

EGIDIO MELLINI*, GIUSEPPE GARDENGHI**, AMADOU K. COULIBALY*

* Istituto di Entomologia "Guido Grandi" dell'Università di Bologna.

**Dipartimento di Biologia Evoluzionistica Sperimentale dell'Università di Bologna.

Caratteristiche anatomiche ed istologiche dell'apparato genitale femminile di *Exorista larvarum* L., parassitoide deponente uova macrotipiche sull'ospite. ⁽¹⁾ ⁽²⁾

(Ricerche eseguite col contributo del M.U.R.S.T. 40 %)

I. INTRODUZIONE

Continua, col presente lavoro, l'esame comparato degli apparati genitali delle femmine dei Ditteri Tachinidi, in relazione con le modalità di attacco agli ospiti. Abbiamo finora considerato 2 specie a contaminazione indiretta, e precisamente *Pseudogonia rufifrons* Wied. che depone uova microtipiche sul substrato trofico dell'ospite (Gardenghi e Mellini, 1980) e *Archytas marmoratus* (Town.) che abbandona planidi negli ambienti frequentati dal medesimo (Gardenghi e Mellini, 1992). Inoltre abbiamo esaminato una specie a contaminazione diretta, l'*Eucelatoria bryani* Sabr. che, derogando dai costumi propri dei Tachinidi, inietta giovani larve nel corpo della vittima (Mellini e Gardenghi, 1993). In questa quarta nota viene studiata una specie, l'*Exorista larvarum* L., che segue l'altra modalità di contaminazione diretta, consistente nella deposizione di uova macrotipiche sui tegumenti dell'ospite, che è poi la più largamente diffusa nell'ambito di questa famiglia di entomofagi.

Pantel (1910, 1912), nella sua celebre opera, elenca una decina di modalità di contaminazione; esse però, nella sostanza, sono riconducibili ai quattro modelli sopracitati. Purtroppo l'opera di Pantel, di questo grande pioniere nello studio dell'anatomia e della istologia dei Ditteri Tachinidi, è generalmente ignorata mentre molti dati da lui riferiti conservano una validità sorprendente nonostante sia trascorso quasi un secolo.

Ci siamo avvalsi, per questi studi, delle 4 specie citate che da alcuni anni teniamo in allevamento continuato nei nostri laboratori, sull'ospite di sostituzione *Galleria mellonella* L., per ricerche sui rapporti fisiologici tra ospiti e parassiti nonché per la messa a punto di diete artificiali per lo sviluppo larvale.

Exorista larvarum è una specie ad ampia geonemia, essendo diffusa in vaste

⁽¹⁾ Lavoro accettato il 12 ottobre 1993.

⁽²⁾ Studi sui Ditteri Tachinidi. LIX contributo.

aree del Vecchio Mondo. La sua elevata polifagia coinvolge numerose famiglie di Lepidotteri, colpendo anche forme di grande importanza economica. La bibliografia è assai ricca ma, in genere, limitata alla citazione delle vittime (cfr. Herting, 1960), eventualmente estesa ad una valutazione quale agente limitante. La biologia e la morfologia, sia degli stadi preimmaginali che degli adulti, sono state illustrate in dettaglio da Hafez (1953). Riteniamo, comunque, che indagini sugli apparati genitali femminili, oltre che proficui su un piano conoscitivo generale, siano direttamente utili nell'ambito dei nostri attuali programmi di ricerca.

II. MATERIALI E METODO

Gli individui utilizzati nel presente studio provengono da un allevamento continuato su *Galleria mellonella*, da noi iniziato con adulti di *Exorista* sfarfallati da *Hyphantria cunea* Drury e da *Lymantria dispar* L. e determinati da H. - P. Tschorschig, del Museo di Storia Naturale di Stoccarda, cui rinnoviamo il nostro vivo ringraziamento.

Parassitizzazione. Le femmine, collocatesi di lato alle larve dei Lepidotteri, depongono rapidamente uova macrotipiche deiscienti sui loro tegumenti, previa estroflessione dell'ovopositore di sostituzione. L'uovo rimane così disposto trasversalmente, rispetto all'asse longitudinale delle larve ospiti, in modo che la sua concavità ventrale combacia esattamente con la convessità del corpo subcilindrico di queste ultime. Data la positura assunta dalla femmina ovideponente, la distribuzione delle uova investe soprattutto le aree laterali e dorsali delle vittime. Ciascuna di queste può riceverne, da parte di più femmine, anche numerose decine, sebbene solo pochi individui, di solito non più di 3, possano svilupparsi in una larva di *Galleria*.

Le uova, al momento dell'emissione, di solito non sono embrionate per cui, a 27 - 28 °C, occorrono circa 3 giorni affinché avvenga la schiusa. Tuttavia, in assenza di ospiti, le femmine possono deporre uova a sviluppo embrionale più o meno avanzato da cui le larvette sgusciano anche dopo un giorno soltanto.

La contaminazione va a buon fine quasi unicamente nei casi in cui vengono attaccate larve dell'ultimo stadio, che ha una durata più che doppia rispetto a quella dello sviluppo embrionale dell'antagonista. Negli stadi precedenti, ove i tempi di sviluppo dei due partners quasi si equivalgono, la stragrande maggioranza delle uova viene rigettata, ancora non schiusa, assieme all'esuvia dell'ospite. Concordemente, le femmine preferiscono attaccare gli stadi più avanzati, come ha dimostrato Hafez (1953).

La larva neonata abbandona completamente il corion, attraverso la linea predeterminata di rottura che circonda il polo cefalico, ed in breve perfora il tegumento subito innanzi. Il ritmo di sviluppo è praticamente indipendente dalla fisiologia dell'ospite, tant'è che in natura su una sola generazione di questo possono svolgersene due dell'antagonista. A 27 - 28 °C l'intero sviluppo, dalla deposizione dell'uovo allo sfarfallamento dell'adulto, avviene in 16 - 17 giorni (uovo 3 gg, larva 6 gg, pupa 8 gg).

Prelievo e studio degli organi genitali. In pratica abbiamo seguito le stesse tecniche impiegate nei precedenti lavori di questa serie: uccisione istanta-

nea di femmine di età compresa fra i 5 e i 12 giorni mediante compressione laterale del torace, loro dissezione in soluzione fisiologica, rilievo della anatomia topografica degli organi genitali, asportazione in toto dell'apparato e sua fissazione in liquido di Bouin. I preparati istologici sono stati allestiti con la usuale procedura consistente nell'inclusione in paraffina, taglio in sezioni dello spessore di 8 μ , colorazione con emallume ed eosina.

