

GIUSEPPE GARDENGHI*, EGIDIO MELLINI**

* Dipartimento di Biologia Evoluzionistica Sperimentale dell'Università di Bologna

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

Note sul canale alimentare delle larve del parassitoide *Exorista larvarum* (L.) (Dipt. Tachinidae).⁽¹⁾⁽²⁾

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

I. INTRODUZIONE

In anni recenti abbiamo studiato con un certo dettaglio l'anatomia e l'istologia del tubo digerente delle larve di III età di *Pseudogonia rufifrons* Wied. (Gardenghi e Mellini, 1990); in seguito abbiamo concentrato l'attenzione sulla struttura della valvola pilorica e del proctodeo di larve, pure di III età, di altre 3 specie di Tachinidi, comparandola con quella di una "banale" forma zoonecrofaga dell'affine famiglia dei Calliforidi, precisamente la *Calliphora vomitoria* L. (Gardenghi et alii, 1991). Tali ricerche erano finalizzate ad identificare i dispositivi anatomici atti ad impedire la fuoruscita di sostanze fecali durante l'attività trofica entro il corpo dell'ospite. E' noto infatti che le larve endoparassite degli insetti entomofagi, e perfino quelle ectoparassite di certi Imenotteri Terebranti e di tutti gli Aculeati, hanno in comune la regola di espellere gli escrementi in una sola volta allorché hanno raggiunto la maturità. Non altrettanto conosciute sono invece le strutture atte ad ostacolare una precoce ed improvvisa emissione di feci.

Ritorniamo ora su questo argomento indagando su un'altra specie di Tachinidi, la *Exorista larvarum* (L.) che, al pari delle precedenti, è da noi allevata in permanenza nelle celle climatiche dell'Istituto di Entomologia di Bologna. Essa però, a differenza delle altre, è stata da noi moltiplicata con pieno successo su diete artificiali (Mellini e Campadelli, 1994; Mellini et alii, 1994). Per questa specie, quindi, la conoscenza dell'apparato digerente delle larve appariva particolarmente utile in rapporto anche a finalità di ordine pratico.

L'allevamento *in vitro*, effettuato su un pabulum agarizzato abbastanza omogeneo, ha permesso di constatare che dall'apertura anale delle larve comincia regolarmente a fuoruscire, fin dalla I età, un certo quantitativo di materiale molto fluido. Tale fenomeno non era stato da noi osservato, o solo in misura del tutto trascurabile, negli altri Tachinidi. Per il vero non è facile effettuare simili rilievi *in*

(1) Lavoro accettato il 10 gennaio 1995.

(2) Studi sui Ditteri Tachinidi. LXVI contributo.

vivo, dato che sulle pareti interne dell'imbuto respiratorio si depositano notevoli quantità di plasma sanguigno, filtrato a livello della guaina, e qui consolidato in grosse croste nerastre in seguito al contatto con l'aria (Mellini e Cucchi, 1965).

Abbiamo così voluto indagare se e quali differenze ci fossero, a livello della valvola pilorica e del proctodeo, rispetto alle specie già da noi esaminate a tale riguardo. Con l'occasione si sono compiute osservazioni anche sul tubo digerente delle larve di I e II età, per verificare eventuali modificazioni nel corso dell'ontogenesi, con particolare riguardo alla valvola pilorica ed al proctodeo.

II. MATERIALI E METODO

Per le osservazioni anatomiche, le larve dei tre stadi sono state fissate alle due estremità, mediante spilli molto sottili, sul fondo di capsule Petri ricoperto da uno strato di paraffina di colore scuro, contrastante col colore bianco-avorio dei visceri dell'insetto. Le larve sono state anestetizzate col freddo in modo che, al momento dell'apertura della parete del corpo, i visceri restassero il più possibile al loro posto. Mettendo sulla ferita alcune gocce d'acqua, che mantengono separati gli organi, ed asportando il corpo adiposo, abbondante specialmente nella III età, è stato possibile riconoscere chiaramente le varie parti ed il decorso del canale alimentare.

Per lo studio istologico, una parte delle larve di tutte e tre le età è stata fissata in toto previa asportazione, per quelle del II e III stadio, delle strutture sclerificate e cioè degli uncini boccali nonché, limitatamente alla III età, dell'armatura faringea e degli apparati stigmatici posteriori. Per le larve dell'ultimo stadio si è inoltre provveduto ad allestire preparati istologici di vari tratti isolati del tubo digerente, cosa che non si è potuta realizzare per le larve di I e II età data la estrema delicatezza e fragilità dei visceri.

Il materiale è stato fissato in liquido di Bouin e trattato con le usuali tecniche della istologia classica. Le sezioni trasversali seriate, dello spessore di 8 μ , sia delle larve in toto che dei tratti isolati del tubo digerente, sono state colorate con emallume ed eosina.

Va infine sottolineato che, tanto per lo studio anatomico quanto per quello istologico, si sono impiegate larve in varie fasi dell'accrescimento nell'ambito di ogni singolo stadio.

III. RISULTATI

A. - Note di anatomia.

Larva di III età. - Il canale alimentare nelle larve mature (fig. I) è lungo mediamente mm 53,6 di cui mm 1,8 appartenenti allo stomodeo (esclusa la valvola cardiaca lunga mm 0,8), 41 mm al mesentero e 10 mm al proctodeo. Complessivamente la sua lunghezza supera di 7-8 volte quella della larva che raggiunge in media i 7 mm.

