

GUIDO GRANDI

Gli Imenotteri Calcidoidei evolventisi nei siconi dei Fichi. Vita, simbiosi e adattamenti morfologici

[Discorso pronunciato al Politecnico di Zurigo, il 13 aprile 1958,
in occasione del Centenario della Società Entomologica Svizzera (1)]

Gli Insetti che si evolvono entro i ricettacoli (siconi) dei Fichi, in simbiosi antagonistiche reciproche ed in simbiosi mutualistiche con le piante ospiti, sono Imenotteri Apocriti Terebranti, appartenenti, nella enorme maggioranza dei casi, alla superfamiglia dei Calcidoidei. Noi ne conosciamo però attualmente un numero assai ridotto. Se infatti prendiamo, fra essi, in considerazione solo i sicofili primari, e cioè quelli sicuramente capaci di svilupparsi nelle infiorescenze dei *Ficus* (senza dipendere dal precedente intervento di altri rappresentanti della superfamiglia) e cioè gli *Agaonidi* della sottofamiglia delle *Agaonine*, troviamo che le specie descritte non arrivano ad un centinaio e mezzo (raccolte in una dozzina di generi), oltre a poche decine di entità sulle quali non è possibile ancora pronunciarsi obiettivamente, e che io ho relegato, provvisoriamente, in un gruppo di incerta natura o di incerto valore (1). Ciò innanzi alle sette centinaia circa di specie di *Ficus* inventariate per le varie regioni della Terra. Il patrimonio delle nostre conoscenze si riduce pertanto, nel settore sistematico, alla identificazione di una modesta frazione delle specie esistenti.

Un'altra causa di preoccupazione per l'inquadramento delle forme è rappresentata dalla difficoltà di accostamento dei due sessi. Entro i ricettacoli della medesima specie di Fico possono svilupparsi varie specie di Calcidoidei, appartenenti per giunta a diversi generi. Di solito (per quanto sappiamo) si riscontra in essi un solo Agaonino, non di rado accompagnato da un Sicofagino, ma gli Idarnini sono sovente numerosi. Gli Insetti dei Fichi risultano fortemente dimorfici sessualmente e quando un'entità spe-

(1) Pubblicato nelle « Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft », Bd. XXI, Heft 2, 1958, pp. 155-167, e qui riprodotto con l'autorizzazione del Presidente della Società Entomologica Svizzera Prof. Dr. ED. HANDSCHIN.

cifica possiede, come accade nel maggior numero dei casi, solo maschi eteromorfi, e magari polimorfici (a polimorfismo unisessuale discontinuo), il riferimento ad una data femmina del suo legittimo consorte non è sempre facile e sicuro senza uno studio biologico eseguito in loco. Prova ne sia che molti dei matrimoni celebrati sulla carta dagli speciografi si sono dovuti dissolvere, anche dopo molti anni di vita coniugale apparentemente regolare (2).

Sempre dal punto di vista sistematico c'è poi una grave lacuna che inibisce la possibilità di uno sguardo d'insieme alla situazione generale delle faunule dei siconi dei Fichi, e questa grave lacuna riguarda gli Agaonidi della sottofamiglia delle *Sicofagine*. La ventina di specie circa note di tale gruppo sono riunite in una decina di generi e quasi tutte conosciute nel solo sesso femminile. Su di esse sappiamo poco o niente. Ignoriamo, in primo luogo, se siano effettivamente sicofili primari e non piuttosto secondari (cioè dipendenti, per il loro sviluppo in seno alle urne delle piante ospiti, da altri sinoici); non siamo in condizioni di farci un'idea delle caratteristiche costituzionali dei loro maschi (le poche cose recentemente scoperte hanno imbrogliato vieppiù la matassa anzichè districarla (3)); ci troviamo infine innanzi ad una variabilità di comportamenti morfologici, che ci ha obbligato a moltiplicare il numero dei gruppi generici e ci fa apparire la sottofamiglia in una particolare situazione, che potrebbe anche rappresentare una fase di assestamento evolutivo (4).

I Calcidoidei sicofili secondari sono stati quasi tutti inclusi nella famiglia dei *Torimidi* e nella sottofamiglia delle *Idarnine*. Io penso però che uno studio profondo della loro costituzione porterà a rivederne completamente la sistematica. Essi risultano ancor meno conosciuti dei precedenti, perchè le ricerche che io ho compiuto e compio in altri settori dello scibile entomologico mi hanno consentito di iniziare appena le indagini sui ricchi materiali che posseggo, provenienti da tutte le regioni della Terra.

Se dal punto di vista sistematico la situazione è poco allegra, dal punto di vista biologico essa risulta addirittura desolante. L'unico Agaonide su cui noi siamo sufficientemente informati è una specie europea, la *Blastophaga psenes* L., ospite del *Ficus Carica* L., alla cui morfologia, anatomia, sviluppo ed etologia ho dedicato, parecchi anni or sono, una grossa memoria (5). L'unico Torimide quasi egualmente noto è un'altra specie europea, la *Philotrypesis caricae* L., simbiote della *Blastophaga*, di cui io ho studiato a fondo la costituzione e l'etologia (6), deducendone la sua natura di cleptoparassita, confermata recentemente da J. KUTTAMATHIATHU J. JOSEPH (7-9). Pochi altri reperti ci sono manifesti su alcune specie esotiche, pochi reperti che fanno però intravedere abitudini e cicli interessantissimi.