III. RISULTATI

A. - Osservazioni sull'anatomia.

Ovari. Comprendono, ciascuno, da 15 a 18 ovaroli meroistici politrofici fitamente stipati, di cui una decina (almeno in femmine di una dozzina di giorni) con uovo quasi completamente formato nel follicolo prossimo al peduncolo (fig. I, 5). I restanti ovaroli sono più brevi e più stretti e contengono ovociti decisamente minuti; è probabile che da essi siano scese di recente le uova. Queste possono essere localizzate sia a livello del peduncolo sia lungo gli ovidutti laterali che quello comune, sempre però in numero limitato non superiore alla decina.

In ogni ovario sono differenziate 4 - 5 camere ovocitarie di dimensioni progressivamente crescenti procedendo verso il peduncolo, salvo l'ultima che appare assai più grande e lunga quanto tutte le altre assieme (fig. I, 7). In questa, l'uovo comincia ad assumere un colore lattescente per la progressiva formazione del corion dorsale. Comunque la vitellogenesi interessa contemporaneamente pure l'oozita subito a monte, come si verifica anche in *Pseudogonia rufifrons* a uova microtipiche, ed al contrario di quanto accade in *Archytas marmoratus*, deponente planidi nell'ambiente, nei cui ovaroli la deposizione del deutolecite coinvolge un solo oocita per volta.

L'ovario, decisamente tozzo nel suo complesso, presenta una breve e larga forma subcilindrica, con altezza di circa 1,5 mm, pari al suo diametro.

Ovidutti laterali. Hanno pareti esili e trasparenti; sono alquanto più lunghi degli ovari, raggiungendo i 2 mm. Possono contenere al massimo un uovo ciascuno; questo, avendo un diametro trasverso più che doppio rispetto a quello del dotto, lo dilata vistosamente durante il suo passaggio (fig. I, 5: d).

Ovidutto comune. Il lungo tratto anteriore, o ovidutto comune propriamente detto, tubolare ed esile, ha all'incirca lo stesso diametro degli ovidutti pari ma è assai più lungo. Esso, nelle femmine non ovideponenti, cioè a riposo, è ripiegato ad S; si innesta nel tratto posteriore o vagina in posizione ventrale (fig. I, 5: d).

La vagina è breve, larga, depressa e rastremata posteriormente. Ha pareti molto spesse ed il modesto lume trasverso risulta pieno di liquido. Grazie alla doppia ansa del tratto anteriore dell'ovidutto, la voluminosa vagina può slittare in direzione posteriore, trascinata dall'allungamento dell'ovopositore di sostituzione che viene estroflesso fino a raggiungere l'ospite ed incollare un uovo sul suo corpo.

L'intero ovidutto comune raggiunge la lunghezza di 4 mm. Complessivamente esso può contenere 6 - 7 uova di cui fino a un massimo di 2 nel sottile tratto anteriore, che in loro corrispondenza appare vistosamente dilatato, e le restanti in vagina. In mancanza di ospiti, le uova possono essere qui trattenute per qualche tempo, ma solo in numero assai limitato, data anche la modestissima capacità del cavo

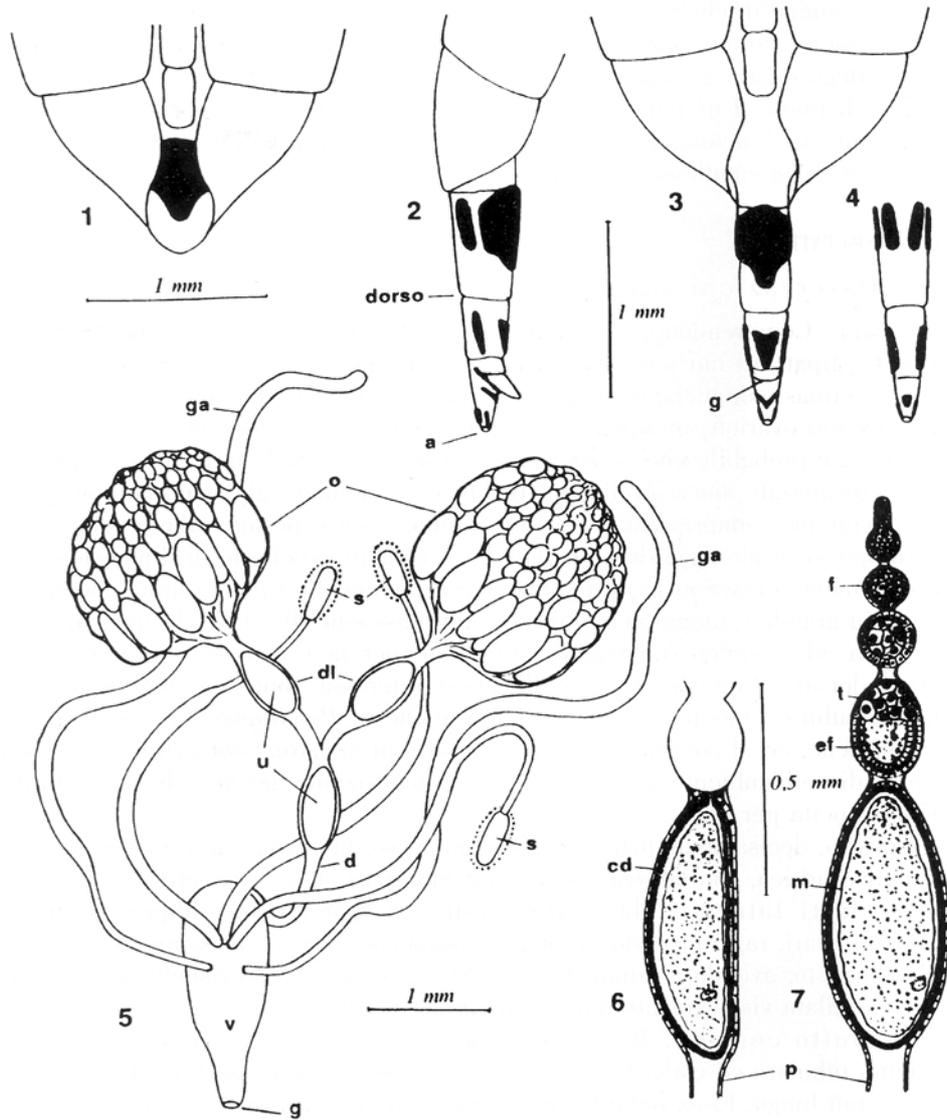


Fig. 1 - Apparato genitale femminile di *Exorista larvarum* L.

