroemale una speciale formazione retrocerebrale costituita da assoni e loro terminali in cui si accumula neurosecreto cerebrale che verrà poi rilasciato nel vaso aortico. Questa formazione è stata denominata « organo neuroemale » (v. Juberthie e Cassagnau, 1971), aderisce alla parete del tronco aortico cefalico o a un seno emolinfatico dello stesso tronco, e rappresenta il tipo più primitivo di NHO, che è quello di un fascio di ns-assoni che terminano nella

parete aortica; ed è proprio nella parete aortica, in tal caso, che va identificato l'organo neuroemiale. Va ricordato che soltanto in *Hypogastrura tullbergi*, tra le specie studiate, è stata evidenziata una cellula secretrice tra gli assoni neurosecretori (Lauga-Reyrel 1984).

E' certamente di interesse filogenetico sottolineare che l'organo neuroemiale dei Collemboli appare morfologicamente simile ad una formazione cefalica dei Sinfili, ugualmente di ruolo neuroemiale, che è stata impropriamente denominata « ghiandola cerebrale ».

Anche nei Proturi, nei Dipluri e, tra i Tisanuri, negli Archeognati (= Machilida) i corpi cardiaci sono assenti; o, più esattamente, si pensa potrebbero essere rappresentati da corpicciuoli cefalici di morfologia assai rudimentale, con qualche elemento cellulare di difficile interpretazione citologica inserito tra assoni emergenti dal cervello (v. Juberthie e Cassagnau l.c. e Cassagnau e Juberthie, 1983). Forse nei soli Dipluri, tra questi apterigoti più primitivi, si potrebbe ravvisare un primordio, diciamo così, filogenetico di corpo cardiaco che preluda alla condizione dei Pterigoti (v. Casal, 1948 e Hanström, 1940, pagg. 105 e 106). Ma è certamente nei Zigentomi (= Lepismida) che si evidenziano, già a livello anatomico, corpi cardiaci come componenti di un sistema neuroendocrino retrocerebrale, i quali per i rapporti di innervazione e per la struttura tissutale sono simili a quelli dei Pterigoti (Watson, 1963; v. anche Juberthie e Cassagnau l.c.). Anche per quanto riguarda i CC, anzi tutto il complesso CC-CA ed i centri neurosecretori cerebrali, gli Archeognati risultano primitivi rispetto ai Zigentomi (cfr. Bitsch, 1986) dai quali andrebbero separati come un ordine a sé.

Negli insetti primitivamente privi di ali (a parte i Zigentomi che, anche per il complesso neuroendocrino, sono da considerare come un gruppo sistematico a sé stante) gli organi neuroemali sono essenzialmente del tipo plesiomorfo, costituiti cioè di assoni e terminali neurosecretori appartenenti a cellule ad essi estrinseche. La condizione dei corpi cardiaci degli Japigidi (Dipluri), intermedia probabilmente tra quelle tipiche plesio e apomorfe, è certamente di interesse filogenetico.

Ancora caratteri di primitività presenta, tra i Pterigoti, il complesso neuroendocrino cervello-CC-CA degli Efemerotteri e degli Odonati: per l'innervazione dei corpora allata, negli Efemerotteri, che è solo di origine sottoesofagea (Arvy e Gabe, 1953) e, più in generale, per il valore filogenetico dell'innervazione dei CA anche in altri bassi Pterigoti (v. il citato lavoro di Juberthie e Cassagnau); e per la prevalenza quantitativa nei CC, in entrambi gli ordini, di elementi estrinseci assionali sulle cellule secretrici intrinseche. Ma va tenuto in considerazione che negli Odonati le caratteristiche ultrastrutturali di queste cellule secretrici appaiono già simili a quelle di Pterigoti più evoluti, dai Blattodei agli Eterotteri; che in *Aeschna* sono stati individuati nei CC due tipi di cellule secretrici (Tembhare, 1980), un dato questo di un certo

interesse che trova riscontro in una situazione citologica parallela in alcuni Eterotteri (*Oncopeltus*), i CC dei quali contengono nella parte ghiandolare cellule secetrici di due tipi ben caratterizzabili (Unnithan et al., 1971). Nei Blattodei e negli Ortotteri è tipicamente ben delineata la morfologia dei CC come organi neuroemali-endocrini. Elementi intrinseci, propri dei CC, sono le cellule secetrici, che sono state ben definite nelle loro caratteristiche ultrastrutturali nel magistrale lavoro di Scharer del 1963 su *Leucophaea maderae*, e le cellule interstiziali, di tipo gliale, che le accompagnano; elementi estrinseci sono gli assoni, ordinari e neurosecretori, i somata dei quali sono nel cervello, e, verosimilmente, gli elementi gliali che li rivestono. Importanti precisazioni di ordine ultrastrutturale su altri gruppi di insetti si ricavano dai lavori di Normann (1965), Unnithan et al. (1971), Aggarwal e King (1971).

Negli Ortotteri il lobo ghiandolare dei CC, che contiene le cellule secetrici intrinseche (ISC), e il lobo neurale per l'immagazzinamento e rilascio nell'emolinfa del neurosecreto sono parti anatomicamente distinte.

In altri pterigoti la distinzione tra parte ghiandolare e parte neuroemale di assoni è assai meno netta: le cellule ghiandolari sono più o meno frammiste agli assoni estrinseci, o (ad es. nei Coleotteri) più numerose nella regione posteriore dei corpi cardiaci.