Così si chiude il nostro magro bilancio.

Ora, per accondiscendere all'invito, per me molto lusinghiero, fattomi dalla Presidenza di codesta Società, che ha avuto la grande benevolenza di accogliermi nel suo seno come Socio onorario e di chiedermi di parlare innanzi

a Voi in occasione del fausto evento del primo Centenario della sua fondazione, io riassumerò, in una sintesi estremamente concisa, le nostre conoscenze sulla etologia e sulla morfologia di questi Insetti straordinari, prospettando, di sfuggita, i problemi generali investiti dai loro comportamenti.

Cominciamo col considerare come vivono e si sviluppano la *Blastophaga psenes* L. e la *Philotrypesis caricae* L., quali sono i rapporti intercorrenti fra le due specie e quelli da esse contratti con la pianta ospite.

La *Blastophaga psenes* L. (nei luoghi ove io l'ho seguita, e cioè nei dintorni di Napoli) compie tre generazioni annuali nei tre cicli di ricettacoli (fioroni, forniti e eratiri) che si susseguono sul Caprifico (*Ficus Carica* L.) ⁽¹⁾. È una specie proandrica e poliginica. I maschi, atteri, depigmentati, solenogastri e monomorfi, fuoriescono dalle galle (trasformazioni dei fiori femminili e generalmente brevistili) ove si sono sviluppati, aprendosi la via con le mandibole, salgono su quelle contenenti le femmine neosfarfallate, vi aprono, sempre a forza di mandibole, un pertugio, introducono nell'interno la porzione tubolare dell'addome e fecondano le loro compagne, che si trovano ancora ripiegate su se stesse nella buia piccola custodia. Dopo avere ripetuta l'operazione un certo numero di volte, in altrettante galle ginofore, muoiono consunti entro l'urna. Le femmine invece, uscite che siano dai cecidi, utilizzando e, se è necessario, allargando l'apertura determinata dal maschio, abbandonano anche i ricettacoli (fruttescenze ormai mature) per la via del canale ostiolare, le cui squame (fillomi squamiformi) cedono pianamente e permettono un facile esodo degli insetti, che guadagnano così il mondo esterno in perfette condizioni di integrità. Esse si alzano a volo, vanno in cerca delle infiorescenze del ciclo seguente e vi penetrano, sempre per la via del canale ostiolare. Qui però trovano una situazione diversa da quella delle fruttescenze. Le squame che rivestono l'ostiolo, e particolarmente quelle più esterne, turgide, resistenti ed embricate come sono, risultano imperforabili ed obbligano l'imenottero ad un lungo, arduo e faticoso lavoro. La *Blastofaga* incunea il capo sotto il margine libero delle squame esterne, procede poi penosamente fra squama e squama, e supera l'ostacolo sacrificando le ali (particolarmente le anteriori), che restano quasi sempre impigliate lungo il cammino, e mutilandosi sovente le antenne (a cominciare dal 4°-5° antennomero). Giunta, bene o male, nella cavità del ricettacolo (in qualche caso la femmina non riesce nel suo intento e muore a mezza strada), essa si accinge all'ovideposizione: introduce la sua breve terebra nello stigma (bifido ed asimmetrico) di ciascun fiore femminile galligeno, segue dapprima il canale stilare, perfora poi il funicolo ed abbandona il germe, lungamente pedunculato, fra il tegumento interno dell'ovulo e la nucella, in modo da lasciarlo ancorato col peduncolo al tessuto del funicolo e da impedire pertanto un suo possibile spostamento conseguente allo sviluppo della galla. In tutto

(1) Altrove ne sono state indicate 2 o 4.

una femmina può deporre 300-400 uova, dopo di che muore nell'interno del sicono, ma insieme con ciascuno germe emette, secondo quanto io ho scoperto nel 1920, un po' del secreto proveniente dal vistoso complesso glandolare annesso all'apparato genitale, che, nel momento dello sfarfallamento dell'insetto, si è tutto raccolto in un enorme serbatoio. Questo secreto agisce evidentemente sul nucleo secondario del sacco embrionale e lo fa entrare tumultuosamente in segmentazione come se fosse intervenuta la fecondazione normale doppia ed esso si fosse unito con uno dei due nuclei spermatici. L'endosperma, come rivelò primieramente mezzo secolo fa il botanico B. LONGO (1906-1909), (10-11), ha così origine partenogenetica ⁽¹⁾. Esso servirà poi da cibo alla larva della Blastofaga. Il fiore si trasforma in galla e lo sviluppo embrionale rimane inibito fin dai suoi esordi (castrazione parassitaria) (12-13). La larva dell'imenottero sguscia dall'uovo dopo pochi giorni di incubazione e per giungere a maturità impiega un periodo di tempo variabile, secondo la stagione, da 2 a più mesi. Le metamorfosi si compiono dentro la galla. Le femmine che vengon fuori dai ricettacoli del primo ciclo, e sono costrette, per uscire dall'ostiolo dei pseudofrutti, a passare sopra la corona di fiori maschili, le cui antere deiscono lasciando uscire il polline, ne restano imbrattate. Perciò quando entrano nelle infiorescenze dei forniti impollinano alcuni fiori normali e permettono la formazione di qualche seme. Le Blastofaghe che si evolvono e fuoriescono, in seguito, dalle fruttescenze dei forniti (che contengono pochi fiori maschili) penetreranno nelle infiorescenze dei cratiri (ove l'insetto svernerà allo stato di larva matura); quelle che abbandoneranno in primavera le fruttescenze di questi (che contengono pochissimi fiori maschili) entreranno nelle infiorescenze dei fioroni e ricominceranno il ciclo annuale.