Il breve, sottile (diametro medio mm 0,12) e subrettilineo stomodeo termina, al solito, con un voluminoso bulbo a forma di mela costituente la valvola cardiaca

(diametro mm 0,8). L'esiguo calibro dell'esofago va posto in relazione con la natura del cibo ingerito che viene previamente fluidificato grazie alla parziale digestione extraintestinale operata da queste larve, dotate di ghiandole salivari enormi rispetto agli altri organi. Esse infatti raggiungono, compreso il dotto (mm 1,2), una lunghezza di mm 5,5 con un diametro di mm 0,5.

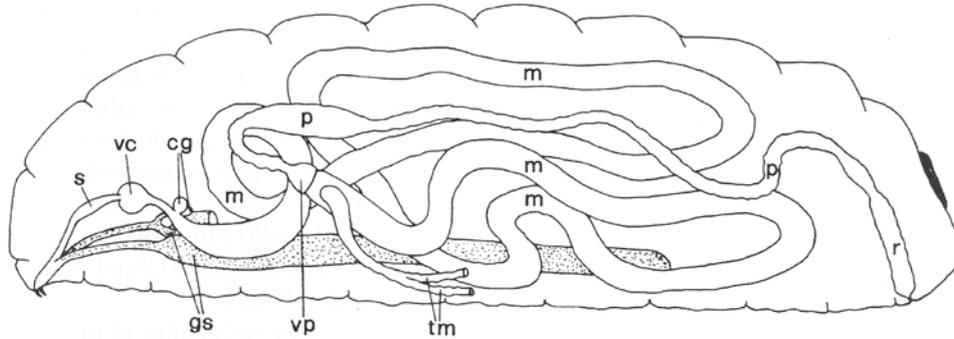


Fig. I - *Exorista larvarum* (L.). Schema dell'apparato digerente della larva matura:

cg, ciechi gastrici; gs, ghiandole salivari; m, mesentero; p, proctodeo; r, retto; s, stomodeo; tm, tubi malpighiani; vc, valvola cardiaca; vp, valvola pilorica.

Il mesentero (fig. I) presenta anteriormente gli usuali 4 ciechi gastrici di forma ovoidale alquanto depressa. Esso forma 7-8 anse più varie ondulazioni ed ha un calibro variabile, alternandosi tratti con diametro fino a 0,8 mm ad altri di soli 0,3 mm. Nelle larve mature, anche causa il deflusso del contenuto in direzione caudale, il calibro tende ad aumentare procedendo verso la valvola pilorica. Questa è rappresentata da una formazione piriforme, lunga circa 1 mm, rastremata posteriormente e limitata in avanti da una leggera strozzatura nelle cui adiacenze si innestano i due ureteri dei 4 tubi malpighiani. Va rilevato che, in corrispondenza della valvola, pur in presenza di un'ansa, non esiste un ripiegamento così brusco del tubo stesso, come abbiamo invece riscontrato nelle altre 4 specie di Tachinidi da noi studiate. Nel mesentero, frammiste al denso contenuto, si vedono talora delle piccole bolle; queste si notano anche nel proctodeo dove, però, appaiono nello spessore dell'epitelio stesso fornendo così la ragione dei numerosi e piccoli vacuoli che si evidenziano nelle sezioni istologiche.

Il proctodeo, eccezionalmente allungato in questo Tachinide, si dilata in corrispondenza del retto che ha decorso ascendente verso l'avanti; si continua quindi in un lungo ed esile (diametro: 0,2 mm) tubo, ad andamento sinuoso in posizione sub-dorsale; poi, in vicinanza del torace, si dilata bruscamente in un'ampolla avente diametro massimo di 0,7 mm; infine si restringe di nuovo e forma un'ansa dopo la quale si dirige all'indietro. Quest'ultimo tratto del proctodeo termina con la valvola pilorica, rastremata posteriormente e con diametro anteriore che si raccorda, all'incirca, col tratto terminale del mesentero. Va ribadito che la lunghezza del proctodeo è circa 1/4 di quella del mesentero, mentre in altre specie da noi studiate, come *Pseudogonia rufifrons*, è meno di 1/7. Talora, anche in

larve immature, nel tratto anteriore dilatato si nota la presenza di discreti quantitativi di materiale presumibilmente fecale.

Larva di II età. - Il canale alimentare in questo stadio è piuttosto fragile per cui la manipolazione e l'osservazione anatomica ne restano alquanto ostacolate.

In generale non si notano differenze di rilievo rispetto alle larve di III età per quanto riguarda la forma, variano invece le proporzioni fra la lunghezza dei 3 segmenti che lo compongono. In larve lunghe 3 mm, stomodeo, mesentero e proctodeo misurano rispettivamente mm 0,8 (con valvola cardiaca di mm 0,3), mm 10 e mm 3,2 (a partire dall'inserzione dei tubi malpighiani che sboccano subito anteriormente alla valvola pilorica). Il mesentero e, in subordine, il proctodeo risultano quindi comparativamente più brevi, come del resto è minore il rapporto tra la lunghezza dell'intero tubo digerente e quella della larva, che è pari a 4-5.

Il diametro medio dei 3 segmenti misura mm 0,1 nello stomodeo a livello dell'esofago (mm 0,3 in corrispondenza della valvola cardiaca), mm 0,3 nel mesentero e mm 0,2 nell'ampolla rettale (mm 0,1 nei pressi dell'ano).