L'organizzazione apomorfa neuroemale-endocrina dei CC si ritrova, più o meno evidente secondo le specie, in quasi tutti gli Pterigoti a partire dai Blattodei. Ma caratteristiche singolari presenta il « corpo cardiaco » (così lo denominano Meola e Lea 1972) dei Culicidi: una complessa struttura neuronale formata da terminali assonici neurosecretori di varia origine e da cellule gliali, che si integra istologicamente nella parete aortica e che, non contenendo cellule secetrici intrinseche (le IGC) di funzione endocrina, svolge esclusivamente funzione neuroemale. Normann (1983) riferendosi a questo particolare tipo di corpo cardiaco dei Culicidi lo definisce « aortic neurohemal organ ». Negli stessi Culicidi (in *Aedes*) esistono però cellule secetrici riunite in due gruppetti aderenti ai corpora allata, in prossimità dell'aorta a livello del tratto di giunzione del collo al torace (v. fig. III). Tali cellule, che furono per la prima volta segnalate da Clements (1961) sotto la denominazione di « X-cells », sono state poi omologate da Clements et al. (1985) alle cellule intrinseche, endocrine, degli altri Pterigoti. Se questa ben plausibile omologia potrà trovare conferma in future approfondite ricerche ultrastrutturali ed embriologiche sulle dette cellule, si dovrà concludere che l'organo neuroemale aortico dei Culicidi è una formazione peculiare di questi Ditteri, ben distinta dai CC endocrini che andrebbero identificati nei due gruppetti di cellule ghiandolari aderenti ai c. allati, vale a dire nelle « cardiacal neurosecretory cells » (v. Clements et al. 1985, che citano Normann 1983).

Cade opportuno a questo punto porre la domanda: le cellule secretrici endocrine, intrinseche dei corpi cardiaci, sono cellule neurosecretrici (neurosecretory cells)?

Le cellule neurosecretrici sono state definite classicamente come neuroni specializzati per la sintesi e il rilascio ai terminali assonici di sostanze ormonali che agiscono sugli effettori direttamente, per mezzo del liquido circolante, o attraverso il coinvolgimento di una ghiandola endocrina (come, ad es., fa l'ormone protocerebrale o ecdisiotropina

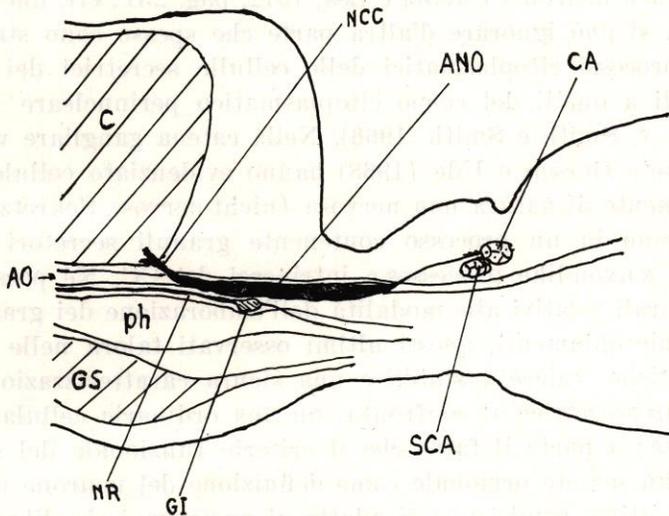


FIG. III

Organo neuroemiale aortico di *Aedes*: ANO, organo neuroemiale aortico; AO, aorta; CA, corpus allatum; C, cervello; GI, ganglio ipocerebrale; GS, ganglio sottoesofageo; NCC, nervo del corpo cardiaco che entra nell'ANO; NR, nervo ricorrente; ph, faringe; SCA, cellule secretrici a contatto col CA (X-cells) (da Clements et al., 1985).

che attiva una ghiandola ecdisiale a produrre l'ecdisione). Questo processo di secrezione ormonale si produce in tutta una serie di tappe coordinate: nel corpo cellulare (si tenga presente che il neurone neurosecretore, pur specializzato per la funzione di secrezione, mantiene nelle linee generali la morfologia, anche a livello ultrastrutturale, degli ordinari neuroni) avviene la sintesi e l'impacchettamento in granuli della sostanza ormonale legata, di regola, ad una proteina veicolante; lungo l'assone si ha il trasporto dei granuli e il rilascio poi, ai terminali assonici, in un'area neuroemiale, del contenuto degli stessi granuli (v. Normann, 1976).

Le cellule secretrici intrinseche dei CC o cellule parenchimali, certamente sintetizzano un ormone peptidico, l'ormone adipocinetico (AKH)

nelle cavallette, secondo le classiche modalità ultrastrutturali di formazione e rilascio nell'emolifa di granuli secretori ⁽¹⁾. Per ciò, in base a questo criterio di dinamica funzionale (che vale per altro per qualsiasi tipo di cellula secretrice) queste cellule potrebbero rientrare nella categoria delle cellule neurosecretrici. Ma la morfologia dei processi o proiezioni citoplasmatiche delle cellule secretrici dei CC è molto diversa da quella degli assoni neurosecretori tipici, è piuttosto quella di prolungamenti pseudopodiali (pseudopodienartigen Forsätze, v. Meyer e Pflugfelder, 1958). « The possession of an axonlike process does not ensure that a cell is a neuron » (Meola e Lea, 1972, pag. 231; cfr. anche Rowell, 1976). Non si può ignorare d'altra parte che spesso sono stati evidenziati nei processi citoplasmatici delle cellule secretrici dei CC organelli uguali a quelli del corpo citoplasmatico perinucleare (ad es. in *Carausius*: v. Smith e Smith, 1966). Nella catena gangliare ventrale di un *Oligocheto* Gersch e Ude (1968) hanno evidenziato cellule ghiandolari, certamente di natura non nervosa (nicht-nervöse Sekretzellen), che si prolungano in un processo contenente granuli secretori del tutto simile agli « axon-like processes » intrinseci dei CC. Né possono i criteri strutturali relativi alle modalità dell'elaborazione dei granuli secretori e ai microfilamenti, questi ultimi osservati talora nelle proiezioni citoplasmatiche, valere a stabilire una sicura caratterizzazione di una cellula neurosecretrice al confronto con una ordinaria cellula secretrice non nervosa; a parte il fatto che il criterio funzionale del rilascio in circolo di un secreto ormonale come definizione del neurone neurosecretore è restrittivo, perché non si adatta ai ns-neuroni che liberano localmente i loro prodotti attivi su cellule ghiandolari, su cellule dei tubi malpighiani, anche su fibre muscolari (v. Berlind, 1977).