1. Estremità posteriore dell'addome veduta dal ventre. 2. Ovipositore di sostituzione estroflesso veduto di lato. 3. Lo stesso veduto dal ventre. 4. Ultimi uriti visti dorsalmente. 5. Apparato genitale in toto, visto dal dorso, di femmina sfarfallata da circa una decina di giorni. 6-7. Ovariolo veduto da due angolazioni diverse, per evidenziare la simmetria bilaterale a livello del follicolo basale, contenente un uovo maturo.

a, ano; cd, corion dorsale; d, ovidutto comune propriamente detto; dl, ovidutti laterali; ef, epitelio follicolare; f, follicolo; g, apertura genitale; ga, ghiandole accessorie; m, membrana vitellina; o, ovario; p, peduncoli; s, spermateche; t, trofociti; u, uova; v, vagina.

vaginale. L'embriogenesi comunque procede, per cui possono essere deposte uova che schiudono dopo un giorno soltanto, contro i 3 normalmente impiegati a 27 °C. Di conseguenza le femmine talora emettono anche 2 - 3 uova in relativamente rapida sequenza.

Spermateche. Di colore castano, nelle femmine sfarfallate da poco, diventano in seguito nerastre. Presenti nel numero regolamentare di 3, appaiono lungamente subellissoidali, anziché subsferiche o piriformi come nella generalità (fig. I, 5: s). Si presentano avvolte da un vistoso strato di tessuto adiposo. Esse si innestano verso l'estremità anteriore della vagina in posizione dorsale, con i 3 canali fecondatori convergenti in vicinanza dello sbocco delle ghiandole accessorie. Il dotto, di aspetto lattescente, è sottile nel tratto apicale dove il lume è ridottissimo, mentre è sensibilmente dilatato (diametro più del doppio) nei tre quarti basali.

Ghiandole accessorie. Hanno forma tubulare e, tramite un esile dotto, sboccano nella vagina alquanto posteriormente rispetto alle spermateche (fig. I, 5: ga). Sono diafane ed eccezionalmente lunghe, raggiungendo i 5 mm, con un diametro di 0,18 mm riducendosi alla metà a livello del dotto. Si estendono nell'addome in direzione anteriore formando anse. Il loro secreto riempie completamente o quasi la grande vagina ed agisce certamente come lubrificante, atto a favorire lo scorrimento delle uova e la loro fuoriuscita dal gonotrema.

Risultano enormemente più sviluppate che nelle altre specie da noi studiate, aventi altre e diverse modalità di contaminazione dell'ospite.

Ovopositore e deposizione delle uova. L'ovopositore di sostituzione, in gran parte membranaceo, è costituito dagli ultimi 4 uriti (fig. I, 1-4) ed in particolare (seguendo l'interpretazione di Herting, 1957) dal VII e dall'VIII che appaiono sensibilmente assottigliati ed alquanto rastremati in direzione caudale; il IX ed il X urite, apparentemente fusi assieme, risultano al solito molto brevi (cfr. anche Hafez, 1953). Una volta estroflesso, verosimilmente mediante un aumento locale della pressione sanguigna, accompagnato da un rilassamento della muscolatura longitudinale dell'addome, misura in lunghezza circa 3 mm.

Durante l'estroflessione, la vagina, che sbocca nel IX urosterno, viene necessariamente trascinata in direzione caudale. Come si è accennato, ciò è possibile grazie alla notevole lunghezza dell'ovidutto comune propriamente detto che, a riposo, viene mantenuto ripiegato.

Va notato che, mentre gli urosterni VII ed VIII sono formati da un ampio sclerite piegato a doccia, i corrispondenti uroterghi sono invece membranacei, con due sottili listerelle sublaterali sclerificate, e quindi suscettibili di dilatarsi. Così la parte ventrale di questi due uriti costituisce un robusto pavimento per l'attacco dei muscoli flessori dell'organo nonché per lo scorrimento in direzione posteriore della vagina, mentre la parte dorsale, dilatandosi, ne consente il passaggio.

L'uovo, sospinto dai potenti muscoli costrittori della vagina, fuoriesce in un attimo dal gonotrema, con l'area ventrale rivolta verso il basso e col polo cefalico in direzione anteriore, conservando l'uovo, fin dall'ovariolo, lo stesso orientamento della madre, com'è del resto regola fra gli insetti. Poiché la femmina ripiega l'ovopositore verso il basso ed in avanti, tenendo l'estremità distale curvata in basso, tale area viene a contatto con l'ospite. Così l'uovo rimane istantaneamente incollato ai tegumenti di quest'ultimo, grazie alle proprietà adesive del corion ventrale

ed alla leggera pressione esercitata dalla femmina prolificante, all'atto dell'espulsione, sul corpo del malcapitato. Dato che nella massiccia e breve vagina possono trovarsi contemporaneamente 4 - 5 uova, talora avvengono ovideposizioni ravvicinate sul medesimo ospite; di solito, però, tra l'emissione di un uovo e l'altro trascorre un discreto lasso di tempo. Infatti, secondo Hafez (1953), le femmine depongono mediamente 7 uova giornaliere su un'arco di circa 20 - 25 giorni.

Uovo. È macrotipico, deiscente, di solito non embrionato al momento della deposizione. Ha forma semiovoidale a superficie ventrale leggermente concava; pertanto, se visto di lato o in sezione trasversale, presenta una forma semilunare (fig. I, 6-7). Misura mediamente mm 0,60 in lunghezza, mm 0,35 nel diametro trasverso massimo e mm 0,16 nell'asse dorso-ventrale.

Mentre nella calotta dorsale il corion è biancastro e rigido, in funzione protettiva, nella parte ventrale è invece trasparente, molle e coloso al momento dell'emissione, così da costituire un apparato di fissazione del tutto simile a quello da noi descritto per l'uovo microtipico di *Pseudogonia rufifrons* (Gardenghi e Mellini, 1980). La dissimmetria dell'uovo secondo l'asse dorso-ventrale dipende, forse, dal fatto che, per una più precoce attività coriogenica delle cellule follicolari di un lato, l'uovo viene avvolto dal corion prima nella parte dorsale, conformata a calotta, e successivamente su quella ventrale. Su questa si depone poi un corion più scarso e più molle che viene mantenuto disteso dal primo, divenuto nel frattempo più rigido. Sul lato ventrale dell'uovo, oltre al corion vero e proprio, viene secreto anche un importante strato collante per l'adesione dell'uovo alla vittima.

