

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.

(***) Université du Mali, Bamako.

Sull'apparato riproduttore femminile di *Palearista laxa* (Curr.) (Dipt. Tachinidae). ⁽¹⁾⁽²⁾

(Ricerche eseguite con il contributo del M.U.R.S.T. 60%)

I. INTRODUZIONE

Lo studio degli apparati genitali femminili e delle uova dei Ditteri Tachinidi, in rapporto con le strategie di attacco agli ospiti, riveste un particolare interesse, sia scientifico che pratico. Così abbiamo illustrato comparativamente gli organi genitali di 4 specie rappresentative delle 4 modalità fondamentali adottate dai parassitoidi, in generale, per contaminare gli ospiti. Per le due tecniche di parassitizzazione diretta si è fatto riferimento ad *Exorista larvarum* L. (Mellini et alii, 1993) che incolla uova macrotipiche sul corpo dell'ospite e ad *Eucelatoria bryani* Sabr. (Mellini et alii, 1994) che inietta giovani larvette nel suo lacunoma. Per le due tecniche di parassitizzazione indiretta si sono esaminati *Archytas marmoratus* (Town.) (Gardenghi e Mellini, 1992) che abbandona planidi negli ambienti frequentati dall'ospite e *Pseudogonia rufifrons* Wied. (Gardenghi e Mellini, 1980) che dissemina uova microtipiche sul suo substrato trofico.

In pratica sarebbero così esaurite le strategie basilari cui sono riconducibili le 10 modalità indicate da Pantel (1910) per i così detti Ditteri entomobi. Abbiamo tuttavia allargato le indagini ad una specie ovovivipara, la *Palearista laxa* (Curr.) che depone sull'ospite ed esibisce, anziché uova membranacee, com'è regola tra le femmine ovovivipare, uova con corion dorsale alquanto simile, per la sua tendenziale rigidità, a quello delle specie ovipare, anche se poi la forma è affusolata anziché contratta.

Palearista laxa è una specie diffusa in India nonché in Africa (in particolare nell'emisfero australe), nota quale parassita gregario di larve di Lepidotteri, in particolare Nottuidi, e capace di svolgere un ruolo di un certo rilievo nel loro contenimento. Per questo motivo, negli anni sessanta, essa è stata importata nel sud degli Stati Uniti. Chauthani e Hamm (1967) hanno effettuato le prime osservazio-

⁽¹⁾ Lavoro accettato l'8 febbraio 1994.

⁽²⁾ Studio sui Ditteri Tachinidi. LX contributo.

ni (sotto la denominazione di *Drino munda* (Wied.)) sul comportamento del parassitoide notando, fra l'altro, sensibili differenze nei tempi di sviluppo in rapporto alla specie ospite. Jackson et alii (1976) ne hanno studiato la biologia su *Heliothis zea* (Boddie) e *H. armigera* (Hb.) evolventisi su cotone, determinando, in laboratorio, i livelli termici più adatti per la sua moltiplicazione e rilevando una produzione media di pupari per femmina pari ad una settantina, con massimi fino a due centinaia. Martin et alii (1989 e 1992) hanno accertato che le femmine possono aggredire con successo larve del II-IV stadio, anche se le percentuali di parassitizzazione, nonché il numero di parassiti/ospite, sono più elevati negli individui a sviluppo avanzato; del resto in natura sono preferite le larve di IV età. Bratti e Nettles (1988) ne hanno tentato l'allevamento *in vitro* su diete subnaturali ottenendo qualche successo.

Nel nostro laboratorio abbiamo provato ad allevarla partendo da modesti quantitativi di pupari, ceduti cortesemente dal dr. W.C. Nettles, sull'ospite di sostituzione *Galleria mellonella* L. pervenendo a risultati poco soddisfacenti. Per ben due volte, e ogni volta nel giro di 6-8 generazioni, le piccole colonie del tachinide hanno finito con lo spegnersi gradatamente. Sensibili percentuali di pupari deformi si sono accompagnate a tassi sempre minori di sfarfallamento e ad una progressiva rarefazione negli attacchi all'ospite.

Abbiamo comunque creduto opportuno approfittare della disponibilità, sia pure temporanea, di questo parassitoide per studiarne aspetti assai interessanti ma del tutto trascurati nelle peraltro scarse ricerche precedenti, oltretutto finalizzate a scopi pragmatici di allevamento di massa.

II. MATERIALE E METODO

Gli adulti di *Palexorista laxa* sono stati da noi allevati a 26-27 °C, 65-70 % di U.R. e fotoperiodo 16:8, nella stessa cella in cui contemporaneamente alleviamo altre 4 specie di Tachinidi, anch'esse sull'ospite di sostituzione *Galleria mellonella*. Le larve del lepidottero venivano introdotte nella gabbia del tachinide e quivi lasciate al massimo per un'ora, conforme il numero di adulti presenti. La femmine ben presto si collocano loro di lato e, estroflesso il lungo ovopositore di sostituzione, depongono sul loro corpo delle esili uova di aspetto biancastro. Da queste fuoriesce quasi immediatamente la larvetta che, in breve, perfora il tegumento dell'ospite inducendo la formazione di un imbuto respiratorio tegumentale primario. Dopo la parassitizzazione, le larve di *Galleria* venivano trasferite in altra cella regolata sui 30°C. In queste condizioni, il parassitoide raggiunge la maturità larvale in 5-6 giorni, con variazioni in rapporto allo stadio del partner al momento dell'attacco nonché al livello di superparassitizzazione; col crescere di questi parametri, infatti, la durata tende a diminuire. Oltre che parassita gregario, *Palexorista* è anche un idiobionte che procede subito nell'accrescimento, qualunque sia lo stadio larvale aggredito, uccidendo in breve tempo il suo ospite e pertanto, spesso, impedendone il passaggio allo stadio successivo. Divenute mature, le larve abbandonano i resti della vittima per impuparsi nelle sue vicinanze. Lo stadio pupale dura mediamente sui 9 giorni, ed è quindi assai più breve di quello larvale, come del resto è regola per i Tachinidi a sviluppo indipendente dalla

fisiologia dell'ospite. L'intero ciclo di sviluppo, da uovo ad adulto, richiede pertanto, nella suddetta situazione, una quindicina di giorni. Su *Galleria* ed in condizioni ambientali simili, *Palexorista* impiega quindi, per completare lo sviluppo, all'incirca lo stesso tempo richiesto sugli ospiti naturali che peraltro varia alquanto secondo la specie (cfr. Chauthani e Hamm, 1967). Tuttavia, da larve di ultima età dei Nottuidi, si possono ottenere mediamente 7 pupari pro capite, mentre da *Galleria*, in pari condizioni, non si superano le 3 unità; inoltre la durata della vita immaginale risulta alquanto più breve di quella segnalata dagli Autori in precedenza citati, che indicano una ventina di giorni per il periodo della proliferazione in aggiunta ai 7 che la precedono.