La presenza occasionale sul soma delle IGC del c. cardiaco di *Calliphora erythrocephala* di giunzioni che Normann (1965) interpreta come sinapsi asso-somatiche non ha trovato conferma in ricerche su altri Brachiceri e nemmeno su insetti di altri ordini (v. Busselet, 1968). Ma dati elettrofisiologici confermerebbero, almeno per Callifora, l'originaria natura neurale delle cellule intrinseche del c. cardiaco (Normann 1973).

L'idea che le cellule intrinseche, di funzione endocrina, dei CC siano dei neuroni più o meno profondamente modificati riposa più che altro sul fatto che il territorio ectodermico dal quale trae origine il CC è quello stesso dal quale si differenzia il ganglio ipocerebrale; e Scharrer

(1) Krogh e Normann (1977) hanno dimostrato che in *S. gregaria* viene stimolato durante il volo il rilascio per exocitosi nell'emolifa del contenuto ormonale dei granuli delle cellule intrinseche.

(1963) suggerisce un raffronto tra tali « neuroglandular cells » (le IGC) e « neural derivatives of the adrenal medulla of vertebrates ».

Allo stato attuale, in attesa di future più approfondite ricerche sulla specifica origine embrionale e sulle caratteristiche biochimiche oltre che strutturali delle IGC, conviene limitarsi a considerare tali costituenti intrinseci dei CC, la cui funzione endocrina è oggi solidamente confermata, come *un tipo di cellule specializzate per la secrezione di ormoni*, vale a dire *le cellule ghiandolari endocrine proprie dei corpi cardiaci* (cfr. Bronskill e Hannay 1964).

Quanto al valore funzionale che compete ai CC nella regolazione endocrina dell'organismo degli insetti conviene esaminare separatamente, degli stessi CC, gli aspetti neuroemali e endocrino.

La funzione neuroemala di accumulo (storage) e rilascio nell'emolinfa del neurosecreto di origine cerebrale (che porta legati, di regola, peptidi ormonali) non è in tutti i Pterigoti esclusiva dei CC (a parte la funzione neuroemala degli organi perisimpatici, della quale non ci siamo occupati nel presente lavoro, che si riferisce alle NSC della catena gangliare ventrale: v. Raabe, 1983).

Negli Eterotteri la funzione neuroemala con riferimento alla neurosecrezione cerebrale compete principalmente, se non esclusivamente, alla parete aortica (Dogra, 1967a, Srivastava e Dogra 1969, Unnithan et al. 1971). In questi insetti fibre neurosecretrici contenenti una popolazione di granuli di secreto di vari tipi attraversano, semplicemente, i CC e terminano nella parete aortica ove avviene il rilascio in circolo delle sostanze attive. Nei Ditteri brachiceri la parete aortica ha nell'adulto funzione neuroemala temporanea (Thomsen, 1969; v. anche Normann, 1965); nei Coleotteri l'aorta è sede di siti neuroemali che integrano la funzione, in tal senso, dei CC (Ray et al., 1980a; nei Lepidotteri Eteroceri e in qualche Coleottero il CA è il principale centro di rilascio del neurosecreto cerebrale (Nijhout 1975, Tombes e Smith 1970). Una breve rassegna sull'aorta come sede neuroemala del secreto cerebrale negli Ortotteroidi si trova in Powar e Naik (1972).

Delle modalità, studiate finemente a livello ultrastrutturale, del rilascio del neurosecreto in Blattodei tratta Scharrer (1968). Normann (1976) ha estesamente trattato il problema, con particolare riferimento al rilascio per exocitosi che sembra essere il meccanismo di carattere più generale.

I corpi cardiaci sono certamente i principali organi neuroemali per il rilascio dei vari neurormoni peptidici e delle amine biogene di origine cerebrale (rassegna in Raabe 1983; per le azioni delle monoamine nei CC v. Lafon-Cazal e Arluison 1976 e Samaranayaka 1976).

Il ruolo endocrino *stricto sensu* dei corpi cardiaci si identifica nell'attività secretoria delle cellule intrinseche (IGC). Queste cellule sono, nelle locuste, la sorgente di un fattore ipolipemico, l'ormone adipocine-

tico (AKH), che è un decapeptide completamente caratterizzato e sequenziato (Stone et al 1976, Stone e Mordue 1979, Orchard e Loughton 1980).

Con la tecnica della diffusione intraneuronica retrograda del CoCl_2 , Rademakers (1977) ha potuto localizzare nell'area laterale del protocerebro di *Locusta migratoria* i neuroni che attraverso i NCC II controllano l'attività del lobo ghiandolare dei corpi cardiaci.