L'imbianchimento del corion dorsale, dapprima ialino, inizia, nelle uova prossime al peduncolo a vitellogenosi conclusa, partendo dall'area centrale ed estendendosi progressivamente verso la periferia. Lo strato gelatinoso ventrale, qualora l'uovo sia visto di lato, appare sotto forma di una suola ialina; questa garantisce una pronta adesione dell'uovo al tegumento dell'ospite fin dai primi minuti successivi all'ovideposizione, adesione che, in seguito, diviene ancora più tenace.

La suola, dapprima collosa e molle, in relazione alla intensità della pressione esercitata dalla femmina sul corpo dell'ospite all'atto dell'ovideposizione, può debordare anche sensibilmente dalla periferia dell'uovo, assumendo, in seguito al rapido disseccamento, l'aspetto di un'esile ed irregolare pellicola trasparente che ripropone, al distacco, l'impronta della caratteristica scultura areolata propria della superficie cuticolare dell'ospite. Nelle uova prelevate dalle vie genitali, qualora immerse in acqua, la suola si rigonfia, anche se in modo non così vistoso come per le uova microtipiche di *Pseudogonia rufifrons*. Per le uova già deposte, e quindi immerse in acqua, il rigonfiamento è invece assai modesto. Va in ogni caso precisato che il fenomeno non interessa tutto il corion ventrale ma solo lo strato più esterno.

All'aperto le uova corrono ben pochi rischi di essere distaccate dai tegumenti della vittima, ma nei contenitori delle larve di *Galleria*, la grande quantità di fili sericei anche commisti al pabulum, incastrandosi tra uova e cuticola delle larve, le distaccano abbastanza facilmente (3). Va comunque rilevato che il grado di ade-

(3) Anche l'immersione per qualche minuto in alcool etilico a 60° ne provoca agevolmente il distacco, come abbiamo potuto constatare volendo disinfettare le uova per procedere all'allevamento del Tachinide su dieta artificiale.

sione varia notevolmente da un uovo all'altro. Esso è, in genere, tanto maggiore quanto più la suola oltrepassa i margini dell'uovo e ciò è in relazione ad una più forte pressione esercitata dalla femmina sul tegumento dell'ospite all'atto della ovideposizione.

Più in generale, merita di essere sottolineata la forma del tutto eccezionale di questo tipo di uova, così brevi e larghette, in contrasto con quella propria dei Ditteri, parassiti e non, le cui uova si presentano allungate e strette, così come lo sono le loro larve. In realtà, data anche la rigidità del corion dorsale, la larvetta all'interno dell'uovo macrotipico prossimo alla schiusa appare vistosamente deformata e tozza. Alla fuoriuscita essa però assume all'istante la sua forma normale decisamente snella.

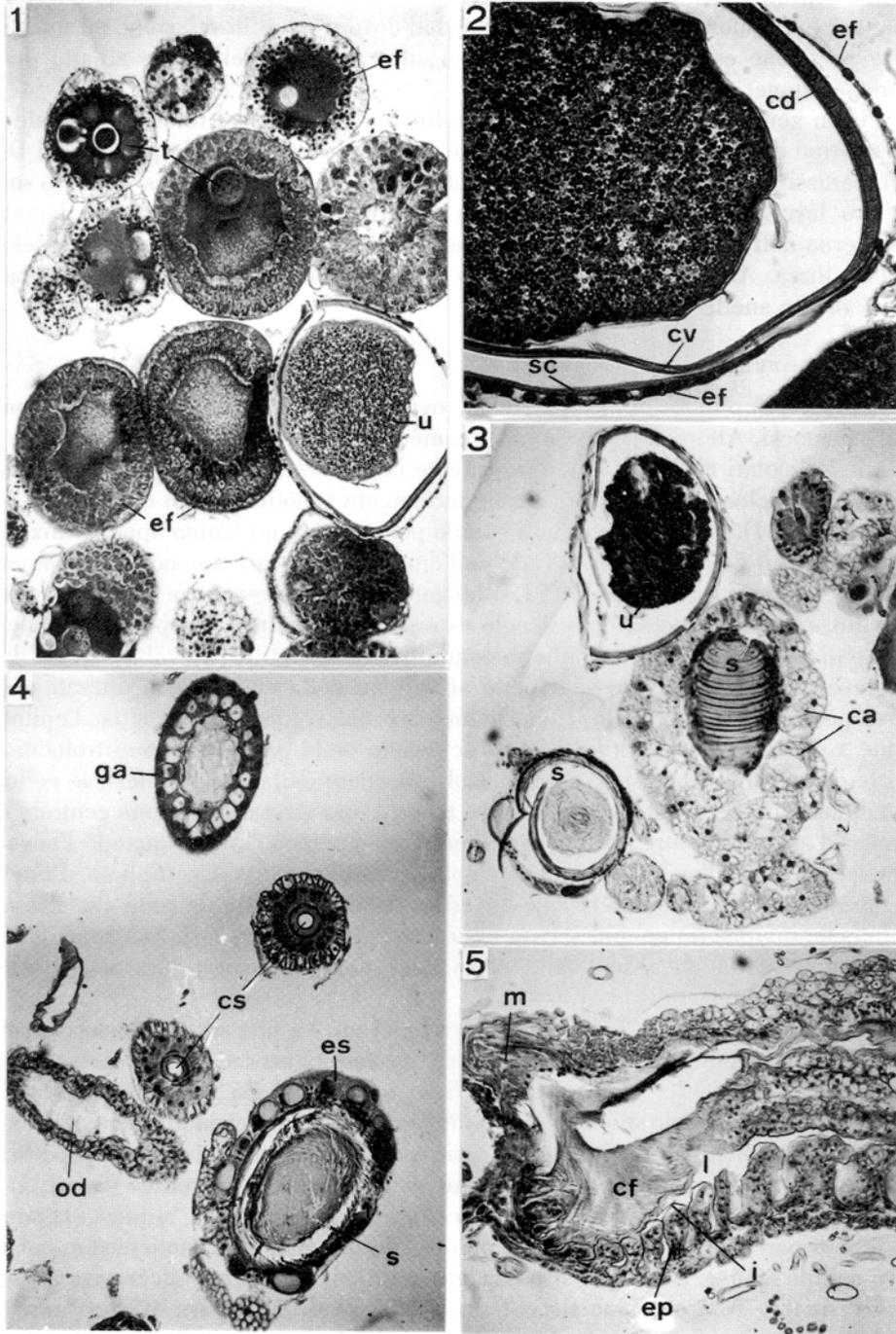
B. - Osservazioni sull'istologia.