Il procedimento di fecondare i fiori di un ciclo col polline del ciclo precedente è un procedimento più unico che raro nella biologia vegetale. Noi ci troviamo, di fatto, innanzi ad un sincronismo dello sviluppo dei fiori maschili e femminili di due generazioni diverse, e, all'opposto, innanzi ad una proteroginia paradossalmente precoce (12-13).

La *Philotrypesis caricae* L. compie anch'essa tre generazioni annuali nei tre cicli di ricettacoli del Caprifico, e pur essa è una specie proandrica e poliginica. I maschi, stenotteri, brachitteri, microtteri o subatterri (in una parola: meiotteri), depigmentati, polimegetici e polimorfici, fuoriescono dalle galle in cui si sono sviluppati, aprendosi una via nelle loro pareti mediante le mandibole e fecondano le femmine, sorte da altre galle da essi aperte, nella cavità dell'urna. Sembra che possano accoppiarsi anche entro le galle, prima che le femmine le abbandonino. Certo si è che le afferrano e le posseggono non appena le scorgono, ed alle volte non lasciano loro neppur il

⁽¹⁾ LONGO riteneva che fosse la semplice deposizione dell'uovo a determinare il fenomeno.

tempo di uscire completamente dalla cella in cui si sono sviluppate. La femmina cammina svelta nella buia cavità della fruttescenza, trascinandosi dietro l'ardente cavaliere, che rimane aggrappato al suo fianco, al suo dorso, ed anche ventralmente in modo assai curioso. I maschi muoiono, come quelli della *Blastofaga*, entro il ricettacolo; le femmine, per converso, abbandonano le fruttescenze per la via del canale ostiolare, nè più nè meno dunque di come si comportano le *Blastofaghe*. Per deporre le uova (lungamente peduncolate e fornite all'estremità opposta di un particolare processo (6)) entro i fiori galligeni delle infiorescenze del ciclo seguente, esse non penetrano però, uniformandosi al costume delle *Agaonine*, nell'infiorescenza medesima, ma eseguono l'operazione standosene fuori dall'urna, dopo averla percorsa abbastanza velocemente in varie direzioni, sfiorandone la superficie con la estremità distale delle antenne piegate ad angolo retto fra primo e secondo articolo (6). Trovato che abbia il punto conveniente, l'insetto si solleva sulle zampe, rialza fortemente il gastro, ripiega in basso la lunga terebra e, facendola passare fra le zampe posteriori, la dirige all'innanzi, mettendo a contatto col supporto l'estremità distale delle valve, che quivi si arrestano, e fa penetrare attraverso le pareti del ricettacolo gli stilette, infossandoli profondamente e portandoli fino nell'interno dei fiori galligeni.

Dove si sviluppa e di che cosa si nutre la larva della *Philotrypesis*? È un parassita od un semplice sinoico della *Blastophaga*? Ha un regime zoofago o fitofago? Fino dal tempo, ahimè oramai lontano (1920-1921), in cui io iniziai, nei dintorni di Napoli, quando ero ancora assistente del mio insigne maestro FILIPPO SILVESTRI, le ricerche sulla biologia degli Insetti dei Fichi, ricerche che non ho potuto più proseguire, in riguardo alla *Blastophaga psenes* L. ed alla *Philotrypesis caricae* L., perchè nel 1923 lasciai per sempre l'Italia meridionale per ritornare nelle mie terre del Nord a dirigere l'Istituto di Entomologia dell'Università di Bologna; fin da quei tempi, dicevo, io fui colpito da vari fatti, che enumererò rapidamente.

1. Lo studio anatomico della *Philotrypesis* mi aveva consentito di scoprire che l'apparato glandolare annesso agli organi genitali della femmina si presenta notevolmente ridotto, con una delle glandole (quella che nella *Blastofaga* risulta fornita di un enorme serbatoio per la raccolta del secreto) assai modesta e priva di serbatoio, e con l'altra subatrofica.

2. Lo studio morfologico mi aveva permesso di porre in luce un polimegetismo continuo ed unisessuale, implicante forme eumegetiche, epimegetiche ed ipomegetiche, più ampio e vistoso nei maschi, il cui determinismo appariva presumibilmente di natura trofica (sorvolo sul complesso comportamento polimorfico dei maschi e su altre variazioni discontinue di notevole significato, che qui non è il luogo di discutere).

3. Lo studio etologico mi aveva infine rivelato: che le femmine di *Philotrypesis* possono vivere assai più a lungo di quelle di *Blastophaga*; che isolando infiorescenze di Caprifico con sole femmine di *Philotrypesis* i ricettacoli cadono dopo qualche tempo (il che non accade quando si immettono anche

Blastofaghe); che, da ultimo, mentre è possibile, e financo facile, trovare sicconi infestati solo dalla *Blastophaga*, non avviene mai di trovarne infestati solo da *Philotrypesis* (6).