Sono state eseguite ricerche immunocitochimiche intese a dimostrare l'AKH e, in tesi più generale, peptidi AKH-simili nelle cellule ghiandolari intrinseche dei CC (Schooneveld et al. 1983, Schooneveld et al. 1985). La specificità dell'immunoreazione è stata discussa a livello molecolare in base ai dati ottenuti saggiando sulle cellule ghiandolari di *L. migratoria* e *P. americana* antisieri contro, rispettivamente, frammenti molecolari C-terminali e N-terminali del decapeptide ormonale AKH (Schooneveld et al. 1986).

Riassumendo: i corpi cardiaci sono complesse strutture di livello evolutivo apomorfo, che derivano da un territorio neuroectodermico comune al g. ipocerebrale, ed assumono un importante ruolo nel governo dell'omeostasi dell'organismo come organi neuroemali e, al tempo stesso, come ghiandole endocrine la cui attività incretrice compete a loro intrinseche cellule specializzate per la secrezione di ormoni.

A comparative analysis of the morphology of the Corpora cardiaca of Insects

SUMMARY

Corpora cardiaca of Pterygota are, typically, neurohemal-endocrine organs. Described earlier as paired stomatogastric ganglia innervating the heart, they were at first identified as endocrine organs by De Lerma (1933, 1937). The dual neurohemal-endocrine character of the organs was later established by Scharrer (1963; s. also De Lerma 1956).

Among primitively wingless insects only *Zygentoma* (= *Lepismida*) have corpora cardiaca comparable to those of Pterygota.

The structural organization of c. card. is very complex, resulting of intrinsic cytological elements, namely parenchymal secretory cells, interstitial glial-like cells, glial cells, cellular processes of the parenchymal cells containing secretory granules and extrinsic neurosecretory and ordinary axons, the somata of which lie within the brain, in rare instances also in the suboesophageal ganglion (Scharrer 1963, Normann 1965).

In Orthoptera the glandular lobe of the c. card., containing the intrinsic endocrine cells, and the neural lobe for storage and release of neurosecretory materials coming from the brain are distinct parts.

The corpora cardiaca, the origin of which in embryo is neural, are apomorphic neurohemal-endocrine organs with intrinsic glandular cells specialized for secretion of hormones.

The glandular cells of the c. card. are to be considered at present as a type of endocrine cells, namely *the intrinsic endocrine gland cells of the corpora cardiaca*.

BIBLIOGRAFIA CITATA

- AGGARWAL S. K., KING R. C., 1971. — An electron microscopic study of the *corpus cardiacum* of adult *Drosophila melanogaster* and its afferent nerves. - *J. Morphol.*, 134: 437-446.
- ARVY L., GABE M., 1953. — Données histo-physiologiques sur la neuro-sécrétion chez les Paléoptères (Ephéméroptères et Odonates). - *Z. Zellforsch.*, 38: 591-610.
- , 1954a. — The intercerebralis-cardiacum-allatum system of some Plecoptera. - *Biol. Bull.*, 106: 1-14.
- , 1954b. — Modifications de la neurosécrétion protocérébrale et des glandes endocrines céphaliques de *Leptinotarsa decemlineata* Say au cours de la métamorphose. - *79ème Congr. Soc. sav.*: 189-196.
- AWASTHI V. B., 1973. — An analytical study of the neuroendocrine system of *Anacanthotermis macrocephalus* (Isoptera: Termitidae). - *Zool. Beitr.*, 19: 75-81.
- , 1976. — Ultrastructure of the retrocerebral complex of the earwig *Euborellia annulipes*. and role of aorta as a neurohemal organ. — *J. Insect Physiol.*, 22: 1181-1186.
- , 1977. — Ultrastructure of corpus cardiacum of the house cricket, *Gryllodes sigillatus* (Walk) (Orthoptera: Gryllidae). - *Zool. Jb (Anat.)*, 98: 476-490.
- , 1978. — Studies on the neurosecretory system and retrocerebral endocrine glands of *Epilampra* sp. (Dictyoptera: Blattidae). - *Zool. Beitr.*, 24: 447-464.
- BERLIND A., 1977. — Cellular dynamics in invertebrate neurosecretory systems. - *Int. Rev. Cytol.*, 49: 171-251.
- BITSCH J., 1986. — Ultrastructure of the cephalic neurohaemal organs and of the corpora cardiaca in *Thermobia domestica* (Packard) (Thysanura, Lepismatidae) and *Trigoniophthalmus alternatus* (Silv.) (Microcoryphia, Machilidae). - *Int. J. Insect Morphol. Embryol.*, 15: 35-47.
- BOISSON CH.-J., 1949. — Recherches histologiques sur le complexe allato-cardiaque de *Bacillus rossii* Fabr. - *Bull. biol. Fr. Belg.*, Suppl. 34: 1-90.
- BOWERS B., JOHNSON B., 1966. — An electron microscope study of the corpora cardiaca and secretory neurons in the aphid, *Myzus persicae* (Sulz.). - *Gen. comp. Endocrinol.*, 6: 213-230.
- BRANDENBURG J., 1956. — Das endokrine system des Kopfes von *Andrena vaga* PZ (Hymenopt.) und wirkung der stylopisation (*Stylops*, Ins. Strepsipt.). - *Z. Morph. Oekol. Tiere*, 45: 343-364.
- BRONSKILL J. F., HANNAY C. L., 1964. — Anatomical and histological studies of the retrocerebral complex of *Periplaneta americana* (L.) (Dictyoptera). - *Proc. XIIth Internat. Congr. Entomol.*, p. 137.
- BROUSSE-GAURY P., 1967. — Généralisation, à divers insectes, de l'innervation deutocérébrale des corpora cardiaca, et rôle neurosécrétoire des nervi corporis cardiaci IV. - *C. R. Acad. Sci. (Paris)* D, 265: 2043-2046.
- BURGESS L., REMPEL J. C., 1966. - The stomodeal nervous system, the neurosecretory system and the gland complex of *Aedes aegypti* (L.). - *Canad. J. Zool.*, 44: 731-765.
- BUSSELET M., 1968. — Données ultrastructurales sur les corps cardiaques d'*Antheraea pernyi* Guer (Lepid. Attacidae). - *C. R. Acad. Sci. (Paris)*, 267: 2337-2340.
- BUYS C. M., GIBBS D., 1981. — The anatomy of neurons projecting to the corpus cardiacum from the larval brain of the tobacco Hornworm, *Manduca sexta* (L.). - *Cell tissue Res.*, 215: 505-513.
- CASSAGNAU P., JUBERTHIE C., 1983. — Neurohemal organs in Apterygota. In « Neurohemal organs in Arthropods (A.P. Gupta, Ed.), 281-318. Thomas, Springfield.
- CASSAGNAU P., JUBERTHIE C., 1967a. — Structures nerveuses, neurosécrétion et organes endocrines chez les Collemboles. I. Le complexe cérébral des Poduromorphes. - *Bull. Soc. Hist. Toulouse*, 103: 178-222.