Ovari. L'epitelio follicolare degli ovarioli varia enormemente nel corso dell'ovogenesi. All'inizio, quando nella camera l'ovocita è frammisto ai trofociti, le cellule follicolari circondano uniformemente la camera; esse sono piccole, subsferiche, con nucleo in posizione centrale fortemente basofilo e sono disposte in 2-3 strati (fig. II, 1). Quando gli ovociti stanno per iniziare, od hanno appena iniziato, ad acquisire il deutolecite, le cellule dell'epitelio follicolare appaiono più voluminose, disposte ancora in più strati, allungate radialmente mentre il nucleo, poco basofilo, risulta spostato verso il polo esterno della cellula. L'aspetto generale è quello di un epitelio in piena attività conduttrice e secretrice rilevabile anche dalla presenza di vacuoli, grossi rispetto al volume della cellula e localizzati nella parte periferica del follicolo. Con l'aumentare del volume dell'ovocita, l'epitelio tende a divenire monostratificato, ad esclusione della parte attorno ai trofociti in cui le cellule follicolari sono assenti. Col procedere della vitellogenesi, le cellule diventano più alte, il nucleo si ingrossa, tende a spostarsi in posizione centrale ed è meno basofilo, mentre i vacuoli periferici scompaiono. Infine, quando l'uovo è ormai disceso nell'ovidutto laterale, l'epitelio risulta molto assottigliato. Pure la membrana connettivale che riveste l'ovariolo cambia aspetto: da esile che era inizialmente, diviene un po' più spessa nel corso della vitellogenesi. Sui trofociti non si è notato nulla che esca dalla norma dei processi ovogenetici ampiamente descritti nei Ditteri.

Il tratto degli ovarioli, contenente ovociti giovani, ha una sezione trasversa sub-circolare con epitelio follicolare di spessore uniforme. Invece il tratto prossimo al peduncolo, contenente ovociti ormai in fase avanzata dello sviluppo, ha sezione semiellittica assumendo quella propria dell'uovo già completamente formato. Inoltre, l'epitelio follicolare risulta alquanto più esile in corrispondenza della superficie dorsale dell'uovo forse perché ha già esaurito la sua attività secretrice (fig. II, 1).

La camera ovocitaria vicina al peduncolo, una volta svuotata, si presenta come un tubo a pareti pieghettate. Il lume può essere in apparenza vuoto ovvero contenere cellule sparse. Serve per il passaggio delle uova maturate successivamente.

Ovidutti. Non abbiamo riscontrato differenze di rilievo fra ovidutti pari ed ovidutto comune propriamente detto. Sono costituiti da un epitelio monostratificato, molto esile, trasparente, assai elastico vista la sua forte dilatazione in corrispondenza delle uova di passaggio. Le cellule variano dal cubico al pavimentoso



in relazione al grado di stiramento. In certi punti, a livello dei rari nuclei, nell'ovidutto comune è visibile anche l'intima. Non si distinguono fibre muscolari.

Nella vagina (fig. II, 5) l'intima, sebbene evidente, è sottile mentre l'epitelio è spesso, presentandosi come una sorta di trama spugnosa e trabecolata. La parte ventrale dell'organo differisce notevolmente da quella dorsale. Mentre nella prima l'epitelio è pieghettato a guisa di fisarmonica, nella seconda è disteso; inoltre la tunica muscolare è al dorso notevolmente più spessa ed in particolare nella porzione posteriore. Si ritiene che le suddette pliche, che naturalmente coinvolgono anche l'intima, indichino uno stato di contrazione della muscolatura propria dell'organo.

Nella parte dorsale della vagina si notano medialmente, tra epitelio ed intima, due curiosi corpi solidi. Si tratta di masserelle acellulari a struttura fibrosa, che ricordano due cuscinetti, di incerta origine e funzione; quella maggiore è localizzata anteriormente, la minore posteriormente.

La potente guaina muscolare è formata da fibre longitudinali, circolari ed oblique ed è quindi capace di contrarre l'organo in tutti i sensi. Nonostante il cospicuo diametro trasverso, a livello del tratto a monte, il lume è pressoché virtuale. Si presenta infatti come una stretta fessura orizzontale contenente, nei preparati istologici, materiale coagulato di colore grigiastro, diverso da quello racchiuso nel lume delle ghiandole annesse. Il grosso epitelio ha caratteristiche tipiche di organo secernente, con presenza di vacuoli, mentre i nuclei sono spostati verso la base; pertanto il liquido contenuto in vagina deriva dalla mescolanza del secreto proprio con quello elaborato dalle ghiandole accessorie.

Spermateche. Sono avvolte da uno strato semplice ed irregolare di adipociti che conferiscono loro, se viste dall'esterno, un insolito aspetto gelatinoso. Tale struttura non è stata riscontrata nelle altre 3 specie da noi studiate. Sotto gli adipociti l'epitelio, bene sviluppato, è costituito da cellule pressoché cubiche, caratterizzate da piccoli nuclei e da grandi vacuoli denunciati una intensa attività secernente.

All'interno l'intima appare cospicua, fortemente pigmentata, e rinforzata da numerosi e fitti ispessimenti lineari (creste) che decorrono come anelli ortogonali all'asse maggiore delle spermateche (fig. II, 3, 4). Gli spermatozoi risultano orientati con la testa rivolta verso la periferia dell'organo.