Visto il progressivo declino delle colonie, e attribuendone ipoteticamente la causa, almeno in parte, alle ridotte dimensioni del nostro ospite di sostituzione, rispetto ai più corpulenti Nottuidi, abbiamo tentato di ovviarvi sottoponendo a parassitizzazione soltanto larve a sviluppo avanzato ed inoltre per tempi piuttosto brevi, al fine di limitare il livello di superparassitizzazione. Tuttavia questi accorgimenti non hanno giovato in modo concreto alla sopravvivenza del nostro Tachinide.

Per i rilievi di anatomia topografica e per il prelevamento degli organi dell'apparato genitale, da sottoporre ad esame istologico, sono state dissezionate femmine di età compresa fra i 10 e i 15 giorni. Esse sono state uccise, di colpo, mediante forte compressione del torace e quindi fissate con spilli sul fondo di paraffina di capsule Petri contenenti acqua di fonte.

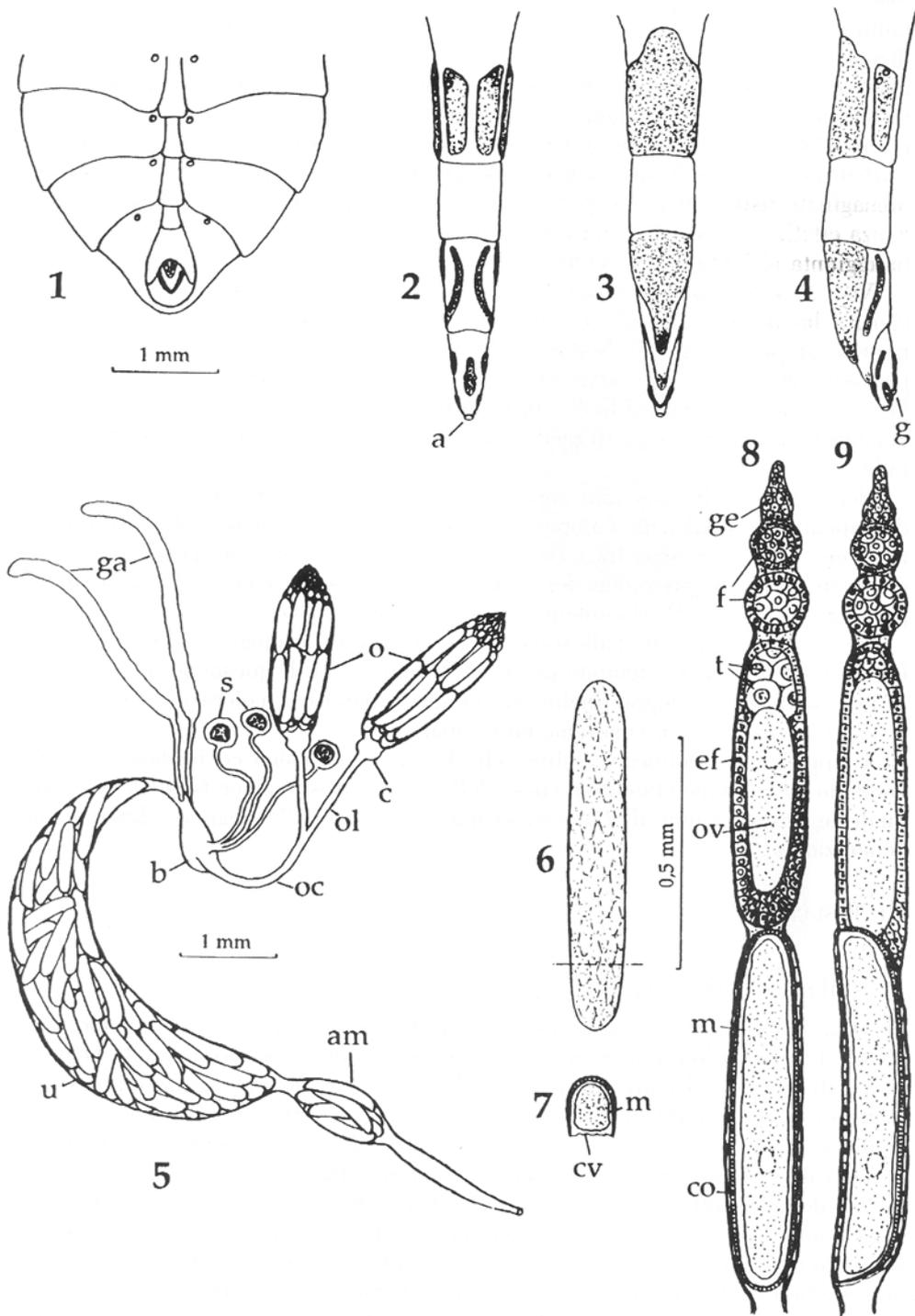
Per quanto concerne l'allestimento dei preparati istologici, si sono seguite fedelmente le tecniche adottate per i precedenti lavori di questa serie: fissazione in liquido di Bouin, doppia inclusione in agar e paraffina, colorazione delle fette, di 8 μ di spessore, con emallume ed eosina.

È opportuno sottolineare, infine, che l'esame anatomico ed istologico è stato condotto su femmine ottenute a spese dell'ospite di sostituzione *G. mellonella*, sul quale le nostre colonie di *Palexorista* hanno finito con l'estinguersi dopo alcune generazioni.

III. RISULTATI

A. - Rilievi anatomici

Ovari (fig. I, 5: o). Hanno forma decisamente allungata comprendendo, ciascuno, 12-16 ovariole (talora anche 7-8 soltanto) e per di più assai gracili. Ognuno di questi consta di 4 follicoli, di cui quello basale solitamente con uovo pressoché maturo e sovente addirittura fornito di corion (fig. I, 8-9). Quello subito a monte contiene un oocita in fasi avanzate della vitellogenese però ancora privo di corion. Il notevole sviluppo in lunghezza dei due oociti porta a far sì che quello a valle, più rigido grazie alla presenza del guscio, determini una modesta insenatura nella parte caudale di quello a monte, nella quale si introduce con il proprio polo cefalico. Ciò determina un curioso ed apparente accavallamento dei due oociti contigui. Anche nel terzo follicolo, che è comparativamente molto breve, la vitellogenese è in atto, per quanto ancora nelle fasi iniziali. In alcuni ovariole coesistono quin-



di due ovociti praticamente maturi, dei quali quello basale sembra trovare difficoltà a passare nell'ovidutto pari, ed un terzo che ha, da poco, cominciato ad accrescersi. Va pertanto segnalato il fatto che la deposizione del deutolecite si svolge contemporaneamente in 2 camere oocitarie su 4 nel medesimo ovariole, pure essendo le uova di cospicue dimensioni e quindi di impegnativa vitellogenesi.

Ovidutti laterali (fig. I, 5: ol). Prendono inizio con un poco comune ma ben sviluppato calice ovarico di forma bulbosa, nel quale confluiscono gli ovariole di ciascuna gonade. Sono, al solito, molto esili e relativamente brevi (mm 0,8). Il modestissimo diametro del loro lume appare del resto appropriato alla forma lungamente affusolata delle uova in transito, anche se fornite di corion in gran parte rigido.