Il canale alimentare forma 4-5 anse a carico del mesentero mentre si presenta solo alquanto sinuoso in corrispondenza della parte anteriore del proctodeo. Manca comunque, come nello stadio successivo, la brusca piega a ridosso della valvola pilorica, da noi rilevata in altri Tachinidi.

Le ghiandole salivari sono molto sviluppate in rapporto alle dimensioni della larva, misurando mm 2,2 in lunghezza e mm 0,2 nel diametro.

Anche in questo stadio il mesentero non mostra calibro uniforme; tratti più grossi si alternano variamente con altri sottili quanto il proctodeo. Nelle larve che hanno da poco compiuto la muta, il lume, in certi tratti, occupa solo un terzo dello spessore totale dell'organo; ma poi, con l'avvicinarsi della nuova muta, in seguito al rapido accumulo di cibo, si dilata progressivamente.

Il proctodeo presenta, in corrispondenza del retto, un lume pressoché virtuale; nella parte anteriore, invece, la cavità si dilata progressivamente, proprio come nell'ultimo stadio. Tuttavia in corrispondenza della valvola pilorica, il tubo ed il relativo lume si restringono abbastanza vistosamente. Il proctodeo decorre, partendo dall'apertura anale, obliquamente verso l'alto e verso l'avanti; si mantiene quindi orizzontale in posizione dorsale, quasi sotto il cuore.

Larva di I età. - L'anatomia del tubo digerente delle larve di I età è del tutto simile a quella dei due stadi successivi. Lo stomodeo è assai breve e filiforme. La valvola cardiaca si presenta, al solito, come una grossa formazione bulbosa. Il mesentero, subito dopo la suddetta valvola, compie una prima ansa; poi si ripiega di continuo tanto che la sezione trasversale, a livello del terzo medio dell'addome, lo colpisce fino a 6 volte. Il suo diametro, assai modesto nel tratto anteriore, si allarga sensibilmente procedendo in direzione caudale. I 4 ciechi gastrici hanno forma vescicolare (diametro 20 μ). I tubi malpighiani sfociano subito anteriormente alla valvola pilorica.

Il proctodeo ha inizialmente, a livello del retto, decorso ascendente proprio come nel II e III stadio, dato anche che l'ano si apre nell'area sternale dell'ultimo urite; poi decorre verso l'avanti in posizione subdorsale finché forma un'ansa

di calibro più sottile, dopo la quale si congiunge, tramite una decisa strozzatura, con la valvola pilorica. Il tratto caudale del proctodeo, di piccolo calibro, è quasi impervio; la porzione anteriore, più grossa, ha un diametro dimezzato rispetto all'antistante tratto di mesentero.

Tutto il canale alimentare è fragilissimo, per cui è molto difficile estrarlo e distenderlo per misurarne le tre parti e rapportarne la lunghezza a quella della larva. Lo scarso materiale contenuto nel mesentero è di colore biancastro anziché giallastro come si riscontra nella generalità delle larve di I età dei Tachinidi.

Anche nel I stadio le ghiandole salivari appaiono eccezionalmente sviluppate.

B. - Note di istologia.

Larva di III età. - Le caratteristiche istologiche generali del canale alimentare di *E. larvarum* sono molto simili a quelle già da noi descritte per *Pseudogonia rufifrons* (Gardenghi e Mellini, 1990).

Le enormi ghiandole salivari presentano un epitelio formato da grosse cellule, in attività secernente, intervallate da numerose altre decisamente minute, a probabile funzione di sostegno o di riserva.

La valvola cardiaca deve la sua forma bulbosa alle lunghe cellule stomodeali, disposte a raggiera, invaginate nel mesentero, come già illustrato in dettaglio per la suddetta specie.

Nell'intestino medio, tunica peritoneale e tunica muscolare sono molto esili; in quest'ultima le fibre sono assai rarefatte e variamente orientate. Ancora più sottile è la membrana peritrofica, per di più talora non rilevabile anche se sempre presente; la rottura delle pareti del mesentero, infatti, determina la formazione di una vistosa ernia tubolare in cui il materiale viene appunto trattenuto dalla suddetta membrana che, sebbene incospicua, è purtuttavia tenace.

Come di norma, l'epitelio costituisce lo strato di gran lunga più spesso. Le voluminose cellule tendenzialmente cubiche, visibili in modo chiaro pure *in vivo* anche a modesto ingrandimento, sono, in particolare nel tratto anteriore, fornite di un vistoso raddorito. In certe sezioni, poi, per la ricchezza di vacuoli, assumono un aspetto spugnoso (fig. II, 4). Alcune, eccezionalmente grandi, si allungano vistosamente all'interno del lume facendogli assumere, se visto in sezione trasversale, un contorno a stella per le profonde insenature presenti tra una cellula e l'altra, che invece alla base sono strettamente accostate. In certi tratti, invece, le cellule sono appiattite contribuendo così ad ampliare il lume dell'intestino. Tali differenze sono forse dovute, almeno in parte, anche allo stato di contrazione della muscolatura propria.

Il diametro del mesentero, il cui contorno è formato al massimo da una ventina di cellule, varia notevolmente nel suo lungo decorso, presentando anche tratti con lume assai ridotto, ove le cellule dell'epitelio sono più piccole e meno numerose (da 5-6 a 8-9).