Fig. II - 1. Sezione trasversale di un ovario di *Exorista larvarum* con ovociti in diversi stadi di maturazione e relative conformazioni dell'epitelio follicolare. È visibile anche un uovo con il corion già formato il quale, in seguito alle manipolazioni per l'allestimento delle sezioni, si è aperto da un lato nel punto di passaggio fra l'area dorsale e quella ventrale, proprio come succede, in ambedue i lati, all'atto della schiusa (100 X). 2. Particolare di un uovo maturo all'interno dell'ovariolo. Si distinguono, partendo dall'esterno, l'epitelio follicolare che è più sottile nella parte dorsale (metà superiore della foto), il relativo corion che invece è più spesso nonché un secondo strato del corion ventrale ancora aderente alle cellule follicolari (260 X). 3. Sezione trasversale di un uovo nell'ovidutto e di due spermateche, una delle quali tagliata tangenzialmente (100 X). 4. Sezione trasversa di ghiandola accessoria, dell'ovidutto, di una spermateca e di due canali spermatici (100 X). 5. Sezione longitudinale della vagina (in basso la parte ventrale) (100 X).

ca, cellule adipose; cd, corion dorsale; cf, cuscinetto fibroso; cs, canale spermatico; cv, corion ventrale; ef, epitelio follicolare; ep, epitelio pieghettato; es, epitelio della spermateca; ga, ghiandola accessoria; i, intima; l, lume; m, muscolatura; od, ovidutto; s, spermateca; sc, strato collante; t, trofociti; u, uovo.

I dotti delle spermateche (fig. II, 4) presentano due strati cellulari coassiali: quello più interno è riferibile all'epitelio, mentre quello esterno è formato da cellule provviste di ampie cavità che le rendono simili, anche se più piccole, alle cellule adipose sopramenzionate. Nei due terzi basali, ove il dotto appare notevolmente allargato, è differenziata una modesta tunica muscolare formata da fibre longitudinali ed oblique, atte a favorire il deflusso degli spermatozoi.

Ghiandole accessorie. In piena attività secretrice sono costituite da cospicue cellule subcilindriche, con nucleo spostato verso la periferia e grande vacuolo, ripieno di secreto, localizzato verso il lume. L'abbondante secreto contenuto in quest'ultimo presenta, nei preparati istologici, una colorazione rosata dovuta ad una discreta eosinofilia (fig. II, 4).

Uova. Nelle uova follicolari pronte per scendere negli ovidutti laterali, il rigido corion della calotta dorsale presenta, in sezione, una struttura a zolle, corrispondenti al reticolo lasciato in superficie dalle impronte delle cellule follicolari (fig. II, 2). Il corion mostra quindi una caratteristica struttura a mosaico, ove le singole tessere corrispondono alle varie cellule dell'epitelio follicolare che ne sono la matrice. Il molle corion ventrale appare formato da due strati (fig. II, 2) abbastanza nettamente distinti: quello interno è suddiviso in tante porzioni, al pari del corion dorsale, ma con uno spessore di circa la metà; lo strato esterno, di pari spessore, mostra una struttura del tutto diversa, essendo continuo e di aspetto ialino. Complessivamente i due strati raggiungono un'altezza di circa 10 μ , pari a quella del corion dorsale.

Nel robusto bordo del corion dorsale, proprio al limite di quello ventrale, si intravede la linea di rottura (fig. II, 1) che è più evidente nella regione anteriore dell'uovo, più appuntita, dalla quale, mediante scollamento, si apre la via per l'uscita della larvetta.

IV. CONCLUSIONI

Le caratteristiche, soprattutto anatomiche, dell'apparato genitale femminile di *Exorista larvarum* sono largamente condizionate dal particolare tipo di uovo da esso prodotto. L'uovo macrotipico, oltre che asimmetrico secondo l'asse dorso-ventrale, avendo un corion dorsale rigido in funzione protettiva ed un corion ventrale molle quale apparato di fissazione, ha anche dimensioni cospicue ed una forma piuttosto tozza, in pieno contrasto con le affusolate uova membranacee proprie delle specie ovovivipare e, più in generale, della maggior parte dei Ditteri. Già la discesa lungo gli ovidutti laterali, e l'ovidutto comune propriamente detto, comporta una forte dilatazione del lume dei medesimi, essendo le uova, oltre che voluminose, indeformabili.

La vagina, poi, ha forma e struttura del tutto speciale, per consentire la fuoriuscita delle grosse uova dall'esiguo gonotrema ed assicurarne nel contempo, grazie anche ad una opportuna pressione, il loro incollamento ai tegumenti dell'ospite. Essa infatti è voluminosa, piriforme, anche se depressa lungo l'asse tergo-sternale, con un lume pressoché virtuale ed una tunica muscolare eccezionalmente robusta in particolare nella regione dorsale. La vagina può essere trascinata in direzione caudale, quando l'ovopositore di sostituzione viene estroflesso, grazie

alla particolare lunghezza dell'ovidutto comune propriamente detto che si distende, mentre forma una doppia ansa in posizione di riposo.

Straordinariamente sviluppate, rispetto alle altre specie di Tachinidi da noi studiate, sono poi le ghiandole accessorie. Escluso che forniscano materiali agglutinanti per le uova, che già possiedono un dispositivo di fissazione corionale proprio, si ritiene che il loro secreto svolga la funzione primaria di lubrificante nella dinamica della espulsione forzata delle uova.

Passiamo ora ad un breve confronto fra le 4 forme da noi esaminate. Le uova macrotipiche, dimensioni a parte, hanno una sorprendente somiglianza con quelle microtipiche, anche se le prime vengono estromesse man mano che maturano, mentre le seconde restano accumulate nell'utero a migliaia in attesa che l'embriogenesi sia conclusa. Entrambe le categorie presentano corion asimmetrico, secondo l'asse tergo-sternale, con superficie ventrale a proprietà collanti tali da assicurare l'ancoraggio delle uova al tegumento dell'ospite durante l'embriogenesi, come nel caso delle uova macrotipiche, ovvero l'attacco sulle foglie nel caso delle uova microtipiche già pronte a schiudere e destinate ad essere ingerite assieme al cibo dagli ospiti. Tale asimmetria sembra derivare da una asincronia nella secrezione del corion; quello dorsale, come indicano le condizioni del corrispondente epitelio follicolare, comincia infatti a formarsi per primo per cui, divenuto incurvato ed elastico, mantiene disteso, agendo come una molla, quello ventrale tenero a deposizione ritardata. Tale meccanismo sembra confermato dalla forma e grandezza delle maglie poligonali, corrispondenti alle impronte delle cellule follicolari, che nel corion ventrale sono leggermente più grandi ma soprattutto più allungate. Una simile differenza era già stata rilevata da Mellini (1954) in un'altra specie a uova macrotipiche, anche se indeiscenti, la *Meigenia mutabilis* Fall.