Ovidutto comune (fig. I, 5: oc). Presenta una conformazione alquanto complessa ed insolita. L'ovidutto comune propriamente detto è lungo circa quanto gli ovidutti laterali, se misurato dalla confluenza di questi fino allo sbocco del dotto delle spermateche, ed ha un diametro solo di poco superiore. Esso infatti si innesta in una sorta di struttura imbutiforme nella quale sfociano anteriormente i canali fecondatori e posteriormente, nella parte rastremata, e quindi sensibilmente distanziati, i dotti delle ghiandole accessorie (fig. I, 5: b). Subito a valle di questi, l'ovidutto mostra una netta strozzatura oltre la quale prende inizio l'utero. Nelle femmine prolificanti esso assume una tipica forma a cornamusa; si dilata infatti progressivamente fino a raggiungere un diametro massimo di mm 1,2x1 (ha sezione trasversale leggermente ellittica) nel terzo caudale, dopo di che si restringe rapidamente fino a terminare in una seconda strozzatura. Il tratto compreso fra queste due strettoie è lungo circa 3 mm. In ogni caso l'utero è disposto trasversalmente nella cavità addominale.

All'interno, quando la proliferazione è già iniziata (di solito comincia il 7° giorno successivo allo sfarfallamento), si possono trovare circa ottanta uova in fasi più o meno avanzate dell'embriogenesi. Una sezione trasversale dell'utero ne può coinvolgere circa una trentina. Le uova sono disposte, in grande prevalenza, con l'asse maggiore longitudinale rispetto all'organo. Ve ne sono però anche di quelle più o meno inclinate ed altre poste addirittura trasversalmente o quasi. Mentre le uova ubicate nella parte anteriore dell'utero, e quindi discese da poco dagli ovari, mostrano il corion translucido anche nella stretta fascia dorsale, quelle situate più a valle, e pertanto ad incubazione più avanzata, lo hanno opaco e biancastro.

Allo sfintere, che segna il limite caudale dell'utero, segue un breve tratto, lungo circa mm 0,80, a forma di tubo, se vuoto, ovvero dilatato ad ampolla (fig. I, 5: am), se contenente un certo numero di uova (a volte una decina). Esso termina con un secondo sfintere, oltre il quale si estende un lungo e sottile tubo (mm 1,3) qua-

Fig. I. - Apparato genitale femminile di *Palexorista laxa* (Curr.).

1. Addome visto dal ventre. 2. Ovopositore di sostituzione estroflesso veduto dal dorso. 3. Lo stesso visto dal ventre. 4. Lo stesso veduto di lato. 5. Organi genitali interni. 6. Uovo veduto dal dorso. 7. sezione trasversale dell'uovo. 8 e 9. Ovariole con uova mature e oociti in fasi diverse di maturazione.

a, apertura anale; am, ampolla; b, bulbo; c, calice; co, corion; cv, corion ventrale; ef, epitelio follicolare; f, follicolo; g, gonotrema; ga, ghiandole accessorie; ge, germario; m, membrana vitellina; o, ovari, oc, ovidutto comune; ol, ovidutto laterale; ov, ovocita; s, spermateca; t, trofocito; u, utero.

si monocalibro che termina nel gonotrema. La suddetta piccola formazione sac-ciforme funziona, con ogni probabilità, come anticamera per regolare l'emissione delle uova, mentre il sottile tratto terminale dell'ovidutto comune, grazie alla sua lunghezza, consente l'estroffessione dell'ovopositore di sostituzione, senza che vengano stirati in direzione caudale gli altri organi dell'apparato genitale. I due sfinteri sopraricordati regolano il transito delle uova embrionate nel tratto posteriore dell'ovidutto e, dato il loro minimo lume, permettono il passaggio di un solo elemento per volta.

L'utero, in rapporto alla modesta fecondità di queste femmine praticanti la contaminazione diretta, è relativamente largo ma piuttosto breve; pertanto non si avvolge a spirale come nelle femmine parimenti ovovivipare deponenti però nell'ambiente frequentato dall'ospite, e quindi contraddistinte da una eccezionale fecondità (dell'ordine di qualche migliaio di uova). Inoltre, mentre in queste ultime l'utero è di calibro modesto e pressoché costante, per cui le uova possono essere stipate regolarmente in ordine cronologico di discesa dagli ovari, in *Palexorista*, dato che l'organo si dilata anziché allungarsi, tendono a mescolarsi uova di diversa età.

Spermateche (fig. I, 5: s). si presentano subsferoidali con diametro di circa 0,3 mm, ed al solito, causa la forte pigmentazione dell'intima cuticolare, di colore castano molto scuro, per quanto mascherato da un involucro esterno di aspetto gelatinoso e biancastro. Il dotto molto esile (diametro pari a mm 0,01) è lungo circa 1,5 mm. A differenza delle specie da noi studiate in precedenza, i tre canali fecondatori sboccano nell'ovidutto comune confluendo, apparentemente, in un unico breve peduncolo ovvero in due canali pressoché tangenti fra di loro, anziché separatamente anche se in punti vicini.

Ghiandole accessorie (fig. I, 5: ga). Sono mediamente sviluppate, di forma subcilindrica, con diametro di mm 0,2 e lunghezza pari a 2,5 mm. Il sottile dotto, lungo 0,7 mm, sfocia assai posteriormente rispetto alle spermateche, e cioè a livello dell'istmo che segna l'inizio dell'utero vero e proprio.

Uova (fig. I, 6-7). Presentano caratteristiche in certo qual modo intermedie fra quelle membranacee e quelle macrotipiche. Delle prime hanno la forma allungata e delle seconde il corion dorsale e laterale rigido, sebbene in misura molto minore rispetto alle uova macrotipiche vere e proprie. Appena scese nell'utero, le uova presentano il corion dorsale traslucido, ma poi, col procedere dell'embriogenesi, questo comincia a divenire opaco e biancastro, dapprima lungo la fascia longitudinale mediana ed in seguito anche nelle aree laterali. Nella lunga fascia ventrale, decisamente stretta e pianeggiante, il corion è invece membranaceo, trasparente ed inoltre appare più o meno fittamente pieghettato con pliche a decorso longitudinale.