In larve prossime alla maturità, il lume è irregolarmente occupato da materiale spugnoso, denunciante livelli di digestione assai avanzati, in cui la struttura cellulare del materiale ingerito è ormai completamente obliterata. Nei segmenti anteriori, invece, si può ancora notare la presenza di numerose cellule, provenienti dall'ospite, quasi intatte ed addossate alle pareti del canale come se ne fossero

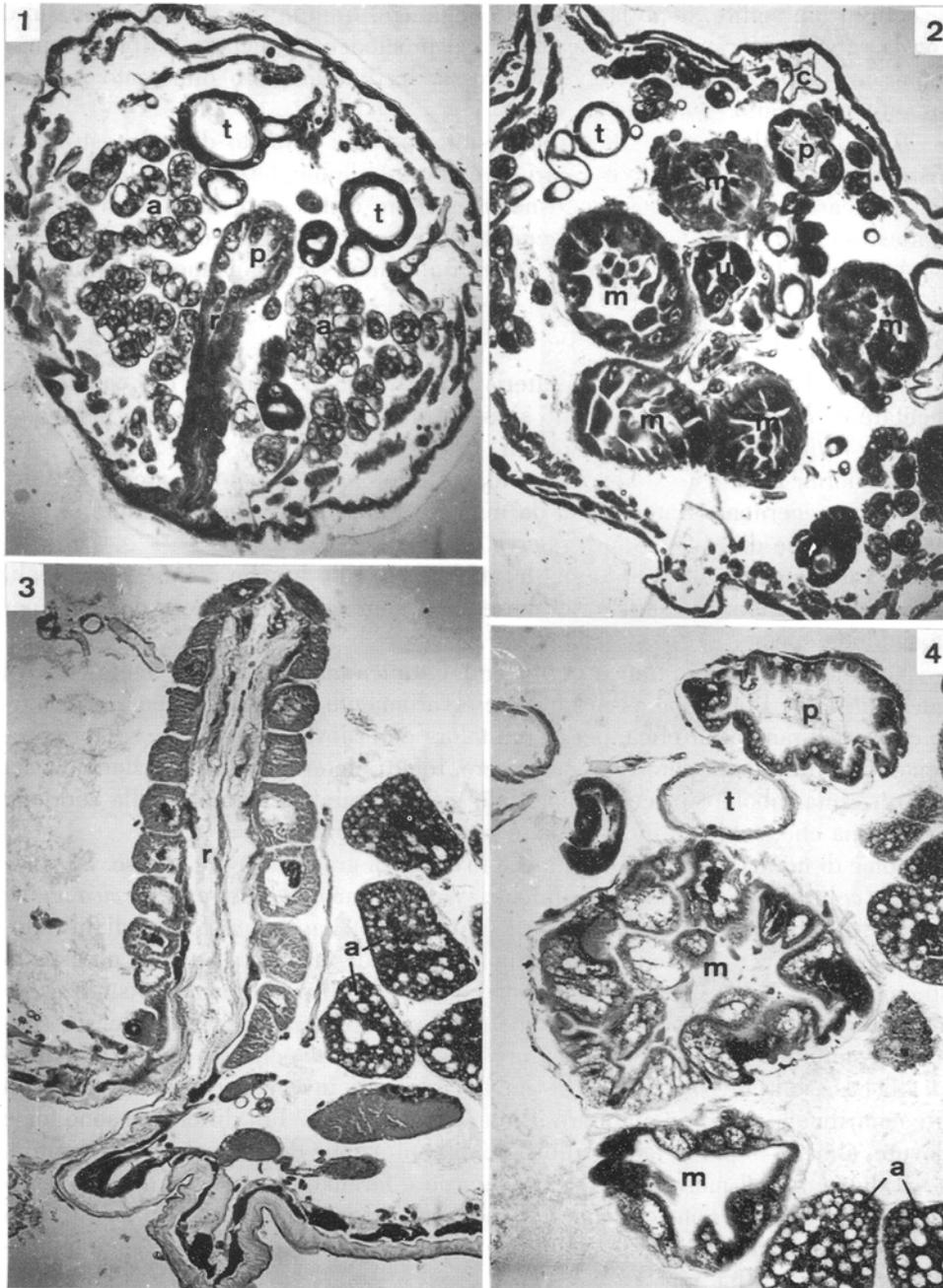


Fig. II - *Exorista larvarum* (L.). 1. Sezione trasversale a livello dell'ultimo urite di una larva di II età. 2. A livello del terzo posteriore del corpo della stessa larva. 3. Particolare della sezione trasversale di una larva matura a livello dell'ultimo urite. 4. Particolare della sezione trasversale della stessa larva a livello del terzo posteriore del corpo. (Per tutte le sezioni ingrandimento 100 X). a, adipociti; c, cuore; m, mesentero; p, proctodeo; r, retto; t, trachea; u, uretere.

parte integrante. Anche la struttura e la colorabilità delle cellule epiteliali varia da un settore all'altro del mesentero; sembrerebbe pertanto che il processo digestivo proceda man mano che il materiale scorre lungo il canale alimentare. Ciò differisce da quanto osservato in altre specie da noi esaminate nelle quali, essendo il mesentero quasi completamente occluso a livello della valvola pilorica, la digestione avviene pressoché simultaneamente in tutta la lunghezza del mesentero.

Valvola pilorica. Situata alla fine del mesentero, essa controlla il passaggio verso il proctodeo al cui inizio il lume subisce un brusco restringimento; ciò determina quell'aspetto piriforme della valvola già descritto nelle osservazioni anatomiche. La valvola appare pervia, sia vista durante la dissezione sia nei preparati istologici; da ciò si deduce che il contenuto intestinale può scorrere quasi senza impedimenti.