È opportuno, mentre si rileva il fenomeno di convergenza strutturale fra uova utilizzate seguendo due modalità di contaminazione del tutto differenti, sottolineare lo straordinario adattamento del corion ventrale, dato che tale fenomeno appare, in generale, scarsamente recepito dagli studiosi. Nelle specie ovovivipare, che depongono nell'ambiente frequentato dall'ospite, oppure sul o entro il suo corpo, il corion è invece uniformemente membranaceo e quindi senza dispositivi né di fissazione né di protezione, essendo la schiusa delle larvette immediata.

L'eccezionale incremento della fecondità, che caratterizza le femmine a contaminazione indiretta, è finalizzata a porre riparo all'enorme falcidia cui va incontro la prole prima di raggiungere l'ospite. Tale incremento viene ottenuto elevando fortemente il numero degli ovaroli, come si verifica fra le specie ovovivipare che depongono nell'ambiente frequentato dall'ospite (ad es. 95 - 100 per ciascun ovario in *Archytas marmoratus*), oppure incrementando, oltre che il numero degli ovaroli (150 per ovario), anche quello delle camere ovocitarie differenziate in ciascuno di essi, che risulta più che raddoppiato (circa una dozzina), come accade nelle specie che depongono uova microtipiche (ad es. *Pseudogonia rufifrons*). Va inoltre osservato che il numero di ovociti coinvolti contemporaneamente nella vitellogenesi in ciascun ovario è, in certa misura, proporzionale al numero di camere ovocitarie in esso comprese.

Le ghiandole accessorie appaiono di solito minute. Infatti se la loro funzione principale, nelle femmine degli insetti in genere, è quella di produrre un secreto

collante per le uova, di esse non ci sarebbe necessità tra i Tachinidi, visto che le uova membranacee non hanno bisogno di essere incollate, dato che la larveta sguscia all'atto della deposizione, mentre sia quelle macrotipiche che quelle microtipiche hanno già un loro dispositivo corionale di fissazione. In *Exorista larvarum*, invece, le suddette ghiandole sono straordinariamente sviluppate. Si suppone che il loro abbondante secreto funzioni soprattutto come lubrificante per favorire la fuoriuscita forzata delle grosse e rigide uova dall'esiguo gonotrema. Nelle altre specie da noi studiate l'uovo o è minuto, come in *Pseudogonia*, ovvero è allungato e membranaceo, e quindi oltre tutto facilmente deformabile, come in *Archytas* ed in *Eucelatoria*.

L'ovidutto comune è, in gran parte, trasformato in un grande utero avvolto a spirale e di diametro cospicuo, contenente qualche migliaio di uova in incubazione; nelle forme a contaminazione indiretta, sia che le femmine depongano negli ambienti frequentati dall'ospite (ad es. *Archytas*), sia che depongano sul suo pabulum (es. *Pseudogonia*). Può essere trasformato in utero, sebbene di modeste dimensioni, pure per le rare specie, a bassa fecondità, che depongono internamente all'ospite giovani larvette, valendosi di un apposito processo sternale perforante, sclerificato ed appuntito (es. *Eucelatoria*). In quest'ultima specie, nonché nel vasto gruppo di quelle deponenti uova macrotipiche sull'ospite, il tratto terminale dell'ovidutto si dilata in una breve vagina piriforme, dotata di una robusta tunica muscolare atta ad estromettere con la dovuta energia la prole. Tale organo è nettamente delineato in *Eucelatoria* che inietta molli larve nell'ospite, ma raggiunge una straordinaria specializzazione in *Exorista* che deve espellere a viva forza, e nel contempo incollare a pressione sul tegumento dell'ospite, le grandi uova dette appunto macrotipiche, a corion dorsale rigido e quindi indeformabili. Nelle specie deponenti piccoli planidi negli ambienti frequentati dall'ospite, ovvero uova microtipiche sul suo pabulum, non è differenziata, in relazione alla facilità della loro espulsione, la suddetta pompa ma si ha semplicemente un leggero irrobustimento della tunica muscolare in prossimità del gonotrema.

Nelle numerose specie le cui femmine praticano la contaminazione indiretta, l'ovopositore di sostituzione è molto breve se non addirittura mancante; esse infatti depositano semplicemente le uova sul substrato su cui sostano per tale bisogna. Pure nelle poche specie che iniettano le loro larvette nella vittima, l'ovopositore è breve, dato che le femmine vengono a stretto contatto col partner salendo sopra il loro corpo. Nel caso invece delle femmine che depongono sull'ospite uova macrotipiche, od anche membranacee per le specie ovovivipare, l'ovopositore è decisamente allungato dato che esse, per tale operazione, si collocano di fianco all'ospite stesso. Sorge così il problema di adattare l'apparato genitale interno alla meccanica della vistosa estroflessione degli ultimi uriti. Esso viene risolto allungando il tratto di ovidutto comune che precede la vagina. In posizione di riposo esso è ripiegato ad S; quando l'ovopositore si estroflette esso si distende, consentendo lo slittamento in direzione posteriore della vagina senza che nel contempo siano trascinati caudalmente anche gli altri organi genitali. In generale, dunque, il tipo di ovopositore già di per sé indica se la modalità di contaminazione è indiretta o diretta, come del resto è indicativo il tipo di uovo.

RIASSUNTO

Exorista larvarum L. è una specie altamente polifaga, nemica di larve di Lepidotteri appartenenti a diverse famiglie. Le femmine depongono uova macrotipiche deiscendenti di regola non incubate, ovvero con embriogenesi più o meno avanzata qualora temporaneamente private di possibili ospiti. L'apparato genitale femminile è caratterizzato da un modesto numero di ovaroli (15 - 18 per ovario), ciascuno dotato di poche camere ovocitarie (4 - 5), di cui quella prossima al peduncolo, contenente l'uovo maturo, lunga quanto tutte le altre assieme. Gli ovidutti laterali, al pari dell'ovidutto comune propriamente detto, sono molto esili per cui l'uovo, che ha un diametro trasverso circa doppio del loro lume, li dilata vistosamente al suo passaggio. La vagina, breve ma molto sviluppata nel diametro trasverso, si presenta piriforme e depressa; è fornita di una eccezionalmente poderosa tunica muscolare, spessa in modo particolare nell'area dorsale; l'organo appare quindi altamente specializzato per espellere, a viva forza, le grosse e rigide uova macrotipiche. Nello stretto lume trasverso possono trovarsi accumulate al massimo 4 - 5 uova. Straordinariamente sviluppate, rispetto alle specie a contaminazione indiretta nonchè rispetto a quelle larvideponenti all'interno dell'ospite, da noi studiate, sono le ghiandole accessorie lungamente tubolari. Si ritiene che la funzione principale del relativo secreto sia quella di agire da lubrificante per le pareti vaginali e per le stesse uova che, grandi e praticamente indeformabili, debbono fuoriuscire attraverso un gonotrema assai minuto; tale secreto quindi facilita l'azione espulsiva esercitata dalla tunica muscolare.