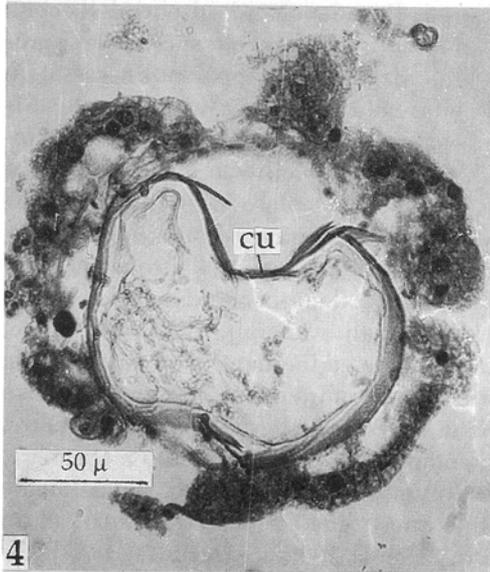
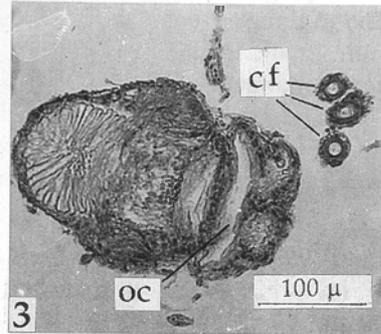
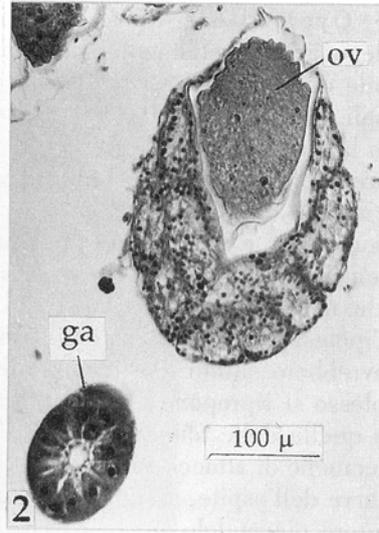
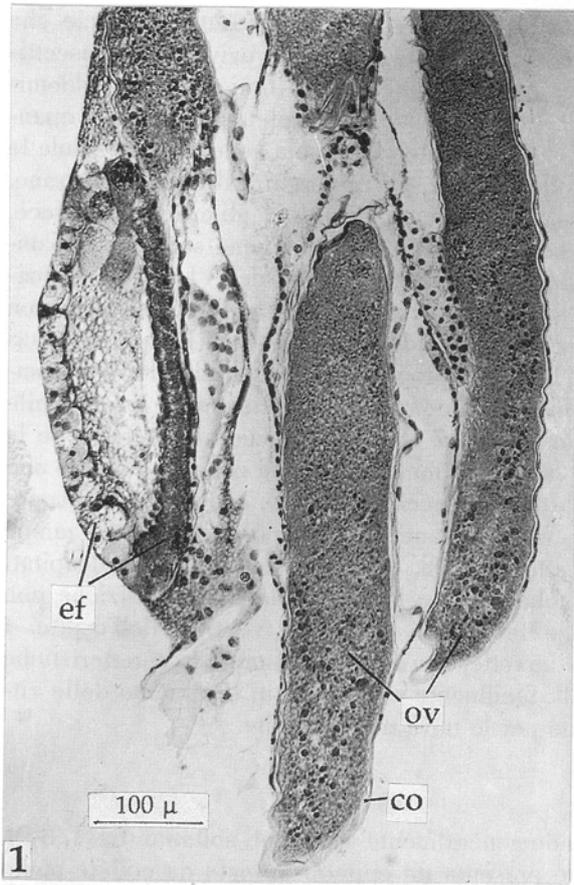
Misurano in media mm 0,75 in lunghezza, mm 0,08-0,10 nel diametro trasverso massimo e 0,14-0,16 nell'asse dorso ventrale. Pertanto le uova si presentano notevolmente allungate ed esili ed inoltre insolitamente compresse sull'asse trasverso. Vengono emesse ad embriogenesi ultimata per cui lasciano sgusciare la larveta dopo pochi secondi dalla loro deposizione sull'ospite.

Se immerse in acqua, in breve si ingrossano mostruosamente a livello dell'area ventrale cosicché il lungamente convesso corion dorsale, che è rigido, finisce con l'apparire come un piccolo isolotto spostato verso un polo dell'uovo stesso.

Ovopositore di sostituzione (fig. I, 1-4). Come in tutte le specie che depongono direttamente sull'ospite, siano esse ovipare od ovovivipare, è suscettibile di allungarsi notevolmente per estroflessione degli ultimi segmenti addominali. Nel caso di *Palxorista* esso è lungo, in fase di completa distensione, quanto la restante parte dell'addome. Contrariamente alla regola generale, che vuole le aree dorsali più sclerificate di quelle ventrali, gli uroterghi VII e VIII mostrano, ciascuno, 2 bande simmetriche solo debolmente irrigidite; gli urosterni invece, conformati a mo' di doccia, si presentano integralmente e bene sclerificati. Contemporaneamente la presenza di due paia di stigmi ai lati del VI urotergo, anziché nel corrispondente urosterno, come nei precedenti uriti, appare in sintonia con l'ipotesi secondo la quale gli ultimi segmenti addominali di certi Ditteri superiori avrebbero subito una torsione di 180° sul proprio asse longitudinale. Nel complesso si ripropone una struttura morfologicamente e megeticamente assai simile a quella delle femmine di *Exorista larvarum* che sono invece ovipare. Anche le tecniche di attacco sono del tutto simili: le femmine infatti si collocano di lato alle larve dell'ospite, assumono una postura pressoché verticale, estroflettono l'ovopositore piegandolo verso il basso e verso l'avanti, lo passano quindi tra le zampe fino a giungere con l'apice a contatto, o quasi, delle aree laterali dei malcapitati sulle quali, in larga prevalenza, abbandonano la loro prole. La deposizione può occasionalmente interessare anche le regioni dorsali e ventrali dell'ospite. I corion, in breve abbandonati dalle larvette, non sono, nonostante le caratteristiche tipiche delle aree dorsali e laterali, facilmente reperibili sul tegumento delle vittime, a differenza di quanto accade per le uova macrotipiche.

B. - Rilievi istologici

Ovari. Ogni ovario comprende generalmente 4 follicoli soltanto (fig. I, 8-9). Quello subito a valle del germario presenta un epitelio formato da cellule molto piccole e disposte irregolarmente su 1-2 strati. Pure i trofociti, al pari dell'ovocita non facilmente distinguibile da questi, sono minuti. Nel follicolo successivo i processi di ovogenesi sono già evidenti: le cellule dell'epitelio appaiono ingrossate e ricche di vacuoli nell'area avvolgente l'ovocita, nel quale è già iniziata la deposizione del tuorlo, mentre si presentano piccole e piatte attorno al gruppo dei trofociti nel frattempo notevolmente accresciutisi. Nel terzo follicolo a valle, l'ovocita si trova in fase avanzata di maturazione e l'epitelio follicolare mostra, a volte, una netta differenza di aspetto fra un lato e l'altro della camera ovocitaria; infatti mentre l'uno mostra cellule grandi, rotondeggianti, con ampi vacuoli, l'altro mostra cellule cilindriche e prive di vacuoli (fig. II, 1: ef). La deposizione del corion avviene prima in corrispondenza delle future aree dorsali e laterali, ove esso è rigido, e successivamente sulla faccia ventrale, ove è molle ed in quantità più scarsa. Alla fine di questa fase, l'epitelio follicolare appare fortemente ridotto al dorso dell'uovo, e di contro ricco di cellule, anche se di modeste dimensioni, al ventre. Nel quarto follicolo l'uovo è, sovente, già completo di corion e pronto a scendere. Causa la sua forma lunga e sottile quest'ultimo risulta, di solito, parzialmente incuneato nell'ovocita più a monte. Pertanto questi due elementi appaiono, ad un esame anatomico, parzialmente sovrapposti, come si è già accennato. A loro livel-



lo, l'epitelio follicolare, fortemente disteso dall'eccezionale accrescimento in lunghezza dell'oocita, presenta cellule piatte e disperse come testimoniato dai loro radi nuclei.