Proctodeo. Nel retto l'intima è molto spessa e pieghettata. Le cellule dell'epitelio, rispetto a quelle dell'epidermide con le quali si continuano, sono alquanto più piccole, appiattite e di forma irregolare. Attorno al retto è differenziato un manicotto di enormi cellule (fig. II, 3), fittamente stipate che, nelle sezioni longitudinali, si estendono su una linea di 8 elementi. Tali cellule, all'apparenza epiteliali, sono in realtà di natura muscolare, rilevata dalle numerose fibrille presenti nel citoplasma tutto attorno al grosso nucleo; inoltre la loro forma arcuata compone, attorno al retto, un manicotto funzionante come un lungo sfintere. Questo, in corrispondenza dell'apertura anale, è circondato da un ulteriore anello muscolare, molto più esile, con normali caratteristiche di sincizio. Procedendo verso l'avanti, nel punto in cui il proctodeo da ascendente diviene orizzontale, il quadro istologico cambia bruscamente: la tunica muscolare assume un aspetto sinciziale con uno spessore pari ad $1/4 - 1/5$ del manicotto avvolgente il retto. La tunica si continua per buona parte del proctodeo, assottigliandosi man mano che si procede verso il mesentero. Nella lunga porzione anteriore del proctodeo il lume si dilata rispetto a quello incospicuo del retto, l'intima diviene esile, l'epitelio si presenta piatto, frastagliato con cellule ricche di vacuoli sferici. A livello della valvola pilorica si osserva un netto contrasto con le contigue cellule del mesentero posteriore le cui cellule sono molto più grandi, ovali e spugnose per i vacuoli di forma irregolare. La cavità anteriore del proctodeo risulta occupata, per circa $1/3$ del diametro, da una trama lassa di materiale amorfo residuo della digestione.

Larva di II età. - Anche dal punto di vista istologico, oltre che da quello anatomico, non si rilevano differenze sostanziali rispetto alle larve di III età.

Nel mesentero numerose cellule dell'epitelio aggettano nel lume che sovente appare molto ridotto (fig. II, 2); esse sono unite fra loro alla base e invece separate singolarmente da profonde insenature nella parte libera. Quelle in fase secretoria, fornite di raddorrio, si presentano compatte, con pochi vacuoli, mentre goccioline di secreto le fronteggiano all'interno del canale. Nelle aree dove è in atto l'assimilazione, appaiono di contro spugnose, ingrossate e prive di orletto. La membrana peritrofica è presente ma molto esile e talora pressoché irrilevabile. La tunica muscolare ha spessore decisamente ridotto nonostante l'organo non sia dilatato; è infatti costituita da sparse miocellule appiattite.

Il contenuto del mesentero mostra in certi tratti la struttura cellulare, più o

meno evidente, dei materiali asportati dall'ospite, dimostrando così che, già in II età, la larva comincia a demolirlo aggredendone i visceri; in altri segmenti, invece, ove i processi digestivi sono avanzati, il materiale appare liquefatto o spugnoso.

Il polimorfismo strutturale del mesentero è bene evidenziato dai preparati istologici di larve in toto; di solito le sezioni trasversali lo coinvolgono 4-5 volte, evidenziando diametro e caratteristiche istologiche sensibilmente diverse. Il lume è generalmente assai modesto interessando soltanto un terzo del diametro totale dell'organo. A parte ciò, più in generale, non si nota un divario notevole nella struttura del mesentero fra le larve di II e di III età.

La valvola pilorica è rappresentata da una modesta strozzatura fra mesentero e proctodeo; a questo livello le cellule dell'epitelio risultano notevolmente ingrossate, rispetto a quelle dell'intestino posteriore, fino a rendere il lume quasi virtuale; la tunica muscolare, invece, si mantiene abbastanza esile.

Proctodeo. Nel retto è bene evidenziato, attorno alla componente di origine ectodermica, il manicotto di grandi cellule, epiteliali nell'aspetto ma muscolari nella sostanza per la presenza di miofibrille, che appariranno più evidenti nello stadio successivo dove queste cellule, inizialmente globose, diventano fusiformi ed arcuate. Attorno a tale strato è differenziato, in corrispondenza dell'apertura anale, il solito sfintere (fig. II, 1).

Nella parte anteriore del proctodeo, che è alquanto dilatata, l'intima diviene sottile; le cellule dell'epitelio, cubiche e prive di raddorrio, si fanno più grandi, per divenire poi nuovamente minute nel tratto più avanzato; la tunica muscolare vera e propria, già esile nel retto, si ispessisce, comprendendo numerose fibre longitudinali, circolari ed oblique. Il contenuto del tubo, rappresentato da materiale spugnoso molto lasso, appare cospicuo a questo livello. Ciò indica la scarsa efficienza della valvola pilorica fin dagli stadi intermedi dell'accrescimento larvale.

Larva di I età. - Nelle larve da poco sgusciate dall'uovo, il mesentero presenta caratteristiche istologiche praticamente uniformi in tutta la sua lunghezza, come è dimostrato dalle 3-4 sezioni trasverse del medesimo riscontrabili in una stessa fetta. In seguito cominciano però a manifestarsi differenziazioni ai vari livelli, che diverranno più evidenti negli stadi successivi. A tratti l'organo si dilata, mentre le cellule epiteliali appaiono più basse e senza vacuoli evidenziando la loro attività secernente; ovvero si restringe fino a ridurre il lume ad una fessura quasi virtuale, con contenuto addirittura irrilevabile. Peraltro anche nei segmenti di maggiore diametro vi sono soltanto modeste tracce di materiale, rappresentato da una leggera trama appena percettibile. Quasi sempre evidenti sono invece le minute gocce di secreto provenienti dall'epitelio mesenterico, laddove le cellule sono poco vacuolizzate. Bisogna infatti considerare che il nutrimento delle larve del I stadio è rappresentato solo da emolinfa e quindi da sostanze liquide che possono essere rapidamente assorbite e per di più lasciando ben scarsi residui. La estremamente esigua membrana peritrofica non è sempre rilevabile.