Questi reperti mi indussero a pensare che la *Philotrypesis* fosse un parassita della *Blastophaga*. Si trattava ora di precisare la forma di parassitismo da essa esercitata. L'attenta considerazione dei fatti da me scoperti, fatti chiari ed incontrovertibili, ed il procedimento che conduce, nel campo della riflessione, ad escludere ciò che è improbabile od insostenibile, procedimento da me appreso alla scuola di due altri miei grandi maestri, CARLO EMERY e BATTISTA GRASSI, mi portarono nel 1930, quando pubblicai la monografia sul genere *Philotrypesis* FÖRST. (6), a formulare la seguente ipotesi, che, affermai, si troverebbe in accordo con tutti i reperti messi in luce: « La *P. caricae* è un parassita della *Blastophaga psenes*; la sua larva però non si nutre del corpo dell'ospite in uno stato qualsiasi del suo sviluppo postembrionale, ma delle provviste che l'Agaonino ha preparato per la propria discendenza ». Si avrebbe pertanto a che fare con un « cleptoparassitismo » vero e proprio (14).

La conferma delle mie ipotesi è venuta venticinque anni dopo all'incirca ed è stata una conferma integrale. Il Signor KUTTAMATHIATHU J. JOSEPH (7-9), proveniente dall'India, e che ha ristudiato in Francia, sotto la guida del mio amico Prof. P. P. GRASSÉ, la *Philotrypesis caricae*, ha potuto vedere che la larva di questa specie, dopo avere vissuto per breve tempo in buona armonia con quella del suo sinoico, entra energicamente in competizione trofica con esso, divorando gran parte dell'albume, originatosi partenogeneticamente in seguito all'iniezione del secreto delle glandole genitali emesso dalla madre Blastofaga, e lasciando morire praticamente di inedia il proprietario legittimo del pabulum ⁽¹⁾. Il polimorfismo unisessuale si spiegherebbe pertanto coi diversi quantitativi di cibo che rimangono disponibili per la larva della *Philotrypesis*, e la maggior ampiezza del fenomeno riscontrabile nei maschi con una mortalità differenziale dei sessi, sopravvivendo i maschi (aploidi) più delle femmine (diploidi) ⁽²⁾ (9).

⁽¹⁾ Io avevo supposto che la larva della *Philotrypesis* sopprimesse l'uovo o la larva giovane della *Blastophaga*. KUTTAMATHIATHU JOSEPH nella sua prima nota (1955) (7) afferma la medesima cosa, nella terza (1957) (9) prospetta invece il reperto sopra indicato.

⁽²⁾ Nella sua terza nota (1957) KUTTAMATHIATHU JOSEPH riporta queste mie parole: « Ho detto che non si sa se le *Philotrypesis*, e gli altri generi affini, siano parassiti degli Agaonini, ovvero semplici loro inquilini, o sinoici che dir si vogliono, se siano cioè, da larve, carnivori o fitofagi ». Trascritto quanto sopra egli si è fermato! Debbo ora avvertire che tali parole erano immediatamente seguite dalle seguenti: « Nel 1930, e per la *P. caricae* L., io ho discusso, come ipotesi di lavoro, la possibilità che le larve di *Philotrypesis* presentino regime fitofago, ma siano obbligate a svilupparsi nei fiori dove un Agaonino abbia deposto un uovo ed un po' di secreto delle glandole annesse al suo apparato genitale, determinando... » ecc.

Le prime parole, quelle riportate da KUTTAMATHIATHU JOSEPH, furono ovviamente dettate dalla preminenza che deve sempre dominare il ricercatore preoccupato dell'obiettività del suo lavoro. Le altre chiarivano subito il mio pensiero.

Considerato quanto sopra possiamo nel caso del *Ficus Carica* L., riconoscere in atto una simbiosi a tre simbiotici: la pianta ospite, la *Blastophaga* e la *Philotrypesis*; un vegetale, cioè, e due Insetti. La Blastofaga ha contratto col Fico una simbiosi mutualistica estremamente impegnativa. L'insetto agisce infatti per via ormonale sul nucleo secondario del sacco embrionale dei fiori della pianta e determina la formazione (partenogenetica) dell'albume, che servirà di nutrizione alla propria larva, ma feconda, nel contempo, alcuni fiori normali mediante il polline che ha portato con sé passando sulle antere dei fiori maschili dell'urna del ciclo precedente, dalla quale è fuoriuscita. La *Philotrypesis* è invece un simbiote antagonista della Blastofaga, e quindi un suo parassita, ma appartiene alla categoria dei « cleptoparassiti ». Non trovandosi, per la riduzione delle sue glandole genitali, in condizioni di determinare nel fiore gli stessi fenomeni che suscita la Blastofaga, approfitta del lavoro di questa e depone le uova là dove l'Agaonino ha preparato il pabulum per la propria prole. La sua larva, meglio attrezzata per la bisogna, ruberà il cibo al suo antagonista e lo porterà a morte. Alla resa dei conti il bilancio della competizione è lo stesso di quello che resulterebbe se la larva della *Philotrypesis* fosse zoofaga e si nutrisse a spese di quella della Blastofaga: più *Philotrypesis* sorgono da un sicono e meno sono le Blastofaghe che ne fuoriescono.

A questo punto viene spontanea una domanda. I comportamenti posti faticosamente in evidenza nelle due specie europee ed i rapporti intercedenti fra l'una e l'altra e fra ambedue e la pianta ospite sono estensibili a tutti i rappresentanti delle faunule dei Fichi della Terra? Dobbiamo, in altre parole, ritenere probabile che tutti gli Idarnini sicofili siano cleptoparassiti degli Agaonini loro sinoici? Ovvero è possibile che le cose procedano diversamente, per lo meno in riguardo a gruppi determinati? La prudenza, figlia della sapienza, ci consiglia di attendere, prima di pronunciarsi, che le nostre conoscenze siano ulteriormente progredite in estensione ed in profondità.