- , 1967b. — Ibidem. II. Le complex cérébral des Entomobryomorpes. - *Gen. comp. Endocrinol.*, 8: 489-502.
- CASSAGNAU P., JUBERTHIE C., RAYAL G., 1968. — Structures nerveuses, neurosécrétion et organes endocrines chez les Collemboles. III. Le complexe cérébral des Symphypléones. - *Gen. comp. Endocrinol.*, 10: 61-69.
- CASSIER P., FAIN-MAUREL M. A., 1970. — Contribution à l'étude infrastructurale du système neurosécréteur rétro-cérébral chez *Locusta migratoria migratorioides* (R. et F.). I. Les corpora cardiaca. II. Le transit des neurosécrétions. - *Z. Zellforsch. mikrosk. Anat.*, 111: 471-492.
- CAZAL M., JOLY L., PORTE A., 1971. — Étude ultrastructurale des corpora cardiaca et de quelques formations annexes chez *Locusta migratoria* L. - *Z. Zellforsch. mikrosk. Anat.*, 114: 61-72.
- CAZAL P., 1948. — Les glandes endocrines rétro-cérébrales des Insectes (étude morphologique). - *Bull. biol. Fr. Belg., suppl.*, 32: 1-227.
- CLEMENTS A. N., POTTER S. A., SCALES M. D. C., 1985. — The cardiacal neurosecretory system and associated organs of an adult mosquito, *Aedes aegypti*. - *J. Insect Physiol.*, 10: 821-830.
- CREDLAND P. F., SCALES M. D. C., 1981. — Ultrastructure of the retrocerebral complex in the adult midge, *Chironomus riparius* Mg (Dipt. Chironomidae). - *Int. J. Insect Morph. Embryol.*, 10: 451-461.
- DE LERMA B., 1933. — I corpi faringei degli Ortotteri. - Prova sicura dell'esistenza di ghiandole endocrine negli artropodi. - *Rend. Accad. naz. Linc.*, XVII, ser. 6: 1105-1108.
- , 1937. — Osservazioni sul sistema endocrino degli Insetti (Corpora allata e corpi faringei). - *Arch. Zool. Ital.*, 24: 339-368.
- , 1942. — Ricerche sul sistema endocrino cefalico (Corpora allata e corpi faringei) e sullo stomatogastrico dei Dermatteri. - *Boll. Soc. Natur. Napoli*, 52: 25-42.
- , 1951. — Note originali e critiche sulla morfologia comparata degli organi frontali degli Artropodi. - *Annu. Ist. Mus. Zool. Univ. Napoli*, III, N. 1: 1-22.
- , 1956. — Corpora cardiaca et neurosécrétion protocérébrale chez le Coléoptère *Hydrous piceus* L. - *Ann. Sc. Nat. Zool.*, 11^e sér.: 235-250.
- DOGRA G. S., 1967a. — Studies on the neurosecretory system of the female mole cricket *Grylotalpa africana*. - *J. Zool. (Lond.)*, 152: 163-178.
- , 1967b. — Studies on the neurosecretory system of *Ranatra elongata* Fabricius (Hemipt. Nepidae) with reference to the distal fate of NCC I and NCC II. - *J. Morph.*, 121: 223-240.
- , 1967c. — Neurosecretory system of Heteroptera (Hemiptera) and role of the aorta as a neurohaemal organ. - *Nature*, 215: 199-201.
- DOGRA G. S., EWEN A. B., 1970. — Histology of the neurosecretory system and the retrocerebral endocrine glands of the adult migratory grasshopper, *Melanoplus sanguinipes* (Fab) (Orthopt. Acrididae). - *J. Morph.*, 130: 451-466.
- EWEN A. B., 1962. — Histophysiology of the neurosecretory system and retrocerebral endocrine glands, of the Alfalfa plant bug, *Adelphocoris lineolatus* (Goeze) (Hemipt. Miridae). - *J. Morph.*, 111: 255-279.
- GABE M., 1953. — Données histologiques sur les glandes endocrines céphaliques de quelques Thysanoures. - *Bull. Soc. Zool. France*, 78: 177-193.
- GANAGARAJAH M., 1965. — The neuroendocrine complex of adult *Nebria brevicollis* (F.) and its relation to reproduction. - *J. Insect Physiol.*, 11: 1377-1387.
- GERSCH M., UDE J., 1968. — Nicht-nervöse Sekretzellen im Ventralnervenstrang von *Pachydriulus lineatus* (Oligochaeta). - *Z. Zellforsch. mikrosk. Anat.*, 85: 96-108.
- GILLOT C., 1969. — Morphology and histology of the cephalic endocrine glands of the damselfly, *Coenagrion angulatum*. - *Can. J. Zool.*, 47: 1187-1192.