Al solito la valvola cardiaca è rappresentata da una invaginazione dello stomodeo nel mesentero. Più in generale, in fasi avanzate dell'accrescimento, il calibro del mesentero tende ad aumentare procedendo verso la valvola pilorica.

Proctodeo. L'intima è abbastanza evidente; l'epitelio ha un aspetto tendenzialmente simile a quello del mesentero, anche se le cellule mancano di raddorrio. A livello del retto, attorno all'epitelio, è differenziato il manicotto di grandi cellule destinate, come sarà vieppiù manifesto negli stadi successivi, a differenziarsi in elementi muscolari.

L'intestino posteriore, a differenza di quanto avverrà in seguito, risulta completamente vuoto.

IV. CONCLUSIONI

Abbiamo intrapreso lo studio del canale alimentare delle larve di *Exorista larvarum* L. soprattutto perché incuriositi dal fatto che durante l'accrescimento, a cominciare dal I stadio, esse emettono materiali dall'apertura anale. Tale constatazione è stata possibile grazie all'allevamento *in vitro* del nostro Tachinide. La dieta artificiale agarizzata, di consistenza omogenea e di colore chiaro, rivela infatti immediatamente l'eventuale comparsa di materiali estranei. Le larve, sgusciate da uova previamente trasferite sul pabulum, si comportano come nell'ospite naturale, penetrando nel substrato ma lasciando sporgere in superficie la declività posteriore dell'ultimo urite con i relativi stigmi (Mellini et alii, 1993). Dopo circa due giorni, il tratto più esterno del cunicolo in cui è alloggiata la larva di I età, equiparabile in certo qual modo all'imbuto respiratorio indotto *in vivo*, comincia a colorarsi leggermente di rossastro mentre in superficie, attorno al foro, si estende un alone perlaceo visibile solo da determinate angolazioni. Col procedere dell'accrescimento, la pigmentazione del pozzetto si fa più intensa, mentre le sue pareti diventano alquanto più consistenti del pabulum circostante. In fasi avanzate della II età, comincia poi a formarsi, attorno al foro, un vistoso cercine di materiale molliccio, viscido e di colore giallastro, alquanto più chiaro rispetto al substrato trofico sottostante. Gli sbarramenti da noi rilevati nelle larve di III età di *Pseudogonia rufifrons* Wied. (Gardenghi e Mellini, 1990), a livello della valvola pilorica e del proctodeo, ci sembravano infatti incompatibili con tali fenomeni. D'altro canto è regola universalmente riconosciuta che le larve dei parassitoidi, sia Ditteri che Imenotteri, sia endofagi che ectofagi, defechino solo dopo avere raggiunto la maturità. La larva matura di *Exorista*, prima di impuparsi sul pabulum, lo percorre a lungo in profondità ed in superficie sconvolgendolo e finendo con l'amalgamare i propri escrementi, via via emessi, col medesimo. Se trasferita in un contenitore vuoto, essa compie quasi ininterrottamente, per 1-2 ore, varie circonvoluzioni lasciando dietro di sé, ad intermittenza, un'esile scia di escrementi quasi liquidi intercalata da incospicue masserelle. L'emissione delle feci non è quindi rapida, bensì lungamente protratta nel tempo.

Questo lo stato di fatto. Ora l'indagine anatomica del canale alimentare ha rivelato la mancanza della stretta piega, in prossimità della valvola pilorica, caratteristica delle larve delle altre 4 specie di Tachinidi da noi studiate (oltre che di certi Imenotteri Terebranti, vedansi Führer e Willers, 1986), nonché la presenza di rilevanti quantità di materiale amorfo all'interno della lunga ampolla proctodeale anteriore al retto, in tutti e tre gli stadi larvali. Inoltre il proctodeo appare sensibilmente più lungo che in altre specie risultando, nelle larve di III età, pari

ad 1/4 della lunghezza del mesentero contro 1/7 rilevato in *Pseudogonia*. Essendo alquanto più lungo della larva, esso risulta, dopo il retto che è ascendente (l'ano si apre in area sternale), sinuoso sotto il seno pericardiale e per di più, a livello del torace, forma una ansa dopo la quale si dirige posteriormente. Il proctodeo di *Exorista* evoca dunque, vagamente, quello molto esteso e ricco di anse, proprio di Calliforidi zoonecrofagi, così come lo ricorda l'assenza di una stretta piega in corrispondenza della valvola pilorica (cfr. Gardenghi et alii, 1991).

Va poi sottolineato l'eccezionale sviluppo delle ghiandole salivari in tutti e tre gli stadi. A questo riguardo è bene precisare che la digestione extraintestinale, responsabile della fluidificazione dei visceri dell'ospite, ne disintegra i tessuti ma non le cellule (o solo in piccola parte), dato che queste si ritrovano in gran numero, integre o quasi, soprattutto nella parte anteriore del mesentero del parassita. Ciò, peraltro, è sufficiente a permettere il passaggio del cibo lungo lo stomodeo che ha un diametro veramente esiguo.