Intanto è necessario che i biologi delle diverse regioni del Mondo (dei continenti e delle isole) si decidano ad indagare seriamente e coscienziosamente i costumi delle varie specie nei vari, per mole e costituzione, ricettacoli delle molte specie viventi di *Ficus*. Al riguardo, come ho detto, non sappiamo pressochè nulla. Ci è noto (PEMBERTON, 1921) (15) che le femmine di un Agaonino australiano, il *Pleistodontes Frogatti* MAYR, sfarfallate che siano, non fuoriescono all'aperto per la via dell'ostiolo, ma da un punto qualsiasi della parete dell'urna, attraverso la quale si aprono la strada forzatamente, e che non pertanto escono cosparse di polline perchè nei ricettacoli del Fico ospite (*Ficus macrophylla* DESF.) i fiori maschili e femminili (brevi e longistili) risultano promiscuamente associati e distribuiti ovunque; ci è noto (GRANDI, 1932) (2) che quelle di un Idarnino di Sumatra (se di Idarnini si può parlare a suo riguardo), la *Neosycophila omeomorpha* GRND., fuoriescono egualmente attraverso le pareti delle fruttescenze del *Ficus gibbosa* BL., passando però direttamente dalle galle ove si sono sviluppate all'esterno

previa escavazione del peduncolo del fiore galligeno; ci è noto infine (GRANDI, 1923) (2) che le femmine di una *Sycophila* WALK., che si evolve, pure a Sumatra, nei siconi del *Ficus ampelas* BL., trova anch'essa la via alla libertà perforando le pareti dell'urna, ovvero le squame ostiolarie. Ma quali e quanti segreti racchiudono tutt'ora, nelle loro inviolate custodie, i ricettacoli di tanti *Ficus*? Quelli, ad es., del *Ficus linearis* BECC. di Borneo, che sono più piccoli di un cece, o del *Ficus callicarpa* MIG., pure di Borneo della grandezza di un grosso limone? E quelli dei *Ficus Beccarii* KING., *stolonifera* KING., *uncinata* BECC., che appaiono mezzo nascosti nel terreno delle umide foreste ove vegetano le piante, od inseriti sopra rami sotterranei flagelliformi irradianti dalla base dell'albero (BECCARI, 1921) (16)?

Abbandoniamo ora la biologia, per passare, in questa fuga attraverso il mondo incantato dei Terebranti sicofili, alle strutture. Accingiamoci cioè a prospettare le modificazioni somatiche che i nostri insetti hanno subito nel corso della loro singolare evoluzione ed in rapporto col particolarissimo ambiente nel quale si sviluppano e vivono almeno per una parte dell'esistenza, ed a porre pertanto in luce gli straordinari « adattamenti morfologici » a cui si sono piegati. Qui occorrerebbero però, per muoversi a dovere in un groviglio così complesso di fatti, molte pagine di fitta scrittura ed alcune ore di eloquio. Io non ho, per certo, l'intenzione di sottoporre il mio benevolo uditorio ad una tale prova di resistenza. Mi limiterò adunque ad uno sguardo d'insieme e ad alcune considerazioni conclusive. Chi avesse interesse a conoscere l'argomento più a fondo può consultare i lavori da me pubblicati fra il 1923 (17), 1925 (18) ed il 1958; gli ultimi negli « Atti dell'Accademia Nazionale dei Lincei », nelle « Memorie della Società Reale di Entomologia del Belgio » e nel Volume edito dalla « Smithsonian Institution » in onore del Dr. R. E. SNODGRASS (19-21).

Rammentiamo che la vita immaginale delle femmine, dopo lo sfarfallamento, può svolgersi: vuoi integralmente fuori dai ricettacoli, per le forme, come la generalità delle Idarnine, che depongono le uova standosene all'esterno della infiorescenza; vuoi in parte fuori (dal momento dell'uscita dalla fruttescenza a quello dell'entrata nell'infiorescenza del ciclo seguente) ed in parte entro (da questo momento alla morte), per le forme, come le Agao-nine, che per deporre le uova debbono penetrare nelle infiorescenze; ricordiamo egualmente che la vita immaginale dei maschi, sempre dopo lo sfarfallamento, può svolgersi: vuoi fuori dai ricettacoli, per le forme omeomorfe alate (che costituiscono però un'esigua minoranza); vuoi, ed integralmente, nell'interno della fruttescenza, ove, terminata la loro attività sessuale, finiscono col morire, per le forme eteromorfe, attere o meiottere (che costituiscono l'enorme maggioranza).