- GUNDEVIA H. S., RAMAMURTY P. S., 1972. — Histological studies of the neurosecretory and retrocerebral complex of the water beetle, *Hydrophilus olivaceus* Fabr. (Insecta Coleopt.). - *Z. Morph. Tiere*, 71: 355-375.
- GUPTA A. P., 1983. — Neurohemal and neurohemal-endocrine organs and their evolution in arthropods. - In « Neurohemals organs of Arthropods » (Ed. A. P. Gupta), 17-50, C. C. Thomas, Springfield, Illinois.
- HANSTRÖM B., 1940. — Inkretorische Organe, Sinnesorgane und Nervensystem des Kopfes einiger niederer Insektenordnungen. - *Kungl. svenska Vetensk. akad. Handl.*, Tredje Ser., 18 (8): 1-265.
- , 1943. — Ergänzende Beobachtungen ueber das corpus cardiacum und das Stirnauge der Machiliden und das Gehirn der Campodeiden. - *K. fysiogr. Sällsk. Lund Förh.*, 13 (22): 1-5.
- HIGHNAM K. C., 1961. — The histology of the neurosecretory system of the adult female desert locust, *Schistocerca gregaria*. - *Quart. J. micr., Sci.*, 102: 27-38.
- HIGHNAM K. C., WEST M. W., 1971. — The neuropilar neurosecretory reservoir of *Locusta migratoria migratorioides* R and F. - *Gen. comp. Endocrinol.* 16: 574-585.
- JOHNSON B., 1963. — A histological study of neurosecretion in Aphids. - *J. Insect Physiol.*, 9: 727-739.
- JOHNSON B., BOWERS B., 1963. — Transport of neurohormones from the corpora cardiaca in insects. - *Science*, 141: 264-266.
- JUBERTHIE C., CASSAGNAU P., 1971. — L'évolution du système neurosécréteur chez les insectes: l'importance des Collemboles et des autres Aptérigotes. - *Rev. Écol. Biol. Sol.*, 8: 59-80.
- JUNQUA C., 1956. — Étude morphologique et histophysiologique des organes endocrines de *Hydrocyrius columbiae* Spin. (Hémipt. Belostomidés). - *Bull. biol. Fr. Belg.*, 90: 154-162.
- KING R. C., AGGARWAL S. K., BODENSTEIN D., 1966. — The comparative submicroscopic cytology of the corpus allatum - corpus cardiacum complex of wild type and *fes* adult female *Drosophila melanogaster*. - *J. exp. Zool.*, 161: 151-176.
- KROGH I. M., NORMANN I. C., 1977. — The corpus cardiacum neurosecretory cells of *Schistocerca gregaria*. Electron microscopy of resting and secreting cells. - *Acta Zool. (Stockholm)*, 58: 69-78.
- LAFON-CAZAL M., ARLUISSON M., 1976. — Localization of monoamines in the corpora cardiaca and the hypocerebral ganglion of locusts. - *Cell Tiss. Res.*, 172: 517-527.
- LAFON-CAZAL M., VERRON H., 1980. — Ultrastructure des organes rétrocérebraux de *Lasius niger* L. (Hymenopt. Formicidae). - *Int. J. Insect Morphol. Embryol.*, 9: 269-280.
- LAUGA-REYREL F., 1984. — Etude anatomique et ultrastructurale des organes neurohémaux et des corps allates d'*Hypogastrura tullbergi* (Tullberg) (Collembola: Hypogastruridae). - *Internat. J. Insect. Morph. Embryol.*, 13: 399-410.
- LHOSTE J., 1953. — Données histo-physiologiques sur les cellules neurosécrétrices céphaliques et le complexe rétrocérebral de *Forficula auricularia* L. - *Arch. Zool. exp. génér.*, 89: 169-183.
- LOCOCO D. J., TOBE S. S., 1984. — Neuroanatomy of the retrocerebral complex, in particular the pars intercerebralis and partes laterales in the cockroach *Diploptera punctata* Eschschotz (Dictyopt. Blaberidae). - *Int. J. Insect Morphol. Embryol.*, 13: 65-76.
- MASON C. A., 1973. — New features of the brain retrocerebral neuroendocrine complex of the locust *Schistocerca vaga* (Scudder). - *Z. Zellforsch.*, 141: 19-32.
- MEOLA S. M., LEA A. O., 1972. — The ultrastructure of the corpus cardiacum of *Aedes sollicitans* and the histology of the cerebral neurosecretory system of mosquitoes. - *Gen. comp. Endocrinol.*, 18: 210-234.
- MEYER G. F., PFLUGFELDER O., 1958. — Elektronen-mikroskopische Untersuchungen an den Corpora cardiaca von *Carausius morosus* Br. - *Z. Zellforsch.*, 48: 516-564.