L'esame istologico rivela inoltre la mancanza di un vero e proprio tappo di cellule epiteliali, atto ad occludere la valvola pilorica. Evidenzia invece, attorno al retto, un cospicuo manicotto di grandi cellule, epiteliali nell'aspetto ma ricche, in larve di III età, di fibre muscolari. Tale dispositivo rende il lume del retto pressoché virtuale. Una struttura simile è presente anche nelle corrispondenti larve di *Pseudogonia rufifrons* dove però le cellule non presentano chiari indizi di differenziamento muscolare, mancando le fibrille ed essendo ricche di vacuoli.

Nel presente lavoro abbiamo anche voluto verificare se il tubo digerente subisca, e in quale misura, cambiamenti di ordine anatomico e/o istologico nel corso dello sviluppo preimmaginale.

Modificazioni anatomiche nel corso dell'accrescimento larvale. Sono relativamente modeste. Il mesentero, che nelle larve sgusciate da poco presenta calibro pressoché uniforme, col procedere dell'attività trofica diviene un tubo irregolare con dilatazioni e restringimenti variamente alternati. Inoltre la valvola pilorica, che nelle larve di I e II età è rappresentata da una semplice strozzatura del canale, in quelle di III età mostra, in sequenza, un ingrossamento piriforme attenuato caudalmente. Ma le variazioni più cospicue, che si manifestano durante lo sviluppo, consistono in un forte allungamento del mesentero, quale effetto dell'enorme accumulo di cibo non accompagnato da una adeguata defecazione. Esso infatti passa da 3-4 volte la lunghezza del corpo, nelle larve di II età, a 6 volte in quelle di terza. Lo stesso fenomeno, per quanto in misura minore, si verifica anche a carico del proctodeo. Va rilevato che, pure nel I stadio larvale, l'intestino si presenta assai lungo e circonvoluto e quindi già predisposto a ricevere notevoli quantità di cibo senza una contemporanea regolare espulsione di feci.

Modificazioni istologiche. Col procedere dell'accrescimento, contemporaneamente alle complicazioni di ordine anatomico a livello del mesentero, si accentua il polimorfismo del relativo epitelio. Inoltre si realizza la graduale acquisizione di caratteristiche muscolari da parte delle grosse cellule del manicotto retale.

Rileviamo inoltre come *Exorista* appaia un parassitoide poco evoluto. Dal punto di vista biologico, infatti, le larve non contraggono rapporti intimi con l'ospite

che in breve soccombe. Da quello anatomico, non hanno apparato di chiusura pienamente efficiente a livello dell'intestino posteriore, verificandosi in tutte le età la fuoriuscita di materiale dall'ano. Il proctodeo, poi, si presenta proporzionalmente assai più lungo rispetto a quello dei Tachinidi più evoluti, e quindi con caratteristiche tendenzialmente simili a quelle delle larve dei Calliforidi zoonecrofagi, in cui è eccezionalmente sviluppato formando alcune anse.

Va notato, infine, che le perdite fecali dall'ano non compromettono la simbiosi antagonistica. Il materiale che fuoriesce, infatti, non va disperso nel lacunoma dell'ospite ma si deposita in gran parte sulle pareti dell'imbuto respiratorio. Essendo poi fluido e non abbondante, non vi è il rischio che occluda il sifone, limitando o addirittura interrompendo il rifornimento di aria alla larva endofaga. Questa considerazione potrebbe in realtà essere allargata a tutti i Tachinidi che inducono la formazione di imbuto respiratori tegumentali primari. Ben diverso è il discorso per le larve dei Terebranti che vivono nel lacunoma dell'ospite senza disporre di vie di comunicazione con l'esterno, e quindi senza la possibilità di scaricare materiali fuori dal corpo del partner.

Per terminare, non si può escludere a priori che il materiale espulso possa contenere, oltre a feci vere e proprie, anche eventuali secreti elaborati a livello dell'epitelio proctodeale, come succede, ad esempio, nelle larve di certi Imenotteri Terebranti, quali *Pimpla turionellae* L., ove agiscono come antibiotici nell'emocele della vittima (Führer e Willers, 1986). Tuttavia non si comprende bene a cosa e come potrebbero servire nel caso di *Exorista*, visto che vengono emessi fuori dal lacunoma dell'ospite.

RIASSUNTO

L'allevamento su dieta artificiale di *Exorista larvarum* (L.) ha permesso di constatare che le larve, già a cominciare dalla I età, emettono, ed in misura crescente col procedere dello sviluppo, materiali fluidi dall'apertura anale.

Lo studio anatomico ed istologico del canale alimentare, in tutti e tre gli stadi, ha rivelato l'assenza del tappo di cellule epiteliali atto ad occludere la valvola pilorica, nonché dello stretto gomito del tubo a questo livello, cioè degli sbarramenti presenti invece nell'intestino posteriore di altre 4 specie di Tachinidi da noi studiate. Correlativamente si nota la presenza di cospicui quantitativi di materiale nella lunga ampolla che precede il retto. Il proctodeo, poi, appare insolitamente esteso ed alquanto sinuoso, quindi tendenzialmente simile a quello proprio delle larve di certi Calliforidi zoonecrofagi dove forma addirittura alcune anse.

Il fluido espulso è costituito da feci, probabilmente commiste a secreti prodotti dall'epitelio proctodeale. In ogni caso, il materiale che fuoriesce dall'apertura anale non sembra interferire sull'ospite, dato che viene deposto sulle pareti esterne dell'imbuto respiratorio tegumentale primario, incrostandolo.