Orbene le femmine appartenenti alla prima categoria (quelle cioè che trascorrono la loro vita all'esterno) non presentano, morfologicamente parlando, altra modificazione che un più o meno eccezionale sviluppo della terebra, accompagnato talora, da particolari comportamenti degli ultimi

uriti o di altri territori del gastro. Invece le femmine della seconda categoria risultano notevolmente trasformate. Delle modificazioni subite alcune sono proprie di tutti i gruppi sistematici considerati; altre si presentano come corredo di generi o specie determinati. Le une e le altre appaiono però collegate col lavoro che l'insetto deve compiere per penetrare nell'interno delle infiorescenze e deporre le uova. Alcune di esse risultano tuttavia non necessarie, ma tali da facilitare la femmina nei suoi sforzi. Citiamo, ad esempio, l'appiattimento, la disintegrazione e pertanto la deformabilità del cranio; la speciale conformazione dei primi tre articoli delle antenne e le setole odontoidi rivolte all'indietro che rivestono la faccia dorso-mediale del 2° antennomero; l'insorgenza di un organo nuovo e cioè il particolare processo laminare delle mandibole, trasversalmente pluricarenato o pluridenticolato, che si sovrappone esternamente alla faccia ventrale del cranio ed è lunghissimo nelle specie a cranio allungatissimo; il confinamento, in vari territori del corpo o delle sue appendici, di serie o di complessi di minuti processi tegumentali appuntiti e rivolti all'indietro; il rafforzamento delle zampe anteriori e posteriori, il raccorciamento delle loro tibie ed il ricco armamento di queste in fatto di setole spiniformi od odontoidi; la trasformazione degli stipiti mascellari in lamine sclerificate a mo' di scalpello; ecc. Altre modificazioni sono il risultato della involuzione o della rudimentazione di questo o quell'organo. Entrano nel novero l'atrofia del labbro superiore; la riduzione notevole delle mascelle e del labbro inferiore, con atrofia o scomparsa dei palpi; la riduzione o la scomparsa degli ocelli; l'obliterazione più o meno spinta delle venature marginale, postmarginale e stigmatica delle ali; ecc. Altre ancora costituiscono delle « invenzioni », in genere iperplastiche, senza un apparente significato funzionale. Servano come esempio l'eccezionale allungamento del cranio; l'orientamento delle mandibole in senso subverticale, o la loro trasformazione in gnatiti alquanto strani e complicati; l'insorgere, infine, di organi nuovi, enormi e stravaganti, quali, ad esempio, le lamine poste all'estremità delle tibie anteriori, per differenziarvi le serie di microspinette rivolte all'indietro, che in altre specie sono localizzate altrove.

Come le femmine i maschi appartenenti alla prima delle categorie precedentemente annoverate (i maschi omeomorfi ed alati cioè) che trascorrono la loro vita immaginale all'esterno, non risultano modificati. I maschi, per converso, che rientrano nella seconda di dette categorie, quelli che sfarfallano e muoiono nei ricettacoli ove si sono sviluppati, sono profondamente modificati e talora in modo così spinto da perdere addirittura qualche importante caratteristica dell'ordine e perfino della classe a cui appartengono. Anche qui alcune modificazioni sono comuni ai rappresentanti dei vari gruppi sistematici; altre proprie solamente di alcuni generi o specie. Tutte, ad ogni modo, si trovano in correlazione con determinate funzioni (apertura delle proprie galle dal di dentro e di quelle delle femmine dal di fuori; particolari modalità di accoppiamento, ecc.), o con il microambiente (interno dei ricettacoli della pianta ospite) in cui la loro vita si consuma da quando sfarfallano

a quando la morte li ghermisce senza, in genere, che essi abbiano conosciuto la luce del sole ⁽¹⁾. Nell'ambito delle modificazioni in argomento ne troviamo, come nelle femmine, di quelle che sembrano avere una qualche utilità (raccorciamento delle antenne per oligomeria e fusione di articoli e concentrazione dei loro sensilli all'estremità distale dell'ultimo antennumero o dell'ultimo complesso di antennumeri; rafforzamento delle mandibole; particolari comportamenti del torace; solenogastria; fabbrica speciale del nono urite; rafforzamento delle zampe anteriori e posteriori; ecc.); di quelle che rientrano nei fenomeni di involuzione e rudimentazione (atrofia del labbro superiore; riduzione, atrofia od obliterazione del complesso maxillo-labiale; riduzione o scomparsa della cavità intergnatale e dell'apertura orale [il che porta all'astomia ed all'afagia]; involuzione, atrofia e scomparsa delle zampe medie [il che porta alla costituzione di individui tetrapodi]; involuzione, atrofia e scomparsa di due ali [il che porta alla costituzione di individui ditteri], o di tutte quattro [il che porta alla costituzione di individui meiotteri od atteri]; scomparsa dei cerci; ecc.); di quelle, oppostamente, che si presentano come comportamenti ipertelici (ipertrofia, alle volte paradossale, dello scapo delle antenne, delle mandibole, del cranio, del primo e dell'ultimo tarsomero delle zampe, ecc.); di quelle che, pur rientrando fundamentalmente nelle ultime due categorie ora considerate, sembrano correlative ad altre modificazioni subite dall'organo (oligomerie antennali e tarsali; malformazioni di alcune parti delle zampe e anchilosi delle articolazioni; fusioni più o meno spinte di noti toracici e del propodeo; disintegrazione del cranio e del pronoto in scleriti che si articolano secondariamente fra loro; ecc.); di quelle infine che risultano ovviamente in rapporto (magari indiretto) con lo speciale microambiente in cui gli insetti vivono (depigmentazione del tegumento; scomparsa degli ocelli; particolare confinamento delle antenne entro fosse, o, addirittura, entro tasche craniche, aperte o chiuse dorsalmente; ecc.).