- NAIK S. L., 1978. — Studies on the cephalic neuroendocrine system of the field cricket *Gryllus bimaculatus* de Geer (Orthopt. Gryllidae). - *Z. mikrosk.-anat. Forsch.* 91: 257-269.
- NAYAR K. K., 1956a. — Studies on the neurosecretory system of *Iphita limbata* Stal. III - The endocrine glands and the neurosecretory pathways in the adult. - *Z. Zellforsch.*, 44: 697-705.
- , 1956b. — Studies on the neurosecretory system of *Iphita limbata* Stal. IV - Observations on the structure and functions of the corpora cardiaca of the adult insect. - *Proc. nat. Inst. Sci. India* (B), 22: 171-184.
- NIJHOUT H. F., 1975. — Axonal pathways in the brain-retrocerebral neuroendocrine complex of *Manduca sexta* (L.) (Lepidopt. Sphingidae). - *Int. J. Insect Morphol. Embryol.*, 4: 529-538.
- NISHITSUTSUJI-Uwo J., 1961. — Electron microscopic studies on the neurosecretory system in Lepidoptera. - *Z. Zellforsch.*, 54: 613-630.
- NORMANN T. C., 1965. — The neurosecretory system of the adult *Calliphora erythrocephala*, I. The fine structure of the corpus cardiacum with some observations on adjacent organs. - *Z. Zellforsch.*, 67: 461-501.
- , 1973. — Membrane potential of the corpus cardiacum neurosecretory cells of the blowfly *Calliphora erythrocephala*. - *J. Insect Physiol.*, 19: 373-318.
- , 1976. — Neurosecretion by exocytosis. - *Int. Rev. Cytol.*, 46: 1-77.
- ORCHARD I., LOUGHTON B. G., 1980. — A hypolipaeic factor from the corpus cardiacum of locusts. - *Nature*, 286: 494-496.
- PEACOCK A., ANSTEE J. H., 1977. — Neuroendocrine complex of *Jamaicana flava* (Caudell) (Orthopt. Tettigoniidae). - *Int. J. Insect Morphol. Embryol.*, 6: 1-16.
- PELUGFELDER O., 1937. — Bau, Entwicklung und Funktion der Corpora allata und cardiaca von *Diurippus morosus*. - *Z. miss. Zool.*, 149: 477-512.
- PIPA R. L., 1978. — Locations and central projections of neurons associated with the retrocerebral neuroendocrine complex of the cockroach *Periplaneta americana* (L.). - *Cell Tiss. Res.*, 193: 443-455.
- PITMAN R. M., TWEEDLE C. D., COHEN M. J., 1972. — Branching of central neurons: intracellular cobalt injection for light and electron microscopy. - *Science*, 176: 412-414.
- POULSON D. F., 1945. — On the origin and nature of the ring gland (Weimann's ring) of the higher Diptera. - *Trans. Conn. Acad. Arts Sci.*, 36: 449-487.
- POWAR C. B., NAIK S. L., 1972. — The aorta as a storage organ for neurosecretory material in orthopteroid insects. - *Experientia*, 28: 651-652.
- PRENTO P., 1972. — Histochemistry of neurosecretion in the pars intercerebralis-corpora cardiacum system of the desert locust *Schistocerca gregaria*. - *Gen. comp. Endocrinol.*, 18: 482-500.
- RAABE M., 1963. — Existence chez divers insectes d'une innervation tritocérébrale des corpora cardiaca. - *C. R. Acad. Sci. Paris*, 257: 1552-1555.
- , 1983. — The neurosecretory-neurohaemal system of insects; anatomical, structural and physiological data. - *Adv. Insect Physiol.*, 17: 205-303.
- , 1986. — Comparative immunocytochemical study of release sites of insulin, glucagon and AKH-like products in *Locusta migratoria*, *Periplaneta americana*, and *Carausius morosus*. - *Cell Tiss. Res.*, 245: 267-271.
- RADEMAKERS L. H. P. M., 1977. — Identification of a secretomotor centre in the brain of *Locusta migratoria* controlling the secretory activity of the adipokinetic hormone producing cells of the corpus cardiacum. - *Cell Tiss. Res.*, 184: 381-395.
- RADEMAKERS L. H. P. M., BEENAKKERS A. M. TH., 1977. — Changes in the secretory activity of the glandular lobe of the corpus cardiacum of *Locusta migratoria* induced by flight. A quantitative electron microscopical study. - *Cell Tiss. Res.*, 180: 155-171.