Ovidutti laterali. Prendono inizio con un calice ovarico (fig. II, 2) a forma di vistoso bulbo, lungo 0,1 mm, nel quale confluiscono i pochi ovaroli. Tale formazione è internamente, in gran parte, occupata da una massa spugnosa piuttosto lassa, costituita da materiale cellulare che, per i nuclei sparsi ed i confini cellulari incerti, appare disorganizzato; esso sembra originato da circonvoluzioni dell'epitelio dell'ovidutto. Le uova, discese dagli ovaroli, debbono necessariamente attraversare siffatto materiale per imboccare l'ovidutto vero proprio. L'operazione è facilitata, da un lato, dalla sua scarsa consistenza e, dall'altro, dalla forma lungamente affusolata delle uova, che oltretutto sono rigide per la presenza di un corion abbastanza consistente. Si ritiene che il contenuto del calice, in gran parte rappresentato da sostanze di natura proteica, possa funzionare da lubrificante.

La parete degli ovidutti laterali sono costituite da una membrana avvolgente formata da piccole cellule cubiche, da uno strato di fibre muscolari a decorso circolare e, internamente, da un epitelio con cellule cubiche di notevole volume aventi un aspetto ghiandolare. Sulle pareti del lume aderiscono alcuni nuclei sparsi irregolarmente, a quanto pare residuati dalla lisi di cellule il cui citoplasma sembra concorrere alla formazione del materiale che occupa parte del dotto. Si ripropone dunque, anche a questo livello, una situazione abbastanza simile a quella propria del calice sopradescritto.

Ovidutto comune. Il primo tratto, o ovidutto comune propriamente detto, ha un calibro simile a quello degli ovidutti laterali e pressappoco uguale lunghezza nonché la stessa struttura cellulare. L'intima è quasi invisibile in questo stretto condotto in gran parte ostruito. Esso si innesta in una sorta di bulbo (fig. II, 3) nel quale sfociano, a monte, le spermateche e, a valle, i dotti delle ghiandole accessorie. Dal suddetto bulbo, fino all'imbocco dell'utero, il lume del dotto è piuttosto esiguo per la presenza di pieghe epiteliali; due di queste, più ampie, formano due vistosi cordoni simmetrici costituiti da grandi cellule claviformi, di chiara natura ghiandolare, con la parte assottigliata, comprendente il nucleo, rivolta verso la periferia. La presenza di una densa massa di secreto, depositato in maggioranza nella parte centrale del condotto, e la sua struttura cellulare fanno ritenere che in esso l'epitelio svolga una importante funzione lubrificante. Subito a valle, l'ovidutto si restringe per una strozzatura caratterizzata, internamente, ancora da forti pliche epiteliali a decorso longitudinale rivestite dall'intima, e, verso l'esterno, da una tunica muscolare discretamente sviluppata. Fuori dal lume, fra le pieghe dell'epitelio, si trovano dei cumuli di secreto che, viste le caratteristiche ghiandolari delle cellule, dovrebbe essere prodotto dallo stesso epitelio.

Fig. II.- Apparato genitale femminile di *Palexorista laxa*. 1. Sezione longitudinale della parte basale di un ovario. 2. Sezione trasversale del calice, posto alla base degli ovarii, durante il passaggio di un uovo. 3. Sezione dell'ovidutto comune in corrispondenza del bulbo, nei pressi dello sbocco dei 3 canali fecondatori. 4. Sezione di spermateca. 5. Sezione di utero stipato di uova embrionate.
cf, canale fecondatore; co, corion; cu, intima cuticolare; e, embrioni; ef, epitelio follicolare; ga, ghiandola accessoria; oc, ovidutto comune; ov, ovocita.

Subito a valle, l'ovidutto comincia ad allargarsi progressivamente in un vero e proprio utero sacciforme, in gran parte stipato di uova disposte in maggioranza longitudinalmente. Causa la conseguente forte dilatazione, le pareti si assottigliano sempre di più fino a ridursi ad un sottile velo (fig. II, 5). In pratica, sia la tunica muscolare che l'epitelio divengono quasi invisibili riducendosi a poche e sparse cellule; restano l'esile intima e la tunica connettivale esterna che, per quanto sottili, garantiscono una certa resistenza. Da notare che questa sorta di contenitore per le uova tende a restare dilatato anche dopo il suo progressivo svuotamento, dato lo sfiancamento subito dalle pareti.

Le sezioni trasversali dell'utero coinvolgono un numero variabile di uova in corso di embriogenesi. Nella zona più larga, circa a livello del terzo posteriore, ne abbiamo rilevato oltre una trentina. La sua dilatazione a sacco non consente una rigorosa localizzazione delle uova al suo interno, secondo i tempi di discesa dagli ovari. Pertanto si trovano tendenzialmente mescolate uova in stadi diversi della embriogenesi. Per lo stesso motivo anche l'orientamento delle uova è abbastanza variabile. Accanto alla maggioranza con asse maggiore disposto longitudinalmente, ve ne sono altre variamente inclinate ed alcune messe quasi di traverso. Tuttavia la progressiva restrizione dell'organo nel tratto posteriore, sino a consentire il passaggio di un solo uovo per volta, finisce con l'orientarle tutte nello stesso modo e cioè col polo caudale rivolto verso il gonotrema. Resta comunque da chiarire se e come si attui una selezione idonea a permettere il transito solo alle uova completamente embrionate o quasi. Non è peraltro da escludere che una certa aliquota di uova, pervenuta oramai nel tratto posteriore dell'utero e che non mostra i minimi segni di segmentazione, sia in realtà costituita da elementi difettosi ovvero sfuggiti alla fecondazione.