È necessario inoltre fermare la nostra attenzione su una triplice serie di altri fenomeni e cioè: 1°) sul fatto che i maschi eteromorfi di parecchi Idarnini ci offrono una notevole e talora complessa variabilità individuale continua e discontinua, megetica e morfologica, ecc.; 2°) che i maschi eteromorfi delle varie specie di un dato genere possono avere una costituzione così uniforme da rendere estremamente difficile la loro discriminazione; ovvero, all'opposto, essere tanto diversi da distinguersi con estrema facilità; 3°) che un ciclo biologico impostato sulla deposizione delle uova entro i fiori pistilliferi dei *Ficus* (per lo meno di certi *Ficus*) e con lo sviluppo ontogenetico (embrionale e postembrionale) dell'insetto entro le galle da essi derivate, può

⁽¹⁾ Qualche volta i maschi, approfittando della via aperta dalle femmine lungo l'ostiole, fuoriescono dalle urne e cadono al suolo, dove periscono però subito miseramente.

aver normalmente luogo senza che intervengano modificazioni di sorta nelle specie adattatesi a frequentare un ambiente siffatto.

Che cosa possiamo concludere in riguardo agli « adattamenti » morfologici degli Insetti dei Fichi?

In una mia pubblicazione precedentemente nominata, quella comparsa nel 1955 nelle « Memorie dell'Accademia Nazionale dei Lincei » (19), io ho investigato piuttosto profondamente e largamente gli « adattamenti morfologici » negli Insetti a regime specializzato, prendendo in considerazione un cospicuo numero di specie appartenenti a diversi ordini di Olometaboli, nei loro stati immaginali o larvali. In tale occasione affermavo che i risultati delle mie ricerche erano tali da permettere forse una disamina generale dei reperti ed un tentativo di interpretazione dei fenomeni dell'adattamento morfologico, fenomeni che costituiscono uno dei più intricati ed incumbenti problemi della biologia generale. Aggiungevo però che desideravo di proposito non entrare ancora in una simile discussione, perchè ritenevo che le nostre conoscenze in materia non fossero sufficienti a consentire un tentativo serio, obiettivo ed impegnativo. Ciò non mi impedì, per intanto, di presentare, raggruppate in 18 paragrafi, le conclusioni generali che scaturivano dai risultati dei miei studi e dalla loro coordinazione.

Consentitemi, Signori, che io chiuda il discorso che ho avuto l'onore di pronunciare dinanzi a Voi, riportando, di tali conclusioni, quelle che interessano gli Insetti dei Fichi. Esse sono le seguenti.

1. Le modificazioni subite dai Calcidoidei sicofili risultano sempre connesse con la funzione che l'organo od i gruppi di organi interessati devono compiere, e, nell'insieme, col lavoro che l'organismo intero deve eseguire nel particolare ambiente che lo ospita.

2. Queste modificazioni possono, grosso modo, raccogliersi in cinque categorie: *a*) involuzioni, rudimentazioni o scomparsa di organi o di parti di organi; *b*) sviluppi anormali (ipertelici) di organi o di parti di organi; *c*) spostamenti di organi o di parti di organi; *d*) trasformazioni di organi o di parti di organi; *e*) sviluppo di parti nuove di organi preesistenti e perfino di organi nuovi.

3. Quando si tratta di organi nuovi si ha sempre a che fare con differenziazioni più o meno spinte di territori somatici determinati, che organizzano in formazioni speciali ciò che altrove è una caratteristica dei territori medesimi.

4. Le modificazioni subite da una specie (o da un aggruppamento sistematico di maggior comprensione) sono generalmente numerose e complesse, e spesso funzionalmente coordinate, perchè possono investire più organi, ciascuno dei quali, ha, naturalmente, una funzione propria, collegata, nell'ambito del comportamento generale, con quelle degli altri.

5. Le modificazioni interessanti il medesimo organo possono essere nelle varie specie di un genere (o di aggruppamenti sistematici maggiori) diverse (per quanto tutte coordinate con la stessa funzione) e più o meno spinte in un senso determinato.

6. Un organo modificato in modo tale da avere acquistato forma e dimensioni impaccianti, un organo cioè ipertelico, può presentare altre modificazioni correttive, che sembrano attenuare, od attenuano di fatto, gli inconvenienti funzionali dipendenti dalla sua anormale costituzione.

7. Le modificazioni subite dai Calcidoidei sicofili e che, si è detto, sono sempre connesse con la funzione che l'organo o gli organi interessati devono compiere, non appaiono tuttavia generalmente necessarie, frequentemente nemmeno utili, talora perfino impaccianti (se non disgeniche).

8. Specie appartenenti allo stesso gruppo sistematico vivono infatti e si evolvono in ambienti simili a quelli frequentati dalle forme modificate, esplicano funzioni fondamentalmente simili e non hanno, per converso, subito modificazione alcuna.

9. Tutte le modificazioni considerate sembrano rientrare in una classe i cui rappresentanti possiedono caratteri simili a quelli evocabili dai processi del così detto adattamento esogeno, ma che risultano tuttavia ereditabili, e perciò suscettibili di manifestarsi in modo indipendente.