- RAY A., KUMAR D., RAMAMURTY P. S., 1980a. — Histological studies on the neuroendocrine organs and retrocerebral complex of *Crynodes peregrinus* Fuessly (Coleopt. Chrysomelidae). - *Z. mikr.-anat. Forsch.*, 94: 73-80.
- RAY A., KUMAR D., RAMAMURTY P. S., 1980b. — Histological study on the retrocerebral-endocrine complex with special reference to neurohemal involvement of aorta and pericardial cells in *Coccinella septempunctata* (L.) (Coleopt. Coccinellidae). - *Z. mikrosk.-anat. Forsch.*, 94: 1141-1148.
- ROWELL H. F., 1976. — The cells of the insect neurosecretory system: constancy, variability, and the concept of the unique identifiable neuron. - *Adv. Insect Physiol.*, 12: 63-123.
- SAMARANAYAKA M., 1976. — Possible involvement of monoamines in the release of adipokinetic hormone in the locust *Schistocerca gregaria*. - *J. exp. Biol.*, 65: 415-425.
- SCHARRER B., 1951. — The storage of neurosecretory material in corpus cardiacum. - *Anat. Rec.*, 111: 554-555.
- , 1952. — Neurosecretion. XI. The effects of nerve section on the intercerebralis-cardiacum-allatum system of the insect *Leucophaea maderae*. - *Biol. Bull.*, 102: 261-272.
- , 1963. — Neurosecretion. XIII. The ultrastructure of the corpus cardiacum of the insect *Leucophaea maderae*. - *Z. Zellforsch.*, 60: 761-796.
- , 1968. — Neurosecretion. XIV. Ultrastructural study of sites of release of neurosecretory material in blattarian insects. - *Z. Zellforsch.*, 89: 1-16.
- , 1978. — Peptidergic neurons: facts and trends. - *Gen. comp. Endocrinol.*, 34: 50-62.
- SCHOONEVELD H., 1974. — Ultrastructure of the neurosecretory system of the Colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata* (Say). II. Pathways of axonal secretion transport and innervation of neurosecretory cells. - *Cell Tiss. Res.*, 154: 289-301.
- , 1983. — Cephalic neurohemal organs in Coleoptera, with special reference to the Colorado potato beetle *Leptinotarsa decemlineata*. - In «Neurohemal Organs in Arthropods» (A. P. Gupta, ed.), pp. 433-453. Thomas, Springfield.
- SCHOONEVELD H., TESSER G. I., VEENSTRA J. A., ROMBERG-PRIVEE H. M., 1983. — Adipokinetic hormone and AKH-like peptide demonstrated in the corpora cardiaca and nervous system of *Locusta migratoria* by immunocytochemistry. - *Cell Tiss. Res.*, 230: 67-76.
- SCHOONEVELD H., ROMBERG-PRIVEE H. M., VEENSTRA J. A., 1985. — Adipokinetic hormone-immunoreactive peptide in the endocrine and central nervous system of several insect species: a comparative immunocytochemical approach. - *Gen. comp. Endocrinol.*, 57: 184-194.
- SCHOONEVELD H., ROMBERG-PRIVEE H. M., VEENSTRA J. A., 1986. — Immunocytochemical differentiation between adipokinetic hormone (AKH)-like peptides in neurons and glandular cells in the corpus cardiacum of *Locusta migratoria* and *Periplaneta americana* with C-terminal and N-terminal specific antisera to AKH. - *Cell Tiss. Res.*, 243: 9-14.
- SINGH H. H., SRIVASTAVA K. P., 1976. — Neuroendocrine organs of the Lemon-Butterfly, *Papilio demoleus* L. II. The corpora cardiaca-allata complex of the adult. - *Z. mikrosk.-anat. Forsch.*, 4: 681-690.
- SMITH U., SMITH D. S., 1966. — Observations on the secretory processes in the corpus cardiacum of the stick insect, *Carausius morosus*. - *J. Cell Sci.*, 1: 59-66.
- SRIVASTAVA K. P., DOGRA G. S., 1969. — Studies on the neurosecretory system of the bug *Scutellera nobilis* Fabr. (Heteropt. Pentatomidae) with reference to the material in the aortal wall. - *Anat. Anz.*, 125: 525-534.
- STEEL C. G. H., 1977. — The neurosecretory system of the aphid *Megoura viciae*, with reference to unusual features associated with long distance transport of neurosecretion. - *Gen. comp. Endocrinol.* - 31: 307-322.

- STONE J. V., MORDUE W., 1979. — Isolation of granules containing adipokinetic hormone from locust corpora cardiaca by differential centrifugation. - *Gen. comp. Endocrinol.*, 39: 543-547.
- STONE J. V., MORDUE W., BATLEY K. E., MORRIS H. R., 1976. — Structure of locust adipokinetic hormone, a neurohormone that regulates lipid utilisation during flight. - *Nature*, 263: 207-211.
- TEMBHARE D. S., 1980. — An electron microscopic study of the neurosecretory pars intercerebralis-corpora cardiaca system in larvae of the Dragonfly, *Aeschna cyanea* (Muller) (Odonata Aeschnidae). - *Z. mikrosk.-anat. Forsch.*, 94: 66-72.
- THOMSEN E., 1954. — Studies on the transport of neurosecretory material in *Calliphora erythrocephala* by means of ligaturing experiments. - *J. exp. Biol.*, 31: 322-330.
- THOMSEN M., 1951. — Weismann's ring and related organs in larvae of diptera. - *Dan. Biol. Skr.*, 6, No 5, 1-32.
- , 1954. — Neurosecretion in some Hymenoptera. - *Dan. Biol. Skr.*, 7, No 5: 1-24.
- , 1969. — The neurosecretory system of the adult *Calliphora erythrocephala*. IV. A histological study of the corpus cardiaca and its connections with the nervous system. - *Z. Zellforsch. mikrosk. Anat.*, 94: 205-219.
- TOMBES A. S., SMITH D. S., 1970. — Ultrastructural studies on the corpora cardiaca-allata complex of the alfalfa, *Hypera postica*. - *J. Morph.*, 132: 137-148.
- UNNITHAN G. C., BERN H. A., NAYAR K. K., 1971. — Ultrastructural analysis of the neuroendocrine apparatus of *Oncopeltus fasciata* (Heteropt.). - *Acta zool., Stock.*, 52: 117-143.
- WATSON J. A. L., 1963. — The cephalic endocrine system in the Thysanura. - *J. Morph.*, 113: 359-374.
- WILLEY R. B., CHAPMAN G. B., 1960. — The ultrastructure of certain components of the corpora cardiaca in orthopteroid insects. - *J. Ultrastruct. Res.*, 4: 1-14.
- YASHIKA K., 1960a. — Studies on the neurosecretory system in Apterygota. I. Histological observation on the corpus allatum and neurosecretory cells in *Ctenolepisma*. - *Mem. Coll. Sci. Kyoto (B)*, 27: 1-7.
- , 1960b. — Studies on the neurosecretory system in Apterygota. II. Development of the corpus allatum in *Ctenolepisma* and its juvenile action on the *Philosamia*-pupa. - *Mem. Coll. Sci. Kyoto (B)*, 27: 83-88.
- , 1961. — Development of the corpus cardiaca in the Silverfish, *Ctenolepisma villosa*. - *Dobutsugaku Zasshi (Zool. Mag., Tokyo)*, 70: 131-133.