Posteriormente l'utero si restringe rapidamente acquisendo gradatamente caratteristiche istologiche assai simili a quelle del tratto iniziale. L'epitelio, monostratificato, è costituito da cellule piuttosto piccole, di forma irregolare, fornite di minuti vacuoli denunciati da una discreta attività secernente. Esso forma, sporgendo nel lume che occupa largamente, delle vistose pliche longitudinali, di varia forma e grandezza, ripiene di secreto. Altro secreto si trova, sebbene in modesta quantità, nel lume a sezione stellare, trasudato forse attraverso l'intima che è molto esile. Questa appare pieghettata, mentre l'epitelio presenta cellule claviformi disposte irregolarmente. La tunica muscolare, costituita soprattutto da fibre circolari, viene a formare in pratica uno sfintere atto a regolare il passaggio delle uova nel tratto posteriore dell'ovidutto comune. Le suddette creste o pliche, di varia lunghezza (mediamente 0,1 mm), sono differenziate solo nel tratto posteriore, oltre che in quello anteriore (cioè i più stretti) dell'utero. Infatti, procedendo in direzione cefalica, esse si attenuano progressivamente fino, in breve, a scomparire del tutto, mentre la sezione trasversale si amplia accogliendo un numero man mano crescente di uova. Appare pertanto evidente che l'ovidutto comune, prima della discesa delle uova, ha caratteristiche pressoché uniformi in tutta la sua lunghezza; è il loro accumulo che, determinando una impressionante dilatazione dell'organo, oltre a distenderne le numerose e grandi pieghe, ne stira in modo abnorme le pareti facendole divenire esilissime, con conseguente perdita delle caratteristiche originarie. L'utero termina con una strozzatura pressoché impervia; a questo livello le sue pareti risultano viepiù ispessite.

A questa strettoia segue una porzione, lunga circa 1 mm, limitata posteriormente da un ulteriore restringimento, in cui l'ovidutto appare di calibro uniforme se vuoto, ovvero alquanto rigonfiato se contenente un piccolo gruppetto di uova. In ogni caso è presente un discreto quantitativo di sostanza acellulare, eosinofila, a probabile funzione lubrificante. Le pareti mostrano, sebbene meno spinte, caratteristiche simili a quelle dell'utero: l'intima è ridotta ad un velo (mentre a livello della strozzatura, a monte, è spessa); l'epitelio diviene pavimentoso, anche se con andamento piuttosto irregolare e con qualche pieghettatura. La tunica muscolare è formata da poche fibre circolari e da alcune longitudinali, in ogni caso molto esili. Questa sorta di ampolla costituisce una specie di anticamera, atta probabilmente a regolare ulteriormente l'emissione delle uova.

L'ovidutto si continua posteriormente con un lungo tubo, di calibro minore ed uniforme, terminante nel gonotrema. L'intima è sottile e longitudinalmente pieghettata, al pari dell'epitelio formato da cellule piatte; più evidente è invece la tunica muscolare comprendente 2 strati di fibre circolari ed uno assai più modesto di fibre longitudinali. Approssimandosi al gonotrema, i muscoli si irrobustiscono ulteriormente mentre le pliche ectodermiche diventano ancora più accentuate. Compaiono inoltre i muscoli estrinseci. Il tubo è lungo circa mm 1,5; all'interno non si nota la presenza di materiale liquido, abbondante invece nel tratto precedente. Da ultimo va rilevato che, in ogni caso, il passaggio da un tratto all'altro del lungo ovidutto comune, caratterizzato da notevoli differenze di forma e di struttura, non sono mai nette bensì gradualità.

Spermateche (fig. II, 4). Le pareti sono costituite da un involucro esterno, piuttosto irregolare ma vistoso, di cellule spugnose, da un epitelio anch'esso irregolare, con gruppi di cellule variamente sparsi, e da un'intima piuttosto spessa e povera di creste. Almeno nelle femmine esaminate, sebbene in piena ovogenesi, il quantitativo di spermatozoi è apparso assai modesto e disperso in abbondante secreto. I dotti delle spermateche (fig. II, 3: cf) mostrano un'intima altrettanto spessa, un epitelio formato da piccole cellule stipate, disposte regolarmente e con nuclei spostati alla periferia, nonché un'avventizia connettivale ben netta, tale da irrobustire il dotto esternamente.

Ghiandole accessorie (fig. II, 2: ga). L'intima, sebbene esigua, è ben delineata ed alquanto pieghettata, al solito, longitudinalmente. L'epitelio, a suo stretto contatto, è rappresentato da piccole cellule sparse. Segue, procedendo in direzione centrifuga, una falda di secreto, in certe parti assai spessa, prodotta dal circostante strato di grosse cellule cilindriche fornite di ampio vacuolo e con nucleo schiacciato verso l'esterno. L'avventizia connettivale è pressoché incospicua e tuttavia tale da mantenere l'organo ben compatto. L'abbondante secreto, confinato nel lume, appare incolore per la mancanza di affinità tintoriale con i coloranti istologici da noi impiegati. Si ritiene che, col progressivo deflusso del secreto verso l'utero, altro secreto penetri nel lume provenendo dalla falda intraparietale. Comunque la situazione varia sensibilmente secondo il livello della ghiandola e secondo l'età della femmina, nel senso che, con l'invecchiamento, il lume si dilata mentre le strutture ghiandolari si riducono.

Uova (fig. II, 5). Sono lungamente subcilindriche, alquanto arcuate e con corion in gran parte piuttosto rigido. Nella lunga e relativamente stretta fascia dor-

sale, nonché in quelle laterali, il corion appare bianco. Solo nella stretta banda ventrale, appiattita e meno spessa, esso risulta trasparente, molle e membranaceo nonché fittamente pieghettato lungo l'asse maggiore (fig. I, 7). Al dorso il corion, nelle sezioni trasversali e sagittali, appare abbastanza nettamente suddiviso in due strati ed inoltre, assieme alle fasce laterali, fittamente striato in direzione radiale (fig. I, 7-9). Inoltre esso mostra in superficie, abbastanza evidente, il reticolo determinato dalle impronte delle cellule dell'epitelio follicolare. Lo spessore al dorso è di circa $3,5 \mu$. Nelle uova mature il tuorlo è formato anche da grosse gocce di diametro pari a 3μ o alquanto maggiore, mentre nei giovani ovociti esso si presenta compatto.

Come si è accennato, le uova di questa specie ovovivipara presentano caratteristiche intermedie tra quelle macrotipiche, proprie delle forme ovipare, per la presenza di un corion rigido al dorso e ai lati, e quelle membranacee, tipiche delle specie ovovivipare, per la esile forma lungamente affusolata.

IV. CONCLUSIONI

La deposizione della prole sul corpo dell'ospite rappresenta, senza dubbio, la tecnica di parassitizzazione più diffusa tra i Ditteri Tachinidi. Più comunemente le femmine sono ovipare ed incollano sulle vittime uova macrotipiche corte e larghette, a corion dorsale rigido e bianco e corion ventrale molle differenziato a costituire un apparato di fissazione; in tali uova, infatti, l'embriogenesi non è ancora iniziata o lo è appena, qualora le femmine per un certo tempo non abbiano avuto ospiti a disposizione. Ma accanto a queste forme ovipare, ve ne sono anche, per quanto meno numerose, di ovovivipare che depositano parimenti sul tegumento dell'ospite, senza però incollarle, uova lunghe e strette a corion integralmente membranaceo e ad embriogenesi terminata dalle quali, pertanto, sgusciano immediatamente le larvette. Va osservato per inciso, che la ovoviviparità se, da un lato, è causa di un sensibile ritardo nell'inizio della proliferazione dovendosi, dopo l'oogenesi, completarsi anche l'embriogenesi, dall'altro costituisce un indubbio vantaggio, potendo la larvetta neonata, già negli istanti immediatamente successivi alla deposizione, tentare la penetrazione nel corpo dell'ospite. Vengono così evitati i rischi di un rigetto in occasione dell'ecdisi della vittima, come accade invece, frequentemente, per le uova macrotipiche da cui le larvette fuoriescono solo alcuni giorni dopo la deposizione.