La digestione extraintestinale, favorita da ghiandole salivari enormi, è imponente e porta in breve alla fluidificazione dei visceri della vittima, agevolando in tal modo il loro passaggio lungo l'esofago, assai gracile, della larva parassita. La suddetta digestione è responsabile soprattutto della disgregazione dei tessuti e non delle cellule che si ritrovano abbondanti nel mesentero, gradatamente più alterate man mano che avanzano verso il proctodeo. La digestione quindi procede mentre il materiale ingerito scorre lungo il tubo intestinale, a differenza di quanto osservato nelle altre 4 specie di Tachinidi da noi studiate, nei quali il materiale ingerito ristagna nel canale alimentare dove subisce una digestione quasi contemporanea nei diversi distretti del mesentero.

Le modificazioni subite dal tubo digerente durante l'accrescimento larvale sono abbastanza modeste. Sul piano anatomico il mesentero che nelle larve di II età ha una lunghezza pari a 3-4 volte quella del corpo, in III età raggiunge le 6 volte. A livello istologico si accentua il polimorfismo

dell'epitelio mesenterico, mentre le grandi cellule avvolgenti il retto si arricchiscono progressivamente di miofibrille.

Considerations on the alimentary canal of the larvae of the parasitoid *Exorista larvarum* (L.) (Diptera Tachinidae).

SUMMARY

Rearing of *Exorista larvarum* (L.) on artificial diets has shown that, already beginning from the first instar, the larvae of this parasitoid release fluid matter from the anal opening in increasing amount as the larvae develop.

The anatomical and histological study of the alimentary canal in all three larval stages has revealed the absence of the plug of epithelial cells, the function of which is to close the pyloric valve, as well as of the narrow elbow of the canal at this level. In other words, the larvae of *Exorista* lacked all those retention structures which were found to be present in the posterior intestine of four other tachinid species studied by us. A corresponding conspicuous amount of material was observed in the long ampulla preceding the rectum. The hind-gut, moreover, appeared to be unusually distended and rather sinuous, thus tending to be similar to that typical of the larvae of certain zoonecrophagous Calliphoridae, where it even forms several loops.

The expelled fluid consists of faeces probably mixed in with secretions produced by the proctodeal epithelium. The material coming out of the anal opening does not seem to affect the host as it is deposited on the external walls of the primary integumental respiratory funnel, where it becomes encrusted.

Extraintestinal digestion, which is favoured by very large salivary glands, is massive and in a short time fluidifies the viscera of the host, thus facilitating their passage through the extremely thin oesophagus of the parasite larva. This type of digestion mainly disintegrates the tissues and not the cells, which may be found in great quantities in the mesenteron, appearing to be increasingly altered as they proceed towards the proctodeum. Digestion continues therefore as the ingested material moves along the intestinal tube. This pattern is different from that observed in the four tachinid species examined by us, in which the ingested material stagnates in the alimentary canal where it is digested almost simultaneously in the various regions of the mesenteron.

The modifications undergone by the alimentary canal during larval growth are rather limited. From an anatomical point of view, the mesenteron, which in second instar larvae is equal to 3 to 4 times the length of the body, becomes 6 times longer than the body in the third instar. From a histological point of view, the polymorphism of the mesenteric epithelium becomes more marked, while the large cells enveloping the rectum become increasingly rich in myofibrils.

Key words: Tachinidae, *Exorista larvarum*, intestine morphology.

BIBLIOGRAFIA CITATA

- FÜHRER E., WILLERS D., 1986. - The anal secretion of the endoparasitic larva *Pimpla turionellae*: sites of production and effects. - *J. Insect Physiol.*, 32: 361-367.
- GARDENGI G., MELLINI E., 1990. - Note anatomo-istologiche sul canale alimentare delle larve di ultima età del parassitoide *Pseudogonia rufifrons* Wied. - *Boll. Ist. Ent. "G. Grandi" Univ. Bologna*, 44: 233-248.
- GARDENGI G., CAMPADELLI G., MELLINI E., 1991. - Osservazioni anatomo-istologiche sull'intestino posteriore delle larve di ultima età di alcuni Ditteri Tachinidi. - *Boll. Ist. Ent. "G. Grandi" Univ. Bologna*, 46: 87-92.
- MELLINI E., CUCCHI C., 1964. - Origine e struttura dell'imbuto respiratorio indotto da *Steiniella callida* Meig. (Dipt. Larvaevoridae) nelle larve di *Melasoma populi* L. (Col. Chrysomelidae). - *Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna*, 27: 215-227.
- MELLINI E., CAMPADELLI G., DINDO M.L., 1993. - Artificial culture of the parasitoid *Exorista larvarum* L. (Dipt. Tachinidae) on bovine serum-based diets. - *Boll. Ist. Ent. "G. Grandi" Univ. Bologna*, 47: 223-231.

- MELLINI E., CAMPADELLI G., 1994. - Positivi risultati nell'allevamento su diete artificiali del parassitoide *Exorista larvarum* L. (Diptera Tachinidae). - *Inform. Fitopatol.*, 44 (2): 44-49.
- MELLINI E., BRATTI A., CAMPADELLI G., 1994. - Allevamento "in vitro" di *Exorista larvarum* L. : diete e tecniche per la produzione massale. - *Atti XVII Congr. naz. ital. Entom.*, Udine 13-18 giugno, pp. 593-596.