Le femmine, per ovideporre, si pongono a lato dell'ospite quindi estroflettono un ovopositore di sostituzione mediamente sviluppato. Per consentire, nel contempo, lo slittamento in direzione caudale della vagina, senza che si manifestino eccessivi stiramenti a carico delle gonadi, l'ovidutto comune propriamente detto, che in riposo forma una doppia ansa, può essere adeguatamente disteso.

L'uovo viene alquanto premuto sul tegumento dell'ospite in modo che la sua superficie ventrale, molle e collosa, possa aderirvi perfettamente. L'uovo, infatti, si presenta asimmetrico secondo l'asse dorso ventrale, con corion rigido nella calotta dorsale, in funzione protettiva, e tenero e viscoso nella superficie ventrale adattata a costituire un apparato di fissazione. Il fenomeno di convergenza strutturale tra le uova macrotipiche e quelle microtipiche è davvero sorprendente, visto che queste ultime sono molto piccole, con embriogenesi conclusa all'atto dell'emissione, e che, infine, sono deposte sul substrato trofico dell'ospite seguendo tecniche di contaminazione indiretta, e pertanto completamente diverse da quelle adottate dalle forme a uova macrotipiche.

Anatomical and histological characteristics of the female genital apparatus of *Exorista larvarum* L. (Diptera Tachinidae), a parasitoid laying macrotype eggs on the host.

SUMMARY

Exorista larvarum L., a poliphagous species, is an antagonist of the Lepidoptera larvae of various families. The female lays deiscent macrotype eggs which are usually not incubated; sometimes they feature a more or less advanced embryogenesis depending on the availability of hosts. The female genital apparatus is characterized by a moderate number of ovarioles (15 to 18/ovary), each featuring a few follicles (4 - 5) with the one close to the calyx, which contains the mature egg, being as long as all the others taken together. The lateral oviducts, like the anterior portion of common oviduct, are very thin so that the egg, which has a crosswise diameter about twice the size of the lumen, visibly widens these oviducts when passing through them. The vagina, which, albeit short, has a wide crosswise diameter, is pyriform and depressed. It features exceptionally strong muscles and is particularly thick in the dorsal area. The organ is therefore capable of forcefully expelling the large and hard macrotype eggs. A maximum of four to five eggs can accumulate in the narrow crosswise lumen. The long tubular accessory glands are extremely developed as compared to those of indirect-contaminating species and of the species which lay their larvae inside the host studied by us. The main function of the secretion is presumably that of acting as a lubricant along the vaginal walls and for the eggs themselves which, being large and practically non-deformable, must nevertheless be ejected through a very narrow genital opening. This secretion, therefore, facilitates the expelling action exerted by the muscles.

In order to lay their eggs, the females position themselves sideways of the host and evaginate a

medium-sized retractile ovipositor. In order to simultaneously permit the vagina to slide towards the caudal end without causing an excess stretching of the gonads, the common oviduct proper, which at rest forms a double loop, can be appropriately extended.

So as to permit it to perfectly adhere by means of its soft and sticky ventral surface, the egg thus comes to be considerably pressed up against the integument of the host. In fact, the egg is asymmetric in the dorsoventral axis and features a chorion which is rigid in the dorsal vault for protection and soft and viscous on the ventral surface intended so as to act as a fixing apparatus. The structural analogy between macrotype and microtype eggs is truly surprising, especially if one considers the actual differences involved. In fact, the latter are not only very small but are ejected after completion of embryogenesis and are laid on the trophic substrate of the host by indirect contamination techniques which are completely different from those adopted by macrotype egg species.

BIBLIOGRAFIA CITATA

- GARDENGI G., MELLINI E., 1980. - Sulla formazione dell'uovo microtipico e del relativo apparato di fissazione in *Gonia cinerascens* Rond. - *Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna*, 35: 215-230.
- GARDENGI G., MELLINI E., 1992. - Note di anatomia e di istologia dell'apparato genitale femminile di *Archytas marmoratus* (Town.) (Diptera Tachinidae). - *Boll. Ist. Ent. "G. Grandi" Univ. Bologna*, 47: 55-67.
- HAFEZ M., 1953. - Studies on *Tachina larvarum* L. (Diptera, Tachinidae). I. Preliminary notes. - *Bull. Soc. Fouad I Entom.*, 37: 255-266.
- HAFEZ M., 1953. - Studies on *Tachina larvarum* L. (Diptera, Tachinidae). II. Morphology of the adult and of its early stages. - *Bull. Soc. Fouad I Entom.*, 37: 267-304.
- HAFEZ M., 1953. - Studies on *Tachina larvarum* L. (Diptera, Tachinidae). III. Biology and life-history. - *Bull. Soc. Fouad I Entom.*, 37: 305-335.
- HERTING B., 1957. - Das weibliche Postabdomen der calyptraten Fliegen (Diptera) und sein Merkmalswert für die Systematik der Gruppe. - *Z. Morph. u. Okol. Tiere*, 45: 429-461.
- HERTING B., 1960. - Biologie der westpaläarktischen Raupenfliegen Dipt., Tachinidae. - *Monogr. angew. Entom.*, 16: 1-188.
- MELLINI E., 1954. - Studi sui Ditteri Larvevoridi. II. *Meigenia mutabilis* Fall. su *Agelastica alni* (Coleoptera Chrysomelidae). - *Riv. Parass.*, 15: 489-512.
- MELLINI E., GARDENGI G., 1993. - Osservazioni anatomo-istologiche sull'apparato genitale femminile di *Eucelatoria bryani* Sabr. (Dipt. Larvaevoridae). - *Mem. Soc. Ent. It.*, 72 (in corso di stampa).
- PANTEL J., 1910. - Recherches sur les Diptères a larves entomobies. I. Caractères parasitiques aux points de vue biologique, éthologique et histologique. - *La Cellule*, 26: 27-216.
- PANTEL J., 1912. - Recherches sur les Diptères a larves entomobies. II. Les enveloppes de l'oeuf avec leurs dépendances, les dégâts indirects du parasitisme. - *La Cellule*, 29: 7-289.