In questo contesto, *Palxorista laxa* rappresenta un caso davvero interessante. Le femmine, che sono ovovivipare, depongono sull'ospite uova con caratteristiche in certo qual modo intermedie fra quelle membranacee, proprie delle forme ovovivipare, e quelle macrotipiche, proprie delle forme ovipare. Delle prime hanno la forma allungata, tipo sigaro e, delle seconde, il corion dorsale alquanto rigido, di aspetto biancastro, e quello ventrale molle e trasparente nonché appiattito. Inoltre, proprio come nelle uova macrotipiche, l'imbianchimento del guscio, dapprima integralmente ialino, prende inizio nell'area centrale per poi allargarsi gradatamente a tutta la parte rigida.

Per quanto concerne l'anatomia dell'apparato genitale e paragonandola a quella di *Exorista larvarum*, specie ovipara a caratteristiche biologiche assai simili da

noi recentemente studiata (Mellini et alii, 1993), gli ovari sono formati da un numero alquanto minore di ovariole e questi da 4 follicoli, di cui i due più a valle con vitellogenesi in atto. Ne differiscono invece per la forma delle camere ovcitarie, che sono molto allungate fino a determinare una parziale sovrapposizione degli oociti prossimi alla maturità, confrontata con la forma raccolta delle specie ovipare. Ciò si riflette anche nella figura allungata degli ovari nei primi, a fronte di quella tozza nei secondi. La fecondità è alquanto inferiore anche se le modalità di contaminazione sono sostanzialmente le stesse. *Palexorista*, in quanto forma ovovivipara, si trova infatti avvantaggiata nella presa di possesso dell'ospite da parte della larva neonata, come si è sopra accennato.

In *Palexorista* gli ovidutti pari prendono origine con un vistoso calice ovarico a forma di bulbo (pieno di cellule epiteliali disorganizzate) di cui non si trova traccia in *Exorista*. Quest'ultima possiede di contro ghiandole accessorie notevolmente più sviluppate. Posto che esse producano un materiale lubrificante per favorire lo scorrimento delle uova lungo le vie genitali, certamente *Exorista* ne ha maggior bisogno data la sagoma tozza e indeformabile di quelle macrotipiche contro la linea snella delle uova proprie delle specie ovovivipare come *Palexorista*. Ma le differenze maggiori, tra le due specie, si manifestano a carico dell'ovidutto comune. In *Palexorista*, che emette uova già incubate, esso si dilata in una capace sacca disposta trasversalmente nell'addome, atta ad accoglierne circa un'ottantina in attesa che si completi l'embriogenesi; in *Exorista* invece esso conserva lo stesso diametro degli ovidutti laterali nel primo lungo tratto, per poi dilatarsi all'estremità caudale, in vicinanza del gonotrema, in una robusta vagina; questa possiede pareti molto spesse per il grande sviluppo della tunica muscolare atta ad espellere a viva forza le grosse uova attraverso il minuto gonotrema. Per *Palexorista*, che emette invece sottili uova allungate per le quali, quindi, il transito verso il gonotrema è facilitato, una siffatta struttura manca, essendo sufficiente, per la bisogna, la normale tunica muscolare del tratto posteriore dell'ovidutto comune.

Per consentire l'estroffessione dell'ovopositore di sostituzione, in *Palexorista* l'ovidutto è sottile e molto lungo nel tratto posteriore all'utero; viceversa, in *Exorista*, esso è molto lungo nel tratto anteriore alla vagina.

Se confrontiamo l'utero di *Palexorista* con quello delle specie parimenti ovovivipare, che però depongono nell'ambiente frequentato dall'ospite, si notano profonde differenze in gran parte riconducibili al ben diverso livello di fecondità. *Palexorista*, in quanto specie a contaminazione diretta, ha fecondità modesta (circa 2 centinaia di uova) e così l'utero, in seguito al loro parziale accumulo, si dilata divenendo sacciforme ma restando piuttosto breve; inoltre le uova si dispongono con l'asse maggiore parallelo a quello dell'organo. Poiché questo si allarga progressivamente, le uova non restano allineate secondo un rigoroso criterio cronologico di discesa dagli ovari. Le specie che depongono nell'ambiente hanno, di contro, una fecondità molto elevata (attorno ad alcune migliaia di uova); così l'utero si allunga enormemente mantenendo un calibro pressoché uniforme e avvolgendosi a spirale; le uova sono disposte trasversalmente rispetto all'asse longitudinale dell'organo, tutte perfettamente isorientate e quindi stipate secondo la sequenza cronologica di discesa dagli ovari.

Per quanto riguarda la parziale sovrapposizione, nello stesso ovariole, dei due

ovociti, uno a maturazione pressoché conclusa e l'altro a maturazione avanzata, va notato che tale curioso fenomeno si riscontra anche nel genere *Carcelia* (cfr. Pantel, 1910). In questo caso, però, l'uovo si presenta particolarmente allungato per la presenza, all'estremità caudale, di un vistoso peduncolo, ed è appunto questo che finisce per insinuarsi nella camera successiva, senza però comprimerne, data la sua relativa esilità, l'ovocita in maturazione. Ma vi sono situazioni ancora più spinte, come quella illustrata da Pantel (1910) per *Bigonichaeta setipennis* Fall., specie ovovivipara nemica di Dermatteri, dove, in diversi ovariole, coesistono addirittura 3-4 ovociti molto allungati, maturi o prossimi alla maturità, che si sovrappongono vistosamente per circa 1/3-1/4 della loro lunghezza, senza tuttavia deformarsi essendo il corion, in questo caso, integralmente membranaceo.

Da ultimo rileviamo che dallo studio dell'apparato genitale femminile sono emersi alcuni dati che possono, almeno in parte, renderci conto del progressivo declino delle nostre colonie di *Palexorista*: da un lato, una presenza davvero esigua di spermatozoi nelle spermateche di femmine ancor giovani e, dall'altro, una forte riduzione nel numero di ovariole (praticamente dimezzato) in certe femmine. Evidentemente *Galleria mellonella*, o quanto meno le nostre popolazioni, non costituisce un ospite di sostituzione completamente idoneo per *Palexorista*, mentre lo è invece, in larghissima misura, nei riguardi di tanti altri parassitoidi sia Tachinidi che Imenotteri Terebranti (vedasi, ad es., Campadelli, 1987).