OPERE CITATE

- (1) GRANDI G. — 1955. *Catalogo ragionato delle Agaonine di tutto il Mondo descritte fino ad oggi*. 5^a ediz. — Boll. Istit. Entom. Univ. Bologna, XXI, pp. 107-139.
- (2) — 1923. *Neosycophila omeomorpha Grnd. e sua importanza biologica*. — Boll. Lab. Zool. Portici, XVII, pp. 108-130, 9 gruppi di figg.
- (3) — 1955. *Scoperta del maschio del gen. Lipothymus Grnd. e stato odierno delle nostre conoscenze sulla tribù dei Sycophagini*. — Atti Acc. Scienze Istit. Bologna, Anno 243^o, Rendiconti, Ser. XI, tom. II, fasc. II, pp. 95-103, 4 gruppi di figg.
- (4) — 1952. *Le Agaonine della tribù dei Sicofagini e l'importanza del loro comportamento per la biologia generale*. — Rend. Acc. Scienze Istit. Bologna, Classe Sc. Fisiche, Nuova ser., v. LVI, pp. 50-53.
- (5) — 1929. *Studio morfologico e biologico della Blastophaga psenes L.* — 2^a ediz. — Boll. Lab. Entom. Bologna, II, pp. 1-147, 47 gruppi di figg., 1 tav.
- (6) — 1930. *Monografia del gen. Philotrypesis Först.* — Boll. Lab. Entom. Bologna, III, pp. 1-181, 76 gruppi di figg.
- (7) KUTTAMATHIATHU J. JOSEPH — 1955. *Observations sur la biologie de Philotrypesis caricae L.* — C. R. Acad. Scienc. Paris, 241, pp. 1624-1625.
- (8) — 1956. *De la présence de chimio-recepteurs sur la tarière de Philotrypesis caricae L.* — Ibid., 243, pp. 1163-1164.
- (9) — 1957. *Le parasitisme de Philotrypesis caricae L. et l'influence de la vie parasitaire sur le parasite*. — Ibid., 244, pp. 1269-1272.
- (10) LONGO B. — 1906. *Ricerche sul Fico e sul Caprifico*. — Rend. R. Acc. Lincei, Classe Sc. Fis. Mat. e Nat., Ser. V, v. 15, pp. 373-377.
- (11) — 1909. *Osservazioni e ricerche sul Ficus carica L.* — Ann. di Botanica, v. VII, pp. 234-256.

- (12) BUSCAGLIONI L. e GRANDI G. — 1936. *L'evoluzione dei ricettacoli del Ficus carica L. in rapporto con l'insetto pronubo.* — Mem. Reale Accad. Scienze Istit. Bologna, Classe Sc. Fisiche, Ser. IX, t. III, pp. 109-122, 1 fig.
- (13) — — 1938. *Il Ficus carica L., la sua biologia, la sua coltivazione ed i suoi rapporti con l'insetto pronubo.* — Boll. Istit. Entom. R. Univ. Bologna, X, pp. 223-280, 14 gruppi di figg.
- (14) GRANDI G. — 1951. *Introduzione allo studio dell'Entomologia.* — Vol. I, Organizzazione, sviluppo e vita. Apterigoti ed Esopterigoti, pp. xxiv + 950, 780 gruppi di figg. — Vol. II. Endopterigoti, pp. xviii + 1332, 1198 gruppi di figg. — Bologna. Cfr. Vol. II, pp. 1017-1019.
- (15) PEMBERTON C. E. — 1921. *The Fig Wasp in its relation to the development of fertile seed in the Moreton Bay Fig.* — The Hawaiian Planters' Record, XXIV, n. 6, pp. 297-319, 6 fot., 18 figg., 2 tavv.
- (16) BECCARI O. — 1921. *Nelle foreste di Borneo* — 2° ed. postuma, riveduta dal figlio Nello. — Firenze, 469 pp. 72 tavv.
- (17) GRANDI G. — 1923. *Gli Insetti dei Capriichi.* — Riv. di Biologia, V, pp. 5-26, 15 figg.
- (18) — 1925. *Biologia, morfologia ed adattamento negli Insetti dei Fichi.* — Atti Soc. italiana Sc. Natur., LXIII, pp. 3-26.
- (19) — 1955. *Gli Insetti a regime specializzato ed i loro « adattamenti » morfologici.* — Atti Acc. Naz. Lincei, An. CCCLII, Memorie Classe Fis. Mat. e Naturali, Ser. VIII, v. V, sez. III, fasc. I, 60 pp., 25 tavv. fuori testo.
- (20) — 1955. *Gli Insetti ed i problemi dell'adattamento morfologico.* — Mem. Soc. Royal. Entom. Belgique, XXVII, pp. 252-275.
- (21) — *The problems of the « morphological adaptation » in Insects.* — (In corso di pubblicazione presso la « Smithsonian Institution ». 30 pp. circa e 20 tavv.).

Nota bene. — Le memorie da me pubblicate sugli Insetti dei Fichi assommano a 51; quelle riguardanti gli Insetti a regime specializzato a 21. Il loro elenco completo è reperibile nella mia memoria dei Lincei (n. 19 della lista precedente).

APPENDICE

Dopo la stampa di questa lettura è comparso il lavoro in esteso di KUTTAMATHIATHU J. JOSEPH (*Recherches sur les Chalcidiens Blastophaga psenes (L.) et Philotrypesis caricae (L.) du Figuier (Ficus carica L.)*). — Ann. Sc. Nat., Zool. et Biol. Animale, XX, 2, 1958, pp. 197-260, 20 figg.). A suo riguardo non è necessario alcun commento. Tutti i miei reperti vengono esplicitamente od implicitamente confermati.