RIASSUNTO

Palexorista laxa (Curr.) è una specie ovovivipara che depone su larve di Lepidotteri, in particolare Nottuidi. A differenza delle specie aventi simili costumi, l'uovo, anziché interamente membranaceo, presenta il corion dorsale e laterale alquanto rigido e biancastro e la superficie ventrale appiattita. Pertanto esso mostra caratteristiche in certo qual modo intermedie tra le uova macrotipiche delle forme ovipare e quelle membranacee delle forme ovovivipare, di cui conserva la lunga forma affusolata.

L'esame anatomico-istologico è stato condotto su femmine ottenute in allevamenti effettuati sull'ospite di sostituzione *Galleria mellonella* L., sul quale le colonie del parassitoide hanno finito con lo spegnersi dopo alcune generazioni.

L'apparato genitale femminile esibisce caratteristiche abbastanza peculiari. Intanto gli ovarii comprendono un numero di ovariole decisamente basso (12-16 per parte, talora 7-8 soltanto) e ciascuno con uno scarso numero di camere ovocitarie (4); pertanto le femmine hanno una modesta fecondità, peraltro compensata da una assai efficiente tattica di contaminazione. Inoltre dei 2 ovociti più vicini al peduncolo, data l'eccezionale lunghezza degli stessi, quello più a valle, vicino alla maturità e già provvisto di corion, determina una profonda insenatura in quello a monte per cui i due ovociti appaiono come parzialmente sovrapposti. È presente un calice ovarico bulboso pieno di materiale cellulare disorganizzato. L'utero breve e sacciforme, a pareti esilissime e delimitato da due forti strozzature, contiene fino ad una ottantina di uova in corso di incubazione. Queste sono in prevalenza isorientate rispetto all'asse longitudinale dell'organo; così, dato il notevole diametro trasverso che esso va assumendo, possono, in certa misura, disporsi senza rispettare l'ordine cronologico di discesa dagli ovarii; ne consegue che sullo stesso piano trasversale possono trovarsi uova in fasi diverse dell'embriogenesi. All'utero vero e proprio, segue una modesta ampolla contenente fino a una decina di uova in attesa di essere espulse. L'ultimo tratto dell'ovidutto, di calibro modesto e uniforme, è invece relativamente lungo onde permettere l'estroffessione dell'ovopositore di sostituzione. Manca così una vistosa vagina a spesse pareti muscolari, come si riscontra nelle specie a uova macrotipiche, bastando, per la emissione delle esili uova di *Palexorista*, la semplice muscolatura dell'ovidutto comune.

The female reproductive organs of *Palexorista laxa* (Curr.)
(Dipt. Tachinidae).

SUMMARY

Palexorista laxa (Curr.) is an ovoviviparous species which lays on Lepidoptera larvae, in particular Noctuids. Unlike other species with similar behaviors, the egg of this species is not entirely membranaceous but features a rather rigid and whitish dorsal and lateral chorion; moreover the ventral surface is flattened. Even though the egg exhibits the elongated shape of ovoviviparous species, its general characteristic are to a certain extent intermediate between the macrotype eggs of oviparous and the membranaceous ones of ovoviviparous species.

An anatomical and histological analysis was conducted on females reared on the substitute host, *Galleria mellonella* L., on which the parasitoid colonies finally failed to reproduce themselves after some generations.

The female genital apparatus features peculiar characteristics. The ovaries include a rather low number of ovarioles (12 to 16 on each side and sometimes only 7-8), and each ovariole has only a small number of follicles (4) so that the females are only moderately fecund. This moderate fecundity, however, is compensated for by a very efficient contamination strategy. Given the considerable length of the oocytes, of the two follicles closest to the calyx, the inferior one (which is close to maturity and already endowed with the chorion) causes a deep depression in the superior oocyte so that the two elements appear to be partially overlapping. A bulbous ovarian calyx full of disorganized cellular material is also present. The short and sac-shaped uterus features very thin walls and is delimited by two pronounced restrictions. It contains up to eighty eggs under incubation, which are in most cases orientated in the same direction with respect to the longitudinal axis of the organ. Given the increasing diameter of the uterus, they can therefore to a certain extent arrange themselves regardless of the chronological sequence of descent from the ovaries so that eggs at different stages of embryogenesis may come to find themselves on the same trasversal plane. A small ampulla which contains up to a dozen eggs awaiting extrusion is located after the uterus proper. The last section of the oviduct, which is of small and uniform diameter, is, vice versa, relatively long so as to permit the evagination of the retractile ovipositor. Unlike in species with macrotype eggs, the vagina is not particularly large and does not feature thick muscular walls as the simple muscles of the common oviduct are sufficient for the extrusion of the thin eggs of this species.

BIBLIOGRAFIA CITATA

- BRATTI A., NETTLES W.C., 1988. - *In vitro* rearing of *Palexorista laxa* (Curran) (Diptera: Tachinidae) on haemolymph-based diets. - *Boll. Ist. Ent. "G. Grandi" Univ. Bologna*, 43: 25-30.
- CAMPADELLI G., 1987. - *Galleria mellonella* L. quale ospite di sostituzione per i parassitoidi. - *Boll. Ist. Ent. "G. Grandi" Univ. Bologna*, 42: 47-65.
- CHAUTHANI A.R., HAMM J.J., 1967. - Biology of the Exotic Parasite *Drino munda* (Diptera: Tachinidae). - *Ann. Ent. Soc. America*, 60: 373-376.
- 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.
- JACKSON C.G., BRYAN D.E., NEEMANN E.G., PATANA R., 1976. - *Palexorista laxa*: Development, Longevity, and Production of Progeny on *Heliothis* spp. - *Environ. Ent.*, 5: 431-434.
- MARTIN W.R. JR., NORDLUND D.A., NETTLES W.C. JR., 1989. - Ovipositional Behavior of the Parasitoid *Palexorista laxa* (Diptera: Tachinidae) on *Heliothis zea* (Lepidoptera: Noctuidae) larvae. - *J. Entomol. Sci.*, 24: 460-464.
- MARTIN W.R. JR., NORDLUND D.A., NETTLES W.C. JR., 1992. - Parasitization of *Helicoverpa zea* (Lepidoptera: Noctuidae) by *Palexorista laxa* (Diptera: Tachinidae): Influence of Host Developmental Stage on Host Suitability and Progeny Production. - *J. Entomol. Sci.*, 27: 164-171.
- MELLINI E., GARDENGI G., COULIBALY A.K., 1993. - Caratteristiche anatomiche ed istologiche dell'apparato genitale femminile di *Exorista larvarum* L., parassitoide deponente uova macrotipiche sull'ospite. - *Boll. Ist. Ent. "G. Grandi" Univ. Bologna*, 48: 45-58.

- MELLINI E., GARDENGI G., 1994. - Osservazioni anatomico-istologiche sull'apparato genitale femminile di *Eucelatoria bryani* Sabr. (Diptera Tachinidae). - *Mem. Soc. Ent. It.*, 72 (in corso di stampa).
- PANTEL J., 1910. - Recherches sur les Diptères a larves entomobies. I. Caracteres parasitiques a points de vue biologique, éthologique et histologique. - *La Cellule*, 26: 27-216.